

UNIVERSITE PARIS XIII

École Doctorale de Galilée

THÈSE

Présentée pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ PARIS XIII

Discipline : Éthologie

Par

Benoit Jean Bernard JAHYNY

VOLUME 2 / 2 (ANNEXES)

<p>Histoire Naturelle du genre de fourmis néotropical <i>Thaumatomyrmex</i> Mayr 1887 (Arthropoda, Insecta, Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae, Thaumatomyrmecini)</p>
--

présentée et soutenue le 28 janvier 2010 devant le jury composé de:

P. JAISSON	Professeur (Université Paris XIII, Villetaneuse)	Président
A. LENOIR	Professeur émérite (Université François Rabelais, Tours)	Rapporteur
C. PEETERS	Directeur de Recherche CNRS (Université Paris VI)	Rapporteur
S. LACAU	Professeur (UESB, Itapetinga, BA, Brésil)	Examineur
J. ORIVEL	Chercheur CNRS (Université Paul Sabatier, Toulouse)	Examineur
D. FRESNEAU	Professeur (Université Paris XIII, Villetaneuse)	Examineur (Codirecteur)
J.H.C. DELABIE	Professeur (UESC - CEPEC/CEPLAC, Itabuna, BA, Brésil)	Examineur (Codirecteur)

Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée (EA 4443)
et Laboratório de Mirmecologia, Centro de Pesquisa do Cacau (CEPEC/CEPLAC)

Table des matières du volume 2

ANNEXE 1 - ÉTUDE CYTOGÉNÉTIQUE DE QUATRE ESPÈCES DU GENRE <i>Thaumatomyrmex</i>	347
1. Introduction	348
2. Matériel et méthodes	353
3. Résultats	355
4. Discussion	360
5. Conclusion	372
Références bibliographiques :	375

ANNEXE 2 - BRÈVE DESCRIPTION DES CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES DE CERTAINES ESPÈCES DU GENRE *Thaumatomyrmex* . 387

1. Espèces du groupe <i>ferox</i>	388
1.1. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	388
1.2. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.2⁸⁴	388
1.3. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.3	388
1.4. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.5	389
1.5. <i>Thaumatomyrmex ferox</i> Mann, 1922	389
1.6. <i>Thaumatomyrmex atrox</i> Weber, 1939	389
1.7. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.11	389
1.8. <i>Thaumatomyrmex zeteki</i> M.R. Smith, 1944	389
1.9. <i>Thaumatomyrmex soesilae</i> Makhan, 2007	389
1.10. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.6	390
1.11. <i>Thaumatomyrmex</i> sp.7	390
1.12. <i>Thaumatomyrmex paludis</i> Weber, 1942	390
2. Espèces du groupe <i>mutilatus</i>	390
2.1. <i>Thaumatomyrmex contumax</i> Kempf, 1975	390
2.2. <i>Thaumatomyrmex mutilatus</i> Mayr, 1887	390
Références bibliographiques :	390



ANNEXE 3 - IMPACT DES COQUILLES D'ESCARGOT (MOLLUSCA, GASTROPODA) ABANDONNÉES SUR LA COMMUNAUTÉ DE FOURMIS (INSECTA, HYMENOPTERA, FORMICIDAE) DE LA LITIÈRE DANS LE BIOME FORÊT ATLANTIQUE BRÉSILIEN : DES FOURMIS CONCHICOLES 394

Résumé	395
1. Introduction	399
2. Matériel et méthodes	409
3. Résultats et discussion	415
3.1. Caractéristiques des coquilles d'escargot	422
3.1.1. Les coquilles de Neritimorpha	422
3.1.2. Les coquilles de Caenogastropoda	422
3.2. Diversité des morphotypes de coquilles et comparaison des aires de récolte ..	427
3.2.1. Morphotypes	427
3.2.2. Volumes	429
3.2.3. Aire d'ouverture des coquilles	431
3.2.4. Analyse du taux de remplissage des coquilles.....	434
3.3. Les fourmis trouvées dans les coquilles d'escargot	436
3.3.1. Formes d'utilisation des coquilles d'escargot par les fourmis	448
3.3.2. Limite de l'espace interne de la coquille pour les fourmis	453
3.3.3. Des coquilles abritant plus d'une espèce de fourmi	455
3.3.4. Indices de présence de certaines espèces de fourmis ou traces d'anciennes occupations.....	459
3.3.5. Réutilisation des coquilles par les fourmis.....	462
3.3.6. Caractéristiques et partition des coquilles d'escargot occupées par des fourmis.....	463
3.3.7. Comparaison de l'utilisation des coquilles d'escargot entre les différentes espèces de fourmis d'une aire et analyse du chevauchement de niche.....	470
3.3.7.1. Ilhéus-BA-Première.	470
3.3.7.1.1. Ilhéus-BA-Première, morphotypes.....	470
3.3.7.1.2. Ilhéus-BA-Première, volume	476
3.3.7.1.4. Ilhéus-BA-Première, remplissage	478
3.3.7.1.5. Le groupe des autres espèces de fourmis	479
3.3.7.2. Ilhéus-BA-CEPEC Murraya et Itambé-BA-OO	484
3.3.7.2.1. Ilhéus-BA-CEPEC Murraya	484
3.3.7.2.2. Itambé-BA-OO	487
3.3.7.3. Notes	491



3.3.8. Diversité des différentes catégories de coquilles et diversité en espèces de fourmis utilisatrices de coquilles.....	492
3.4. Autres invertébrés rencontrés dans les coquilles d'escargot.....	495
3.5. Disponibilité des coquilles, une ressource limitée ?.....	500
4. Conclusions	502
4.1. Guilde, spécialisation au mode de vie conchicole et syndrome adaptatif.....	503
4.2. L'utilisation des coquilles d'escargot : contraintes et avantages, risques et bénéfiques	506
4.3. Quel futur pour les utilisateurs de coquilles d'escargot ?	511
4.4. Etudes de la biodiversité des gastéropodes terrestres, récoltes de coquilles et de la faune associée.....	516
4.5. Découvertes d'animaux au mode de vie cryptique ou à l'histoire de vie originale liée au mode de vie conchicole.....	516
Références bibliographiques :	517

ANNEXE 4 - BRÈVE DISCUSSION SUR LES CARACTÉRISTIQUES DES FOURMIS LÉGIONNAIRES.....	544
Notes :.....	545
Références bibliographiques :	545

ANNEXE 5 - NOTES SUR L'ARBRE <i>Dipteryx panamensis</i> (PITTIER) RECORD & MELL ET SON FRUIT RÉCOLTÉ A LA SELVA AU COSTA RICA POUR Y RECHERCHER DES FOURMIS.....	547
Notes :.....	548
Références bibliographiques :	552

ANNEXE 6 - TABLEAU RÉCAPITULATIF DES RÉCOLTES DES NIDS DE HUIT ESPÈCES (DONT UNE NON DÉTERMINÉE) DU GENRE <i>Thaumatomyrmex</i>.....	553
---	------------



**ANNEXE 1 - ÉTUDE CYTOGÉNÉTIQUE DE QUATRE
ESPÈCES DU GENRE *Thaumatomyrmex***



Annexe 1. Etude cytogénétique de quatre espèces du genre *Thaumatomyrmex*

1. Introduction

La cytogénétique est une branche de la génétique qui étudie les chromosomes et la division cellulaire. Le caryotype peut être défini comme le phénotype des chromosomes somatiques par contraste avec leur contenu génétique (voir Jackson 1971). Les paramètres pris en compte dans les études cytogénétiques sont le nombre, la morphologie et la structures des chromosomes (Jackson 1971), certaines techniques permettent de faire des analyses proches de celles de la biologie moléculaire (Jotterand-Bellomo 1984 ; Petitpierre 1996 ; Wienberg 2004 ; DeSalle et al. 2005 ; Speicher & Carter 2005). Les espèces, ou du moins les populations les constituant, ont généralement leur propre caryotype (Legendre 1972 ; White 1978a ; Grant 1981 ; King 1993) et les caractères obtenus peuvent être utilisés pour des études taxinomiques (*e.g.* : Legendre 1972 (général) - Jotterand-Bellomo 1984 (vertébrés) - Greilhuber & Ehrendorfer 1988 ; Guerra 2008 (plantes) - White 1957 ; Gokhman 1997, 2006a, 2006b, 2007, 2009 ; Gokhman & Kuznetsova 2006 (insectes)). Mais certains considèrent que la cytogénétique ne devrait pas être utilisée seule pour des décisions alpha-taxinomiques mais plus comme le signal pour commencer d'autres investigations utilisant d'autres outils taxinomiques (Seifert 2009). Le polymorphisme chromosomique est toutefois un phénomène commun aussi bien au niveau inter- qu'intra-spécifique (White 1973). En comparant les caryotypes de différentes espèces les études cytogénétiques permettent de clarifier le statut et d'analyser la distribution biogéographique d'espèces pour lesquelles la systématique est controversée à cause des difficultés à les distinguer par leur morphologie externe (*e.g.* : Dobzhansky 1972 ; White 1973 ; Gokhman & Quicke 1995 ; Baimai 1998 ; Gokhman & Kuznetsova 2006 ; Gokhman 2007, 2009 ; Delabie et al. 2008 (insectes) - Rumpler 2000 ; Granjon & Dobigny 2003 ; Volobouev et al. 2007 (vertébrés)). La cytogénétique est plus utilisée en complément ou comparaison d'autres études biologiques afin d'affiner les analyses (*e.g.* : Legendre 1972 ; Gokhman 2009 ; Dobigny & Yang 2008 ; (général) ; Corbet 1990 ; Rumpler 2004 ; Thalmann 2007 ; Dobigny et al. 2008 (vertébrés) ; Passamonti et al. 2004 ; Delabie et al. 2008 ; Everaerts et al. 2008 (insectes)). La cytogénétique est aussi un outil important pour la compréhension biologique de l'espèce et des mécanismes impliqués dans les processus évolutifs de spéciation (*e.g.* : White 1969 ; Legendre 1972 ; Ayala & Coluzzi 2005 (général) ; Dobzhansky 1972 ; Kiknadze et al.



2008 (insectes) ; Patton & Sherwood 1983 ; Rumppler 2004 (vertébrés)). Les altérations des chromosomes - les porteurs de l'information génétique, l'ADN (acide désoxyribonucléique) - comme les inversions, fusions, fissions, duplications, délétions, variations des régions organisatrices nucléolaires et les variations liées à l'hétérochromatine, sont qualitativement différents quant à leurs effets génétiques et leur importance relative à l'évolution caryotypique, mais ils sont suffisants pour provoquer l'évolution des espèces en favorisant notamment l'isolement reproducteur chez certains groupes d'animaux (*e.g.* White 1969, 1973 ; Bush 1975 ; Marks 1983 ; King 1987, 1993 ; Searle 1998 ; Forsdike 1999, 2004 ; Navarro & Barton 2003 ; Coghlan et al. 2005 (général) ; Noor et al. 2001 ; Kandul et al. 2007 (insectes) ; mais voir Sites & Moritz 1987 ; Coyne & Orr 1998 ; Rieseberg 2001 ; (général) ; Gibson 1984 ; Rieseberg & Livingstone 2003 ; Borodin 2008 (vertébrés)). Les études cytogénétiques peuvent aussi être utilisées plus largement pour étudier la phylogénie et l'évolution des taxons en comparant les caryotypes de différentes espèces (*e.g.* White 1973 ; Sites & Reed 1994 ; Dobigny et al. 2004 ; (général) ; O'Brien et al. 1999 ; Wienberg 2004 ; Ferguson-Smith & Trifonov 2007 ; Robinson et al. 2008 (vertébrés) ; Thiriot-Quiévreux 2003 (Mollusca) ; Dobzhansky 1972 ; Kerr & Silveira 1972 ; Gokhman & Quicke 1995 ; Gokhman & Kuznetsova 2006 ; Kiknadze et al. 2008 ; Gokhman 2009 (insectes)). La complexité sociale chez les Hyménoptères a même été analysée en fonction du nombre de chromosomes et du taux de recombinaison, plus élevés chez les hyménoptères sociaux que chez leurs apparentés solitaires (Sherman 1979 ; Templeton 1979 ; Wilfert et al. 2007 ; mais voir Owen 1983).

La cytogénétique des Hyménoptères est connue dans plusieurs groupes (*e.g.* : Crozier 1977a). Les Tenthredinidae ont été bien étudiés chez les symphytes (Naito 1982). Chez les apocrites, les guêpes parasitoïdes⁷¹ ont notamment fait l'objet de nombreuses études intéressantes utilisant la cytogénétique comme un outil efficace dans les études de taxinomie particulièrement au niveau de l'espèce (Gokhman 1997, 2006a, 2007 ; Gokhman & Quicke 1995 ; Gokhman & Kuznetsova 2006 ; Gokhman & Mikhailenko 2008 ; Fusu 2008) et une monographie vient d'être publiée par Gokhman (2009) sur la cytogénétique des hyménoptères parasites. Chez les apocrites aculéates, la famille des Formicidae est sans doute la mieux étudiée quant à sa cytogénétique, vraiment commencée dans les années 1950-1960 (Crozier 1968, 1970 ; Hung 1969) malgré le fait que le nombre de chromosomes de certaines espèces ait été étudié dès la fin du XIX^{ème} et au début du XX^{ème} siècle (Kumbkarni 1965), avec plus

⁷¹ Le groupe des guêpes parasitoïdes est aussi connu sous les noms de Parasitica, Terebrantia ou Hymenoptera parasitoïdes (Sharkey 2007).



de 500 espèces caryotypées (Imai et al. 1988, 1994 ; Mariano et al. 2003a), même si c'est encore peu, comparé à la diversité de la famille avec 12461 espèces connues (www.antbase.org 08/09/2008). Les études cytogénétiques des Formicidae ont montré une grande variabilité du nombre et de la structure des chromosomes de $2n=2$ à $2n=120$, respectivement pour *Myrmecia croslandi* Taylor (Myrmeciinae) (Crosland & Crozier 1986) et *Dinoponera lucida* Emery (Ponerinae, Ponerini) (Mariano et al. 2004 ; Mariano et al. 2008). Chez les Hyménoptères, le système de détermination sexuelle est haplodiploïde, les mâles proviennent d'œufs non fécondés (haploïdes) et les femelles d'œufs fécondés (diploïdes). Les mâles ne possèdent donc qu'un seul jeu de chromosomes (n). Il n'y a généralement pas de différence entre les formules caryotypiques n des mâles et des femelles. Il n'y a pas de modèle d'évolution des caryotypes bien défini dans les sous-familles de Formicidae. Dans certains genres la variabilité du nombre de chromosomes entre des espèces proches est grande, comme chez les Ponerinae, Myrmeciinae et Myrmicinae, alors qu'il y a généralement peu de variations et une relative stabilité chromosomique chez les Formicinae et chez certains groupes d'espèces proches de genres qui proviennent d'une radiation adaptative récente comme *Gnamptogenys* Roger, *Camponotus* Mayr (Formicinae) et *Pheidole* Westwood, *Atta* Fabricius et *Acromyrmex* Mayr (Myrmicinae) (Imai 1966 ; Pompolo & Mariano 2003 ; Mariano et al. 2003b ; Borges et al. 2004). Il existe plusieurs exemples de variations du nombre de chromosomes entre les populations d'une même espèce dans plusieurs genres de différentes sous-familles, dont : *Acropyga* Roger, *Camponotus*, *Formica* Linnaeus, *Lasius* Fabricius et *Prenolepsis*⁷² Mayr (Formicinae) (Rosengren et al. 1980 ; Goñi et al. 1981 ; Hauschteck-Jungen & Jungen 1983 ; Imai et al. 1984b ; Lorite et al. 2002), *Iridomyrmex* Mayr (Dolichoderinae) (Imai et al. 1984a, 1984b), *Aphaenogaster* Mayr, *Leptothorax* Mayr, *Messor* Forel, *Myrmica* Latreille, *Pheidole*¹ et *Vollenhovia* Mayr (Myrmicinae) (Imai & Kubota 1975 ; Crozier 1977b ; Goñi et al. 1981 ; Hauschteck-Jungen & Jungen 1983 ; Imai et al. 1984b ; Loisellet et al. 1990 ; Buschinger & Fischer 1991 ; Palomeque et al. 1993 ; Lorite et al. 2002), *Rhytidoponera* Mayr et *Typhlomyrmex* Mayr (Ectatomminae) (Crozier 1969 ; Imai et al. 1977 ; Mariano et al. 2006), *Myrmecia* Fabricius (Myrmeciinae) (Imai et al. 1977, 1994 ; Crosland & Crozier 1986 ; Crosland et al. 1988 ; Imai & Taylor 1989), *Paraponera* F. Smith (Paraponerinae) (Costa et al. 2005) et *Anochetus* Mayr, *Dinoponera* Roger, *Leptogenys* Roger, *Odontoponera* Mayr et *Pachycondyla* Smith (Ponerinae) (Imai et al. 1984a, 1984b,

⁷² Il y a un polymorphisme du nombre de chromosomes pour *Prenolepsis* sp. et *Pheidole* sp.5, mais Goñi et al. (1981) n'ont pas indiqué si c'était pour une seule ou plusieurs colonies de la même ou de différentes populations, même chose pour *Pheidole* sp.17 dans Imai et al. (1984b).



1984c ; Mariano et al. 1999 ; Mariano et al. 2007 ; Mariano et al. 2008 ; Delabie et al. 2008). La variation se retrouve parfois dans une même population chez les Ponerinae *Dinoponera lucida* Emery et *Pachycondyla* sp. (Imai et al. 1984b ; Mariano et al. 2008), chez les Myrmicinae *Leptothorax kutteri* Buschinger, *Monomorium indicum* Forel et *Vollenhovia* sp.2 (Imai et al. 1984b, 1984c ; Buschinger & Fischer 1991), et chez les Formicinae *Camponotus* spp. (Imai et al. 1984b, 1984c) par exemple ; voire dans la même colonie chez certaines espèces comme *Camponotus* spp. (Imai et al. 1984a, 1984b, 1984c ; Mariano et al. 2001), les Myrmicinae *Aphaenogaster longiceps* Smith F. (Imai et al. 1977), *Leptothorax* spp. (Loiselle et al. 1990), *Myrmecia* spp. (Imai et al. 1977 ; Crosland et al. 1988), *Pheidole* spp. (Imai & Kubota 1972, 1975 ; Imai et al. 1984b) et *Tetramorium* sp.3 (Imai et al. 1984c), la Ponerinae *Ponera scabra* Wheeler (Ponerinae, Ponerini) (Imai et al. 1988), l'Ectatomminae *Rhytidoponera* spp. (Crozier 1969 ; Imai et al. 1977) et la Cerapachyinae *Sphinctomyrmex steinheili* Forel (Imai et al. 1977). Pour le polymorphisme dans la même population ou la même colonie, il s'agit de translocations ou de polymorphisme robertsonien n'affectant généralement qu'un ou deux chromosomes. Si la femelle reproductrice n'est pas déjà hétérozygote pour ses chromosomes, la polygynie (*i.e.* : la présence de plusieurs reproductrices dans le même nid) (Crozier 1969 ; Crosland et al. 1988) et/ou la polyandrie (*i.e.* : la fécondation d'une femelle par plusieurs mâles) sont sans doute à l'origine de ce polymorphisme intra-colonial. Des études cytogénétiques ont aussi révélé que certaines espèces originellement décrites comme une seule formaient un groupe de plusieurs espèces jumelles ou cryptiques venant étayer les analyses d'autres méthodes de recherche (morphologie externe, chimie, écologie, comportement) (Imai et al. 1977 ; Mariano et al. 1999 ; Mariano et al. 2006 ; Delabie et al. 2008). La cytogénétique s'est montrée un outil efficace pour déterminer les relations et l'évolution entre espèces proches (*e.g.* Crosland et al. 1988 ; Loiselle *et al.* 1990 ; Palomeque et al. 1988, 1993), confirmant ainsi son utilité pour la taxinomie, la phylogénie et la biogéographie de certains groupes de Formicidae.

Dans la sous-famille Ponerinae les études cytogénétiques ont jusqu'à présent porté principalement sur les espèces de la tribu Ponerini et particulièrement des genres *Pachycondyla* Smith (38 espèces), *Anochetus* Mayr (11 espèces), *Odontomachus* Latreille (8 espèces), *Dinoponera* Roger (3 espèces), *Hypoconera* Santschi (6 espèces), *Leptogenys* Roger (14 espèces), entre autres genres (C. Mariano com. pers. 2008, révision non publiée). Et alors que certaines espèces de *Platythyrea*, le seul genre de la tribu Platythyreini (3 espèces) ont aussi fait l'objet d'étude cytogénétique (Imai et al. 1984a ; Schilder 1999), il n'en existe aucune pour les *Thaumatomyrmecini*, la troisième tribu de Ponerinae, et son unique genre



Thaumatomyrmex Mayr. Jusqu'à présent, les difficultés à trouver des spécimens ou des colonies de ce genre vivants et à les élever n'ont pas permis de faire cette étude. Pourtant, l'étude de la cytogénétique du genre *Thaumatomyrmex* est intéressante à plusieurs niveaux. Parmi les Ponerinae, c'est la seule tribu pour laquelle on n'a pas de données. Elle contribuera à l'élaboration d'un modèle synthétique de l'évolution chromosomique des Ponerinae en apportant une meilleure connaissance de l'évolution de l'architecture des chromosomes au sein de cette sous-famille. Et elle permettra d'avoir une meilleure idée des relations phylogénétiques dans le genre, entre les genres de Ponerinae et des Ponerinae avec les autres sous-familles. La phylogénie est essentielle à l'analyse des résultats des études d'écologie, de biogéographie et de comportement. La cytogénétique de ce genre est aussi intéressante par le fait qu'il est composé d'espèces avec gyne alors que d'autres n'en ont pas et ce sont des ouvrières, donc aptères, qui assurent la reproduction (voir chapitre 5). Pour ces dernières espèces, les mâles représentent les principaux disséminateurs de gènes à longue distance. Ces différentes stratégies de reproduction, qui peuvent se rencontrer dans une même localité (voir chapitre 5), créent des divergences quant au brassage génétique entre les populations, ce qui pourrait entraîner l'existence de modèles cytogénétiques différents d'une espèce à l'autre. La comparaison des changements chromosomiques entre différentes populations d'espèces avec et sans (reproduction exclusive par gamergates) pourra donner plus d'informations quant à leur fréquence et leur fixation dans les populations. C'est aussi un genre exclusivement néotropical dont la répartition des espèces et des populations a certainement été affectée par les changements climatiques qui ont modifié les paysages d'Amérique Latine. Les variations chromosomiques pourraient être les témoins actuels des événements du passé. L'échantillonnage effectué pour cette thèse est loin de permettre de répondre à toutes ces questions, toutefois la récolte de colonies de plusieurs espèces de *Thaumatomyrmex* a représenté une bonne opportunité afin de commencer une étude qui posera les bases de la cytogénétique du genre afin d'évaluer sa potentialité quant à l'aide complémentaire qu'elle pourra apporter à l'analyse d'autres recherches. Les complexes d'espèces cryptiques sont nombreux chez les fourmis et ces espèces ont parfois des traits de vie différents (*e.g.* : Crozier et al. 1977a, 1977b ; Lucas et al. 2002). Il est ainsi primordial de connaître la composition en espèces des différentes populations étudiées afin que les analyses écologiques, biologiques et comportementales se fassent en sachant ce qu'on peut regrouper ou comparer. Le but de cette étude a été de caractériser les caryotypes de quatre taxons, qui se reproduisent exclusivement par des gamergates, de deux groupes du genre *Thaumatomyrmex*, provenant de populations différentes du Brésil (états de Bahia, Mato Grosso do Sul et Minas Gerais) et du Costa Rica.



2. Matériel et méthodes

Des colonies de quatre espèces de *Thaumatomyrmex* ont été récoltées entre octobre 2004 et mars 2008 dans plusieurs localités des états de Bahia et du Minas Gerais au Brésil et dans une seule localité au Costa Rica (fig. A1-1 et A1-2- tableau A1-1). Les colonies ont été élevées au laboratoire suivant le protocole indiqué au chapitre 2 partie 2.1. Les métaphases ont été obtenues à partir des ganglions des prénymphe (lorsque les larves après avoir tissé leur cocon ont expulsé le méconium) selon le protocole d'Imai et al. (1988). Les lames obtenues ont ensuite été simplement colorées avec du Giemsa (Imai et al. 1988), puis elles ont été observées et photographiées au microscope au grossissement x100, accouplé à un système photographique. La nomenclature utilisée dans cette étude pour caractériser les caryotypes suit celle de Crozier (1970) adaptée elle-même de Levan et al. (1964)⁷³. Les chromosomes sont classés en quatre types suivant le nombre de bras et le ratio de la longueur du bras le plus long à celle du bras le plus court : métacentriques (M), les deux bras sont de même taille, le ratio $r=1-1,7$; submétacentriques (SM) l'un des bras est légèrement plus court, $r=1,8-3$; subacrocentriques (SA) l'un des bras est plus court, $r=3,1-7$; acrocentriques (A) l'un des bras est beaucoup plus court que l'autre ou il n'y en a qu'un, $r > 7,1$. Dans de nombreux cas la forme des chromosomes n'est pas très visible, notamment quand ils sont trop petits, et la différence peut être tenue entre métacentriques/submétacentriques (M/SM) et entre subacrocentriques/acrocentriques (SA/A). La formule caryotypique proposée sera la plus plausible au vu des résultats qu'on peut obtenir avec la technique de coloration utilisée ; elle pourra être améliorée lors de l'application d'autres techniques de coloration notamment celles qui distingueront les centromères et l'euchromatine de l'hétérochromatine. Le nombre fondamental (NF - *sensu* Matthey 1945a, 1945b) est calculé pour chaque caryotype diploïde (femelle), il correspond au nombre de bras des chromosomes dans un caryotype, ainsi, un chromosome méta- ou submétacentrique est compté 2, un acro- ou subacrocentrique 1 : $NF=2*(M+SM) + (A+SA)$ où M, est le nombre de chromosomes métacentriques, SM, submétacentriques, A, acrocentriques et SA, subacrocentriques.

⁷³ La technique d'Imai et al. (1988) permet normalement de révéler les bandes C sans qu'un autre marquage comme celui à l'hydroxyde de Baryum ($BA(OH)_2$) ne soit nécessaire. Les bandes de couleur allant du blanc au noir obtenues par cette technique différencient l'hétérochromatine et l'euchromatine, on peut alors séparer la structure des chromosomes suivant la proposition d'Imai (1991). Aucune bande n'est visible sur les chromosomes des métaphases obtenues chez les espèces de *Thaumatomyrmex* étudiées, la technique utilisée n'est donc sans doute pas adéquate pour étudier les bandes C chez ce genre. La même observation a été faite pour des espèces des genres de fourmis *Atta* Fabricius et *Acromyrmex* Mayr (Myrmicinae) (Santos-Colares et al. 1997). L'utilisation de la nomenclature de Crozier (1970) convenait donc mieux et les chromosomes n'ont pas été séparés par paire faute de marques distinctives pour pouvoir les regrouper deux à deux. L'analyse a été faite directement à partir des métaphases car il nous est apparu plus clair de procéder ainsi.



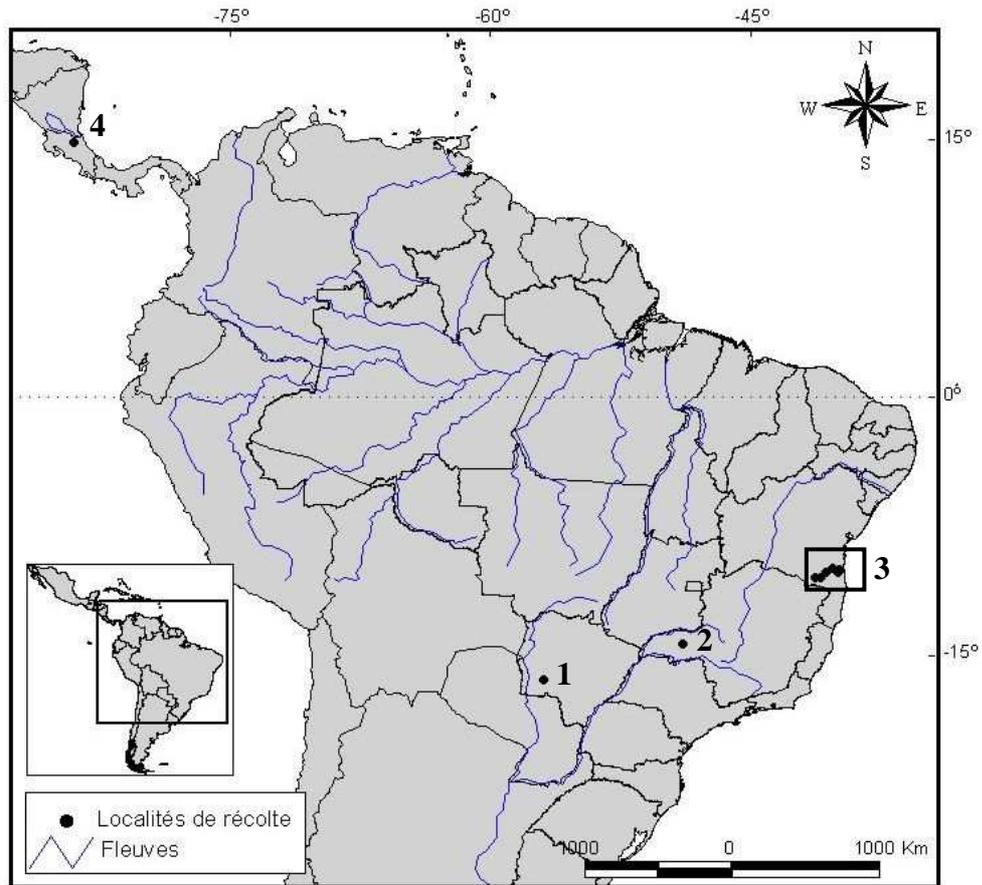


Figure A1-1. Localités de récoltes pour l'étude de cytogénétique. (1) Bonito-MS (*T. mutilatus*) ; (2) Uberlândia-MG (*T. mutilatus*) ; (3) Itambé-BA, Itororó-BA, Almadina-BA, Buerarema-BA et Ilhéus-BA (voir **fig. A1-2**) ; (4) Costa Rica-LaSelva (*Thaumatomyrmex* sp.11).

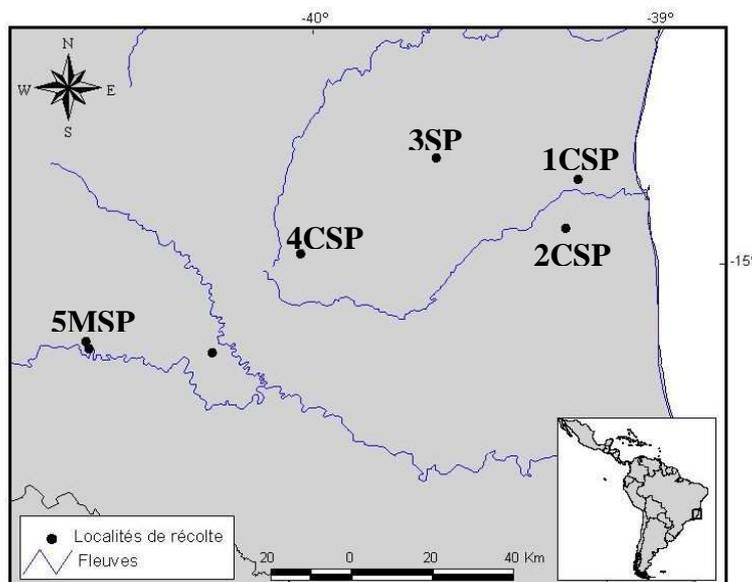


Figure A1-2. Localités de récolte dans le nord de la région sud-est de l'état de Bahia (Brésil). (1) Ilhéus-BA ; (2) Buerarema-BA ; (3) Almadina-BA ; (4) Itororó-BA ; (5) Itambé-BA. (C) *T. contumax* ; (SP) *Thaumatomyrmex* sp.1 ; (M) *T. mutilatus*.



3. Résultats

Sept caryotypes⁷⁴ différents ont été définis suivant la forme et le nombre des chromosomes, avec leur nombre diploïde variant de $2n=20$ pour *Thaumatomyrmex* sp.1 du groupe *ferox*, à $2n=62$ chromosomes pour *Thaumatomyrmex mutilatus* d'Itambé-BA du groupe *mutilatus* (fig. A1-3 à A1-6, tableau A1-1). Le nombre fondamental diploïde varie de 38 pour *Thaumatomyrmex* sp.1 à 110 pour *Thaumatomyrmex contumax*.

Tableau A1-1. Analyse des caryotypes des différentes populations des quatre espèces de *Thaumatomyrmex* étudiées.

Groupe	Espèce	Localité de récolte	Nombre de colonies / prénymphe	Nombre de cellules examinées	2n, (n)	Formule caryotypique 2K (K)	Nombre Fondamental (NF) diploïde
<i>ferox</i>	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	Almadina-BA	1/2	9	20	14M+2SM(g)+2SM+2A	38
		Buerarema-BA	2/10	21	(10)	(7M+2SM+1A(g))	38
		Ilhéus-BA	3/13	36	20	14M+2SM(g)+2SM+2A	38
		Itambé-BA	3/12	28	20, (10)	14M+2SM(g)+2SM+2A	38
		Itororó-BA	2/8	28	20	14M+4SM+2A(g)	38
	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.11	LaSelva-CostaRica	1/4	10	42	4M+38A	46
<i>mutilatus</i>	<i>T. contumax</i>	Buerarema-BA	2/6	49	60	non déterminé	/
		Ilhéus-BA	6/14	68	60	44M+6SM+4SA+6A	110
	<i>T. mutilatus</i>	Bonito-MS	1/19	25	34, (17)	(12M+3SM+2SA/A)	64
		Uberlândia-MG	1/14	20	44	24M+10SM+10SA/A	78
		Itambé-BA	1/10	112	62	non déterminé	/

Groupe ferox

Le nombre diploïde des caryotypes des différentes populations de *Thaumatomyrmex* sp.1 échantillonnées est de $2n=20$ (tableau A1-1). Les chromosomes ont une taille et une forme peu variable. Mais si la formule caryotypique est la même pour toutes ces populations, 14M+4SM+2A, il existe une variation chromosomique structurelle entre certaines d'entre elles et deux groupes peuvent être séparés suivant la forme des chromosomes acrocentriques

⁷⁴ Le caryotype est l'arrangement standard de l'ensemble des chromosomes d'une cellule, ce qui n'a pas pu être réalisé dans cette étude faute de marque distinctive entre les chromosomes pour les classer tous par paires, mais dans un souci de simplicité, le caryotype fera référence dans cette étude à l'ensemble des chromosomes présents dans une cellule.



et submétacentriques : le caryotype haploïde des populations Itororó-BA et Buerarema-BA est constitué d'un chromosome acrocentrique, aussi grand que le plus grand chromosome métacentrique A(g) (fig. A1-3A et A1-3B), et de deux chromosomes submétacentriques de taille inférieure ou égale à ce chromosome acrocentrique, les autres chromosomes au nombre de sept sont tous métacentriques (fig. A1-3A et A1-3B) ; alors que le caryotype haploïde des populations Almadina-BA, Ilhéus-BA et Itambé-BA est lui constitué d'un petit chromosome acrocentrique, qui est le plus petit chromosome du caryotype, d'un grand chromosome submétacentrique SM(g) (fig. A1-3C, A1-3D et A1-3E), qui est le plus grand chromosome du caryotype, et d'un autre chromosome submétacentrique de taille moyenne, les autres chromosomes au nombre de sept sont tous métacentriques (fig. A1-3C, A1-3D et A1-3E). Le bras long du chromosome SM(g) est du même ordre de taille que les plus grands chromosomes métacentriques, la fusion de son bras court avec le chromosome acrocentrique donnerait un chromosome submétacentrique de taille moyenne. La différence structurelle entre les deux caryotypes provient soit, à partir du caryotype des populations d'Itororó-BA et Buerarema-BA, d'une translocation réciproque d'un bras entier entre le grand chromosome acrocentrique A(g) et l'un des chromosomes submétacentriques (le bras court) donnant un petit chromosome acrocentrique (A) et un grand chromosome submétacentrique SM(g) (fig. A1-3F - translocation sens 1) ; soit, à partir du caryotype des populations d'Almadina-BA, Ilhéus-BA et Itambé-BA, d'une translocation réciproque d'un bras entier entre le chromosome acrocentrique (A) et le grand chromosome submétacentrique SM(g) (le bras court) donnant un grand chromosome acrocentrique A(g) et un chromosome submétacentrique (SM) (fig. A1-3F - translocation sens 2).

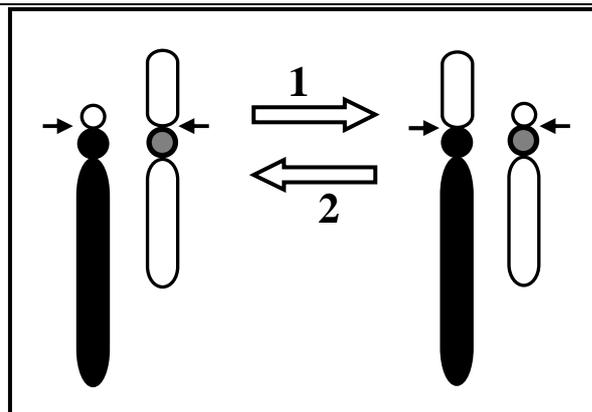
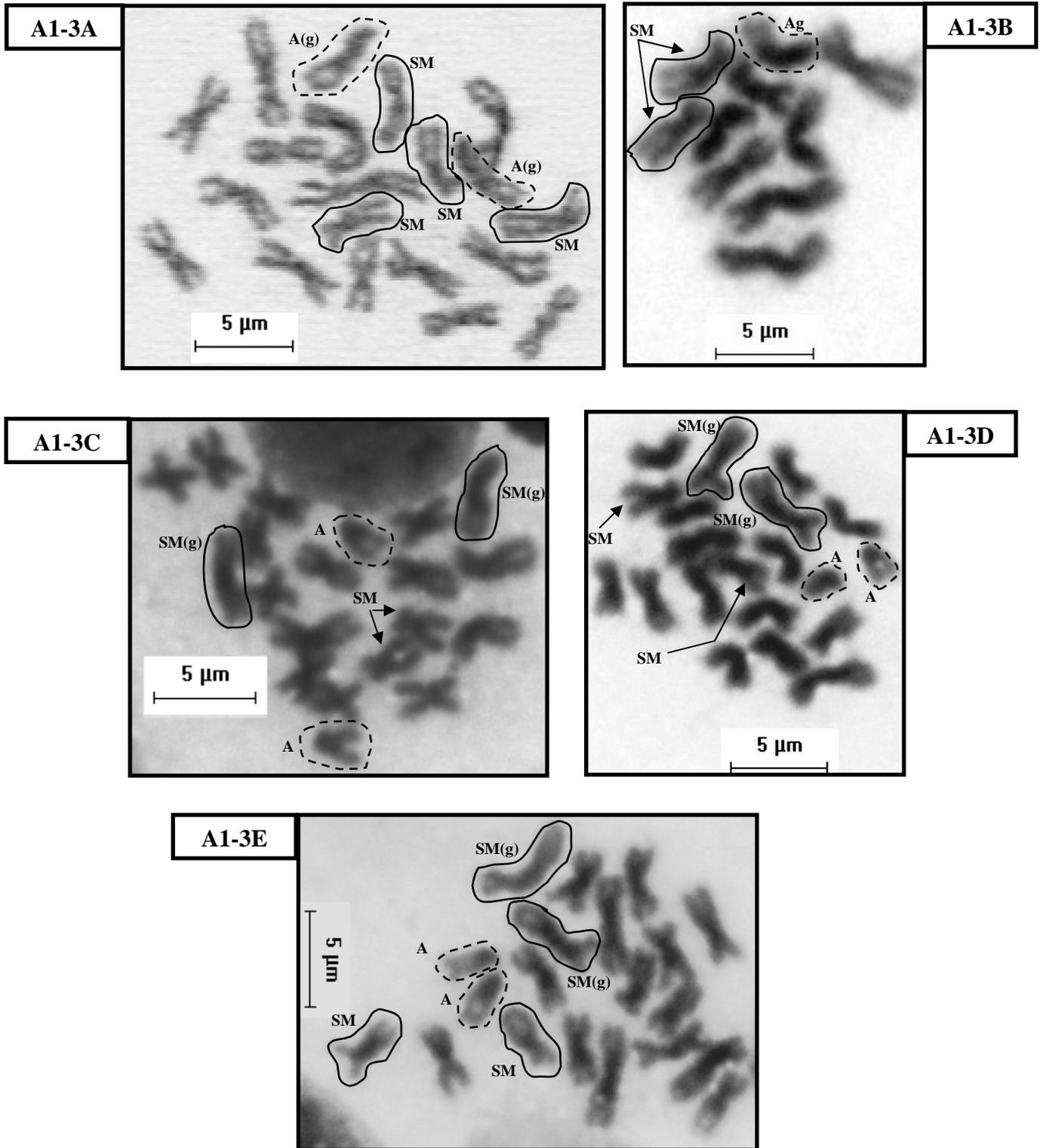


Figure A1-3F. Schématisation des deux types de translocations réciproques d'un bras entier possibles à partir des deux caryotypes connus chez *Thaumatomyrmex* sp.1. Les petites flèches pleines indiquent le lieu de la cassure. Le sens des flèches creuses indiquent l'état avant et après translocation.





Figures A1-3. Métaphases de prénymphe de *Thaumatomyrmex* sp.1 différentes localités. A1-3A : Itororó-BA, femelle, $2n=20$: 14M+4SM+2A. A1-3B : Buerarema-BA, mâle, $n=10$: 7M+2SM+1A. A1-3C : Itambé-BA, femelle, $2n=20$: 14M+4SM+2A. A1-3D : Almadina-BA, femelle, $2n=20$: 14M+4SM+2A. A1-3E : Ilhéus-BA, femelle, $2n=20$: 14M+4SM+2A. M: chromosome métacentrique; SM : chromosome submetacentrique ; SM(g) : grand chromosome submetacentrique ; A : chromosome acrocentrique ; A(g) : grand chromosome acrocentrique. Les chromosomes non marqués sont tous métacentriques.



Thaumatomyrmex sp.11, l'autre espèce étudiée du groupe *ferox*, possède $2n=42$ avec seulement quatre chromosomes métacentriques pour 38 acrocentriques dont quatre sont aussi grands que les chromosomes métacentriques (tableau A1-1 - fig. A1-6 - A(g)).

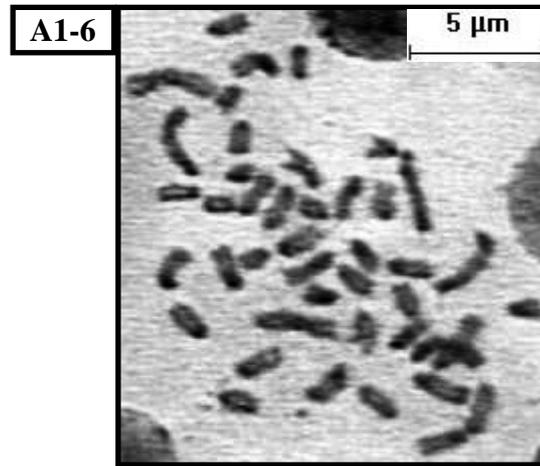


Figure A1-6. Métaphase d'une femelle de *Thaumatomyrmex* sp.11 de la localité CostaRica-LaSelva, $2n=42$: 4M+38A. Les flèches indiquent les chromosomes métacentriques (M), les chromosomes non marqués sont tous acrocentriques. A(g) : grand chromosome acrocentrique.

Groupe mutilatus

L'espèce *T. mutilatus* a été récoltée dans des localités très distantes : 930 km entre Itambé et Uberlândia et 880 km entre Uberlândia et Bonito (fig. A1-1). Chacune des populations a son propre caryotype (tableau A1-1), le plus petit pour la population la plus au sud, Bonito-BA $2n=34$ de formule caryotypique haploïde 12M+3SM+2SA/A (fig. A1-4A) et le plus grand pour celle la plus au nord, Itambé-BA, $2n=62$, pour laquelle la formule caryotypique n'a pas pu être déterminée (fig. A1-4C). La population d'Uberlândia-BA a un nombre diploïde de chromosomes intermédiaire, $2n=44$ avec 24M+10SM+10SA/A (soit 12M+5SM+5SA/A pour la formule caryotypique haploïde qui a été déterminée) (fig. A1-4B). La présence d'un grand chromosome acrocentrique A(g) est une constante dans tous ces caryotypes (fig. A1-4A, III4B et A1-4C).

Pour *T. contumax*, l'autre espèce du groupe *mutilatus* étudiée, les caryotypes des deux populations proches échantillonnées, Ilhéus-BA et Buerarema-BA, sont les mêmes, $2n=60$, mais seule la formule caryotypique de la première localité a pu être déterminée : 44M+6SM+4SA+6A (tableau A1-1 - fig. A1-5). Deux chromosomes acrocentriques de grande taille A(g) sont aussi présents (fig. A1-5).



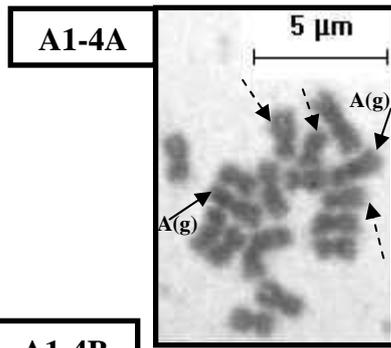


Figure A1-4A. Métaphases d'une prénymphe mâle de *Thaumatomyrmex mutilatus* de la localité **Bonito-MS**, $n=17$: $12M+3SM+2SA/A$. Les flèches continues indiquent les chromosomes subacrocentriques et acrocentriques (SA/A), les flèches en pointillés les chromosomes submétacentriques (SM) et tous les autres chromosomes sont métacentriques (M). A(g) : grand chromosome acrocentrique.

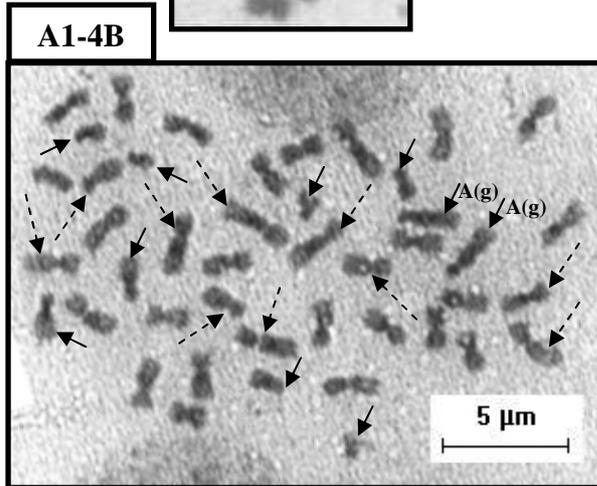


Figure A1-4B. Métaphase d'une prénymphe femelle de *Thaumatomyrmex mutilatus* de la localité **Uberlândia-MG**, $2n=44$: $24M+10SM+10SA/A$. Les flèches continues indiquent les chromosomes subacrocentriques et acrocentriques (SA/A), les flèches en pointillés les chromosomes submétacentriques (SM) et tous les autres chromosomes sont métacentriques (M). A(g) : grand chromosome acrocentrique.

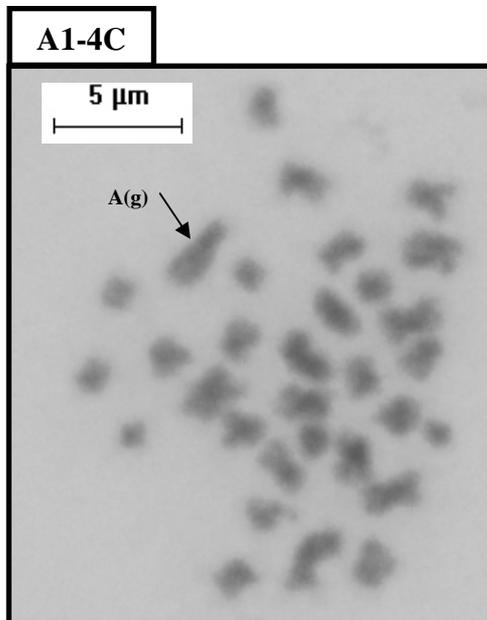


Figure A1-4C. Métaphase d'une prénymphe mâle de *Thaumatomyrmex mutilatus* de la localité **Itambé-BA**, $n=31$: (non déterminé). A(g) : grand chromosome acrocentrique.



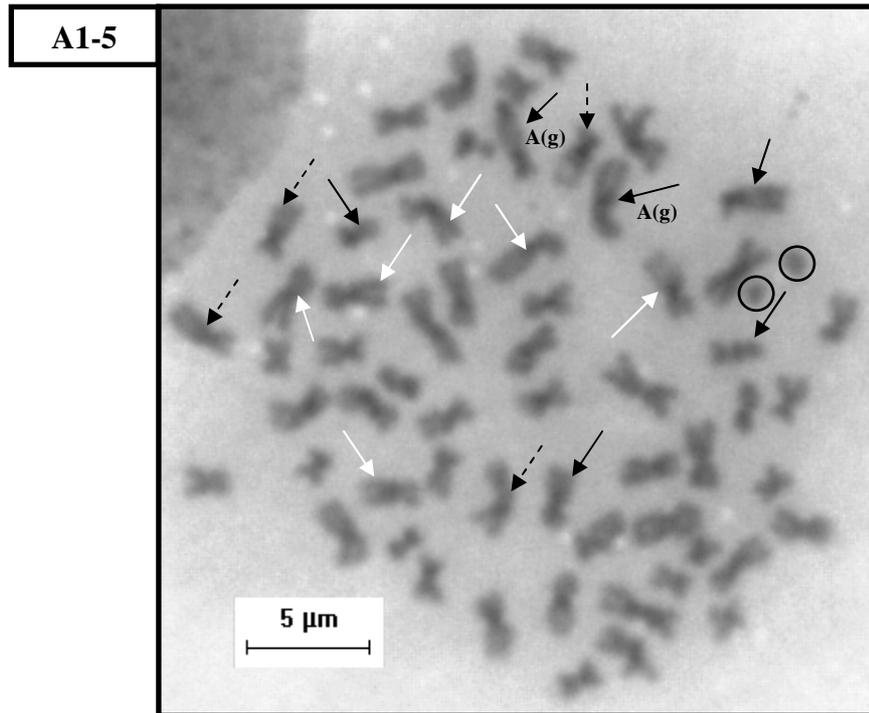


Figure A1-5. Métaphase d'une prénymphe femelle de *Thaumatomyrmex contumax* de la localité **Ilhéus-BA**, $2n=60 : 44M+6SM+4SA+6A$. Les flèches noires continues indiquent les chromosomes acrocentriques (A), les flèches noires en pointillés les chromosomes subacrocentriques (SA), les flèches continues blanches les chromosomes submetacentriques (SM) et tous les autres chromosomes sont métacentriques (M). A(g) : grand chromosome acrocentrique. Du matériel génétique non identifié est entouré d'un cercle.

4. Discussion

Les nombres de chromosomes constituant les caryotypes des quatre taxons étudiés ici sont inclus dans l'intervalle établi pour les Formicidae ($2 \leq 2n \leq 120 - 1 \leq n \leq 60$) et pour la sous-famille Ponerinae ($7 \leq 2n \leq 120 - 3 \leq n \leq 60$) (Imai & Kubota 1972 ; Imai et al. 1988 ; Crosland & Crozier 1986 ; Mariano et al. 2008). Aucune caractéristique des caryotypes et des chromosomes ne sort du cadre connu chez les autres fourmis.

T. mutilatus

Chez les quatre espèces de *Thaumatomyrmex*, seule *T. mutilatus* a montré une variation géographique pour le nombre de chromosomes. Cela peut s'expliquer par la différence d'éloignement des localités de récoltes, elles sont distantes de plusieurs centaines de kilomètres pour cette espèce : 930 km entre Itambé et Uberlândia, 880 km entre Uberlândia et Bonito (fig. A1-1), alors qu'une seule colonie de *Thaumatomyrmex* sp.11 a été récoltée au Costa Rica (fig. A1-1) et que les deux autres espèces brésiliennes, *Thaumatomyrmex* sp.1 et



T. contumax, ont été récoltées dans des localités distinctes mais moins distantes que celles de *T. mutilatus* : 160 km entre Ilhéus et Itambé et 17 km entre Ilhéus et Buerarema, les localités les plus éloignées, respectivement pour *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax* (fig. A1-1 et A1-2).

Le polymorphisme caryotypique de *T. mutilatus* n'est pas un nouveau cas d'éventail robertsonien (sensu Matthey 1970) puisque même si les populations ont un nombre diploïde de chromosomes différents, le nombre fondamental (NF) est lui aussi différent (tableau A1-1). Toutefois, l'utilisation de techniques de coloration pour distinguer les centromères et l'euchromatine de l'hétérochromatine afin de déterminer des patrons de bandes (notamment les bandes C) permettront de mieux définir la formule caryotypique et le NF. Par exemple, un chromosome submétacentrique sera considéré acrocentrique si l'un de ces bras est uniquement constitué d'hétérochromatine (Imai et al. 1994), changeant ainsi le NF. Le terme 2AN proposé par Imai & Crozier (1980) sera alors utilisé pour décrire le nombre diploïde de bras des chromosomes, en lieu et place du NF de Matthey (1945). Le polymorphisme chromosomique entre des populations géographiquement éloignées est répandu chez les Formicidae et chez d'autres animaux (Cunha 1960 ; John & Lewis 1966), et plus une espèce possède une vaste aire de répartition plus elle est susceptible d'incorporer des réarrangements chromosomiques dans son génome (Robbins et al. 1983). Pour ne citer que les derniers exemples de polymorphismes décrits chez les fourmis : les colonies de *Paraponera clavata* Fabricius (Costa et al. 2005) ont été récoltées dans deux localités éloignées de 2 000 km, avec dans l'une un caryotype de $2n=54$ et dans l'autre de $2n=66$; les colonies de *Typhlomyrmex rogenhoferi* Mayr (Ectatomminae) de nombre chromosomique $2n=34$ à 38, proviennent de localités séparées de quasiment 3 000 km (Mariano et al. 2006) ; celles de *Dinoponera lucida* (Ponerinae, Ponerini) récoltées dans des localités distantes de moins de 550 km, peuvent avoir de 106 à 120 chromosomes, même pour une seule localité (Mariano et al. 2008) ; et chez les Ponerinae, il y a 32 chromosomes de différence entre les caryotypes diploïdes des populations de *Pachycondyla apicalis* morpho-espèce I avec $2n=36$ à Ilhéus et $2n=68$ à Uruçuca (Delabie et al. 2008). *T. mutilatus* est un nouveau cas de polymorphisme qui montre que cette occurrence est assez commune dans certains groupes de ponéromorphes (sensu Bolton 2003), mais cela ne semble pas être une généralité puisqu'il n'a pas été observé chez des espèces des genres *Odontomachus* (Ponerinae, Ponerini) (I. Santos, com. pers. 2008) et *Gnamptogenys* Roger (Ectatomminae, Ectatommini) (Borges et al. 2004).

Le polymorphisme chromosomique est important entre les trois populations échantillonnées de *T. mutilatus* : il y a 28 chromosomes en plus dans le caryotype de la



population d'Itambé-BA par rapport à celle de Bonito-MS. C'est le deuxième plus grand écart du nombre diploïde de chromosomes entre les caryotypes de populations différentes d'une même espèce après celui de *Pachycondyla apicalis* morpho-espèce I (32 chromosomes) (Delabie et al. 2008). Généralement les différences entre populations ne sont que de quelques chromosomes, une dizaine au plus. Pour *T. mutilatus* il y a 1 800 km entre les deux localités contre seulement 20 km pour *Pachycondyla apicalis* morpho-espèce I. Une telle différence entre les populations d'une espèce qui se reproduit exclusivement par gamergates et qui n'a donc pas de gyne, le phénotype ailé des femelles chez les fourmis, du genre *Thaumatomyrmex*, dont seuls les mâles volent et assurent la transmission des gènes à longue distance, peut être due à la viscosité génétique des populations et à la capacité réduite de dispersion de cette espèce à laquelle sont associées une spéciation et une évolution chromosomique plus rapides (Bush et al. 1977).

Chez *T. mutilatus*, la différenciation des caryotypes est sans doute due à des réarrangements robertsoniens (fission, fusion centriques) et des inversions péricentriques, qui sont fréquents chez les Formicidae (Imai et al. 1988). Les inversions péricentriques font augmenter le nombre fondamental si elles sont de type AM (un chromosome acrocentrique A subit une cassure et la réunion des bouts cassés forme un chromosome métacentrique M), comme c'est généralement le cas chez les fourmis, notamment celles avec un grand nombre de chromosomes (Imai et al. 1977).

Il n'y a pas de différences morphologiques notables entre les femelles des trois populations échantillonnées. Kempf dans sa révision (1975) a remarqué certaines différences entre les individus de localités différentes, mais il les a estimées trop fragiles pour pouvoir statuer sur leur signification. Pour le moment seul un caractère, le nombre et l'emplacement des soies sur les propleures, semble prometteur quant à son utilisation pour distinguer les individus de ces populations. Le polymorphisme peut toutefois être neutre d'un point de vue taxinomique s'il n'affecte pas la morphologie de l'espèce, le réarrangement chromosomique peut ainsi ne pas être détecté au niveau de l'exophénotype (sensu John & Lewis 1966), dans certains cas il est associé aux conditions environnementales (John & Lewis 1966) ce qui n'a pas encore été démontré chez les fourmis. *T. mutilatus* est l'espèce du genre avec la plus vaste distribution géographique, elle se rencontre depuis le Nordeste brésilien dans le nord de l'état du Ceará jusqu'à la région Sudeste du Brésil dans l'état du Rio Grande do Sul, sa localité connue la plus australe (voir chapitre 1), notre échantillonnage est donc largement incomplet. Les populations échantillonnées de cette espèce occupent différents types de végétations : les colonies ont été récoltées dans une forêt ciliaire du cerrado à Bonito-BA, dans le cerrado à



Uberlândia-BA et dans une forêt semi-décidue à Itambé-BA. La délimitation des aires de distributions et des zones de contacts des différents caryotypes permettra d'évaluer le lien entre le caryotype et une éventuelle adaptation écologique (habilité d'un organisme de survivre et de se reproduire dans un milieu particulier). Il y a des différences dans le nombre de chromosomes chez les populations distantes de *T. mutilatus*, ce qui peut signifier que la dispersion de cette espèce n'est pas récente. Le patron géographique de la distribution des différents caryotypes suggère qu'ils représentent une lignée évolutive plutôt que plusieurs changements chromosomiques au hasard. Le nombre de chromosomes varie en augmentant du sud-ouest vers le nord-est, on a donc sans doute affaire à une évolution séquentielle des caryotypes par laquelle un caryotype ancestral génère un deuxième contenant un réarrangement chromosomique, celui-ci à son tour donne un troisième avec un nouveau réarrangement chromosomique et ainsi de suite suivant par exemple le modèle des « processus en chaîne » de White (1978b) (« chain processes » - voir aussi King 1993). Mais le scénario parallèle qui est le contraire avec une évolution indépendante des caryotypes à partir d'un caryotype ancestral et qui posséderont des réarrangements chromosomiques différents ou convergents, n'est pas à exclure. Les différents caryotypes ont sans doute une origine allopatrique, soit par vicariance après dispersion de l'espèce ancestrale, soit par péripatrie (effet fondateur) par colonisation successive en suivant les évolutions du cerrado et de la forêt Atlantique. Cependant, avec le modèle de White (1978b) une origine parapatrique ou même stasipatrique est toujours possible. L'origine allopatrique des caryotypes et le scénario séquentiel peuvent être vérifiés en établissant les aires de répartition des différents caryotypes, en construisant une phylogénie à partir d'autres caractères que les caryotypes et en étudiant les bandes chromosomiques qui permettront de savoir s'il y a un lien entre les réarrangements chromosomiques des différents caryotypes. Les différents caryotypes ont pu évoluer et se fixer par le hasard ou suite à une meilleure adaptation écologique au milieu dans lequel ils sont apparus. Le polymorphisme chromosomique peut être un trait adaptatif.

Un caryotype de *T. contumax* et trois différents de *T. mutilatus* ont été définis, plus de populations doivent être étudiées pour permettre d'analyser l'évolution de ces caryotypes ce qui aidera à connaître le point d'origine de ce groupe du genre *Thaumatomyrmex* et à mieux comprendre l'histoire de la formation et de l'évolution du cerrado et de la caatinga puisque ces espèces sont liées à ces écosystèmes.



***Thaumatomyrmex* sp.1 - Translocation d'un bras entier de chromosome**

Thaumatomyrmex sp.1 possède un caryotype à $n=10$ chromosomes, c'est le nombre le plus fréquemment trouvé chez les Formicidae ($n=11$: Imai et al. 1977 ; $n=10$: Mariano 2004). Le caryotype des différentes populations échantillonnées ne présente pas de variation numérique mais une variation structurelle du caryotype suivant les populations comme c'est le cas chez d'autres fourmis par exemple les Myrmicinae *Monomorium* (*Chelaner*) *rothsteini* Forel et *Meranoplus bicolor* Guérin-Méneville (Imai 1977, 1984c) et les Dolichoderinae *Iridomyrmex gracilis* Lowne⁷⁵, *Iridomyrmex* sp.15 et *Tapinoma sessile* Say (Crozier 1968a, 1970) dont la différence structurelle est liée à une translocation réciproque pour la première et à des inversions péricentriques pour les quatre autres. Une différence structurelle liée à des translocations réciproques ou à des inversions péricentriques peut toutefois caractériser différentes espèces proches comme pour les Myrmicinae *Tetramorium walshi* Forel et *Tetramorium lanuginosum* Mayr⁷⁶, les Formicinae *Camponotus dolendus* Forel et *Camponotus mitis* Smith F. et les Dolichoderinae *Iridomyrmex purpureus* Smith F., *I. viridiaeneus* Viehmeyer et *I. lividus* Shattuck⁷⁷ (Crozier 1968b ; Imai et al. 1984c). Les populations d'Itororó-BA et Buerarema-BA de *Thaumatomyrmex* sp.1 ont un grand chromosome acrocentrique et deux chromosomes submétacentriques « moyens » alors que celles d'Almadina-BA, Ilhéus-BA et Itambé-BA ont un chromosome acrocentrique et un submétacentrique « moyen » et un grand chromosome submétacentrique, cette différence est provoquée par une translocation réciproque d'un bras entier (whole-arm reciprocal translocation (WART)) impliquant un chromosome submétacentrique et un chromosome acrocentrique. Généralement seuls des bouts de bras de chromosomes sont échangés lors de translocation chez les fourmis (e.g. Imai et al. 1977, 1984c), mais plusieurs translocations d'un bras entier ont déjà été décrites. Chez *Myrmecia pilosula* Smith F. et *Rhytidoponera metallica* Smith F. (Imai et al. 1977) il y a eu translocation d'un bras entier d'un chromosome qui a été collé à l'extrémité du bras d'un autre chromosome (il s'agira d'une fusion en tandem si les chromosomes sont collés par leur télomère). Chez *Myrmecia imaii*⁷⁸ des individus ont un caryotype ayant subi des translocations de bras entiers de chromosomes avec cassure et collage au niveau des centromères cette fois-ci (Imai et al. 1994 - Fig. 5c-g). Mais l'analyse d'Imai et al. (1994 - fig. 5c-g) n'est pas claire et pas convaincante à cause de la difficulté à

⁷⁵ La sous-espèce n'a pas été déterminée par Crozier (1968a).

⁷⁶ Nommée respectivement *Triglyphothrix walshi* et *Triglyphothrix lanuginosa* dans l'article original (Imai et al. 1984c).

⁷⁷ Voir Greenslade (1974) et Shattuck (1993) pour la correspondance des noms d'espèces donnés dans l'article de Crozier (1968a, 1968b).

⁷⁸ Ce nom n'est pas valide (Bolton et al. 2006).



savoir quels sont les segments de chromosomes impliqués dans les translocations, si translocations il y a bien eues, tout comme pour l'analyse des caryotypes de *Rhytidoponera metallica* (Imai et al. 1977 - fig. 8). L'assemblage des chromosomes par paires est toujours délicat et largement subjectif surtout lorsque plusieurs groupes de chromosomes sont de même taille, de même morphologie et sans bande apparente. L'analyse des caryotypes de *Myrmecia pilosula* d'Imai et al. (1977 - fig. 5) est notamment des plus étranges avec un assemblage peu logique des chromosomes en paires. Si la translocation réciproque d'un bras entier de chromosome de *Thaumatomyrmex* sp.1 n'est pas la première décrite chez les Formicidae, elle est au moins plus clairement établie chez cette espèce.

La translocation est un réarrangement bien connue chez les fourmis (Imai et al. 1988) et il n'est pas étonnant que *Thaumatomyrmex* sp.1 en ait subi une puisqu'elle se produit préférentiellement chez les espèces avec un faible nombre de chromosomes ($n \leq 12$) alors que les réarrangements robertsoniens prédominent chez celles qui ont un grand nombre de chromosomes ($n > 12$) (Imai et al. 1977, 1988). Cela vient étayer la théorie « d'interactions minimales » (Imai et al. 1986)⁷⁹, selon laquelle l'évolution des caryotypes, et notamment du nombre de chromosomes, est due en grande partie à la sélection pour réduire l'occurrence des mutations chromosomiques spontanées qui réduisent la valeur sélective, notamment des hétérozygotes, comme c'est le cas des translocations réciproques. Cette théorie prédit une augmentation du nombre de chromosomes via des fissions centriques comme acteurs de l'évolution chromosomique des eucaryotes et donc un caryotype ancestral avec un faible nombre de chromosomes, alors que les fusions centriques serviraient à éliminer l'hétérochromatine constitutive. Même si les translocations ne semblent pas avoir d'effet aussi délétère chez les Formicidae comparé à d'autres animaux (Imai et al. 1988), elles ont tendance à réduire la valeur sélective des hétérozygotes (Imai et al. 1986).

Deux modèles sont actuellement proposés pour expliquer les modalités de l'évolution chromosomique ; notamment le rôle des remaniements dans les processus de spéciation (revue dans Ayala & Coluzzi 2005) : le modèle « dysfonctionnement hybride » repose sur la faible aptitude reproductrice des hybrides hétérozygotes pour l'arrangement chromosomique parce qu'ils produisent des gamètes dysfonctionnels. Cela créer alors une barrière partielle au flux génique entre les différentes populations, favorisant les mutations indépendantes, réduisant ainsi la probabilité de croisement entre ces populations et entraînant

⁷⁹ Nommée hypothèse « d'interactions minimales » par Imai et al. (1986) puis renommée théorie « d'interactions minimales » en par Imai et al. (1994).



leur isolement reproducteur complet⁸⁰. Le deuxième modèle de spéciation chromosomique, celui de « suppression de la recombinaison » stipule que les mutations impliquant les chromosomes réarrangés ne peuvent être transmises d'une population à l'autre alors que les échanges entre chromosomes homologues se produisent librement. Il y a rupture du flux génique entre les populations concernées par les réarrangements chromosomiques qui agissent ainsi comme des filtres génétiques entre ces populations. Cela favorise la différenciation génétique entre les régions protégées de chaque génome par l'accumulation de mutations indépendantes et induit le renforcement de l'incompatibilité génétique et une possible spéciation. Les gènes impliqués peuvent être localement avantageux et entraîner la divergence adaptative des populations. Les translocations peuvent modifier la séquence d'un ou plusieurs gènes clé et elles sont parfois liées chez les Formicidae à des spéciations lorsque la différence entre les caryotypes de deux espèces proches s'explique par une translocation (Imai et al. 1977, 1984c), même si toutes les translocations n'aboutissent pas à une différenciation au niveau spécifique des individus qui la portent (Imai et al. 1977, 1984c), ce qui est à vérifier pour les différents morphes caryotypiques de *Thaumatomyrmex* sp.1. De nombreux caryotypes intra-populationnels de fourmis sont monomorphiques et possèdent un nombre haploïde $n \leq 12$ et sont donc susceptibles de subir des arrangements chromosomiques de type translocation, ce qui suggère que le polymorphisme lié à ces réarrangements chromosomiques doit être contre-sélectionné ou que ces derniers sont rares. Il existe cependant des populations de fourmis avec des hétérozygotes viables et un polymorphisme chromosomique stable au moins à une courte échelle temporelle (Imai et al. 1977, 1984b, 1984c, 1988). Une étude poussée de l'espèce *Thaumatomyrmex* sp.1 permettra peut-être de pencher pour l'un ou l'autre des modèles du rôle des remaniements dans les processus de spéciation. La fixation de la translocation doit être vérifiée et l'aire de répartition des différents caryotypes délimitée. La faible capacité de dispersion des espèces sans gyne, qui se reproduisent exclusivement par gamergates, de *Thaumatomyrmex* a pu contribuer à la rapide fixation d'arrangements chromosomiques homozygotes. Une étude poussée de la morphologie, biologie et écologie, montrera si cette translocation a une relation sur un des ces traits cités.

La relation éventuelle entre ce remaniement chromosomique avec l'adaptation environnementale des populations sera analysée puisque cela a déjà été trouvé chez d'autres

⁸⁰ Ce modèle se heurte à certaines complications comme le problème de la propagation d'un réarrangement chromosomique, issu de la mutation chez un individu, dans une population si les hybrides hétérozygotes ont une faible aptitude reproductrice.



animaux ou du moins une corrélation entre l'aire de distribution des espèces et un gradient environnemental (*e.g.* : Dobzhansky et al. 1950, Cunha et al. 1950, Cunha & Dobzhansky 1954, John & Lewis 1966, Manoukis et al. 2008, McAllister et al. 2008 (Insecta, Diptera) ; Patton 1970, Nevo 1979 (Mammalia, Rodentia) mais voir Patton & Sherwood 1983 ; Kohlmann et al. 1988 (Insecta, Orthoptera) ; Cunha 1960, Bickham & Baker 1979 (mais voir King 1985, Sites & Moritz 1987), Kirkpatrick & Barton 2006 (modèles plus généraux)). Les populations avec le caryotype au chromosome A(g) se trouvent au milieu de celles avec le caryotype au chromosome SM(g) (fig. A1-2), cela pose la question du nombre d'apparition de cette translocation puisque des mutations cytologiques impossibles à distinguer peuvent survenir indépendamment dans différentes populations (Riginos & Nachman 1999). L'aire de répartition des différents caryotypes sera délimitée et étudiée suivant les hypothèses paléogéographiques de la région pour tester celles sur l'origine allopatrique (vicariance ou péripatrie (effet fondateur)), parapatrique, sympatrique ou stasipatrique de la fixation de ce réarrangement chromosomique dans les différentes populations. L'influence des événements paléogéographiques sur l'évolution caryotypique a été suggérée chez *Dinoponera lucida* (Mariano et al. 2008), une autre Ponerinae de la forêt Atlantique brésilienne dont l'aire de distribution rejoint celle de *Thaumatomyrmex* sp.1. Lors d'événements climatologiques du quaternaire les *Dinoponera lucida* se seraient regroupées dans des zones refuges différentes entraînant la séparation de certaines populations et une évolution distincte de leur caryotype.

La caractérisation du caryotype des espèces *Thaumatomyrmex* sp.2 et *Thaumatomyrmex* sp.5, qui sont proches morphologiquement de *Thaumatomyrmex* sp.1, permettra d'étudier l'hypothèse de l'origine de la translocation réciproque d'un bras entier par hybridation entre deux taxons proches comme cela a pu être démontré chez d'autres animaux, cependant très éloigné phylogénétiquement puisque ce sont des mammifères (Vertebrata, Mammalia) (Capanna & Redi 1995 ; Garagna et al. 1995 ; Fredga 1996 ; Hauffe & Pialek 1997 ; Ropiquet et al. 2008). L'hybridation interspécifique est un phénomène distribué uniformément dans le monde animal (Schwenk et al. 2008) et il n'est pas si rare chez les fourmis (Nonacs 2006 ; Feldhaar et al. 2008 ; Seifert 1999, 2009) où il peut donner lieu à de nouvelles espèces (voir Schwander et al. 2008) et est même parfois adaptatif (Umphrey 2006 (mais voir Nonacs 2006) ; Anderson et al. 2008). Des croisements entre individus des deux types de caryotypes permettront d'évaluer la présence ou non de barrières de reproduction.



Chromosome marqueur acrocentrique

Dans tous les caryotypes des taxons étudiés ici, hormis donc, pour le cas particulier des caryotypes des populations de *Thaumatomyrmex* sp.1 d'Almadina-BA, Ilhéus-BA et Itambé-BA, il existe au moins une paire de grands chromosomes acrocentriques A(g) dont la taille est au moins égale à celle du plus grand chromosome métacentrique du caryotype. La présence d'un grand chromosome acrocentrique A(g) peut être considérée comme un caractère distinctif du caryotype des espèces du *Thaumatomyrmex* et comme un état plésiomorphe dans le genre de par sa présence dans le caryotype de la majorité des populations des différents taxons de deux des trois groupes étudiés de ce genre. Le caryotype des populations de *Thaumatomyrmex* sp.1 d'Almadina-BA, Ilhéus-BA et Itambé-BA, qui ne possèdent pas ce chromosome A(g), est donc dérivé par rapport à celui des populations d'Itororó-BA et Buerarema-BA dont il serait issu par translocation réciproque d'un bras entier entre le chromosome A(g) et l'un des deux chromosomes SM (fig. A1-3F - translocation 1). Chez ces populations de *Thaumatomyrmex* sp.1, le chromosome A(g) correspond ainsi au bras long du grand chromosome submétacentrique SM(g).

Ce chromosome acrocentrique est donc un chromosome dit « marqueur ». C'est un caractère déjà connu chez des Vespidae sociaux (Hymenoptera) et certains sont une caractéristique générique ou d'un groupe de genres (Hoshiba et al. 1989). Chez les Formicidae, Delabie et al. (2008) relatent l'existence d'une paire de chromosomes métacentriques avec apparemment (« apparemment ») une constriction secondaire que les caryotypes de différentes espèces néotropicales du genre *Pachycondyla* Smith auraient en commun, mais ce n'est pas un caractère évident à voir et sa présence n'est malheureusement pas indiquée directement sur les métaphases et les caryotypes disponibles (Mariano 2004 ; Delabie et al. 2008) pour pouvoir étudier cette information plus en détail. Même si chez les hyménoptères, un chromosome portant une constriction secondaire a déjà été proposé pour caractériser un genre, le genre *Vespa* (Vespoidea, Vespidae) (Hoshiba et al. 1989), cette constriction peut avoir plusieurs origines, elle peut ne pas être stable et elle ne pourrait donc pas servir de marqueur. Elle peut être due à des réarrangements comme la fusion en tandem donnant un chromosome dicentrique (avec deux centromères indiqués chacun par une constriction en coloration bande-C) (Imai et al. 1994), mais peut aussi être due à la présence d'une RON sur ce chromosome comme c'est le cas chez d'autres animaux (Jackson 1971 ; King 1980 ; Sites 1983 ; Gokhman 2009 p. 7), dont des hyménoptères, *Partamona peckolti*



Friese (Apoidea, Apidae, Meliponini) (Brito et al. 2003)⁸¹ et *Scaptotrigona* sp. (Apidae, Meliponini) (Duarte et al. 2008). Cette constriction est surtout visible lorsqu'elle est éloignée du centromère, des réarrangements chromosomiques de type translocation ou inversion peuvent la rapprocher du centromère et la rendre ainsi difficile à reconnaître. Les constriction ne sont pas toujours visibles à tous les stades mitotiques et dans toutes les métaphases (Jackson 1971) et il en existe plusieurs types, certaines sont variables et leur expression change entre les chromosomes, les cellules et les individus (King 1980). La caractérisation de la constriction suivant les classes définies par King (1980) (basées sur l'étude des constriction secondaires chez une grenouille Hylidae (Vertebrata, Anura, Amphibia) permettrait d'avoir une idée sur la possible présence de NOR à cet endroit même sans marquage spécifique et de pouvoir statuer sur l'éventuelle stabilité de cette constriction et des chromosomes qui la portent. Si c'est un caractère stable, ces chromosomes pourront être considérés comme des chromosomes marqueurs, sinon ils ne se distinguent pas vraiment des autres formant le caryotype. Il ne s'agira toutefois que d'un point commun entre des espèces proches du genre et non d'un chromosome marqueur « générique », à moins que l'ancienne nomenclature proposée par Emery (1901, 1911) soit de nouveau plébiscitée à la suite de la remise en question de la monophylie du genre *Pachycondyla* (Wild 2002, 2005 ; Mariano et al. 2006 ; Ward 2007 ; voir Delabie et al. 2008). En effet, les espèces citées par Delabie et al. (2008) qui portent la constriction secondaire formaient le genre *Neoponera* Emery, avant que celui-ci ne soit synonymisé avec le genre *Pachycondyla* (Brown 1973 ; Snelling 1981). Elles pourraient donc de nouveau être séparées des autres espèces de *Pachycondyla* et être regroupées dans un même genre.

Un autre chromosome marqueur a aussi été trouvé chez des espèces du genre *Anochetus* Mayr (Imai et al. 1984c). Deux des espèces sont décrites, *Anochetus graffeii* Mayr et *Anochetus yerburyi* Forel et deux autres n'ont qu'un numéro, *Anochetus* sp.4 et *Anochetus* sp.5. Imai et al. (1984c) n'ont pas séparé les espèces étudiées du genre *Anochetus* à partir des groupes définis par Brown (1978), alors que justement les deux espèces décrites sont classées dans le même groupe, le groupe *graffeii* (Brown 1978) et que les deux autres devraient aussi l'être si on se base sur ce chromosome marqueur qui leur est commun et qui serait alors un nouveau trait caractéristique de ce groupe d'espèce d'*Anochetus*. L'autre espèce étudiée, *Anochetus madaraszi* Mayr, appartient au groupe *sedilloti* (Brown 1978) et ne possède par le

⁸¹ Le lien entre la constriction et les NORs n'a pas été analysé ni décrit par les auteurs, mais en comparant les figures, la constriction présente sur l'un chromosome (fig. 1A) semble bien correspondre à la location d'une RON sur le chromosome de taille équivalente (fig. 2B).



chromosome marqueur. Mais s'agit-il vraiment d'un chromosome marqueur qui doit être stable et retrouvé dans tous les caryotypes de l'espèce étudiée ? Normalement un caryotype diploïde devrait posséder une paire de ce chromosome marqueur, mais ce n'est pas le cas chez ces *Anochetus*. Les espèces étudiées sont polymorphiques pour une paire de chromosomes : l'un des chromosomes de la paire est distinctif, il est plus grand parce qu'il possède un bras court hétérochromatique agrandi selon Imai et al. (1984c), ce qui peut être dû soit à un ajout d'hétérochromatine soit à une translocation avec le chromosome homologue comme c'est le cas chez plusieurs autres fourmis (Imai et al. 1977, 1988). Les individus hétérozygotes pour une paire existent ainsi dans de nombreuses espèces et généralement des individus aux caryotypes homozygotes normaux et d'autres portant la mutation existent dans une même population. C'est ce que l'on trouve chez *Myrmecia nigrocincta* Smith F. (caryotypes de 18 individus de trois colonies observés) dont certains individus possèdent dans leur caryotype, tout comme les *Anochetus* d'Imai et al. (1984c), un chromosome acrocentrique avec un bras court hétérochromatique, sauf que certains caryotypes sont hétérozygotes avec une seule version de ce chromosome acrocentrique, et d'autres sont homozygotes avec la paire des deux chromosomes acrocentriques portant un bras court hétérochromatique. Les mâles ont soit le chromosome normal, soit le chromosome muté. Lorsqu'il y a des hétérozygotes il y a donc généralement des homozygotes et même si de nombreux systèmes de reproduction originaux sont encore à découvrir (Keller 2007), aucun ne permet d'avoir une population complètement (mâles, femelles reproductrices, femelles stériles) hétérozygote. Et il n'est donc pas, à l'heure actuelle, concevable simplement que les *Anochetus* n'aient que des hétérozygotes, le nombre faible de colonies étudiées (1 colonie et 3 individus pour *A. yerburyi*, 3 et 7 pour *A. graffei* et 1 et 1 pour *Anochetus* sp.4 et *Anochetus* sp.5) n'a sans doute pas permis de détecter au moins l'un des deux types d'homozygotes. La présence commune d'un chromosome acrocentrique avec un bras court hétérochromatique est peut-être une caractéristique des *Anochetus* du groupe *graffei* mais ce chromosome ne peut être marqueur puisqu'il ne doit pas être présent chez tous les individus, certains devant être homozygotes normaux chez ces espèces.

Donc, que ce soit pour les espèces de *Pachycondyla* ou celles d'*Anochetus*, la présence formelle d'un chromosome marqueur reste à démontrer. Après toutes ces considérations, l'étude cytogénétique d'espèces du genre *Thaumatomyrmex* montre que c'est la première fois qu'un chromosome marqueur, partagé par différentes espèces appartenant à plusieurs groupes du même genre, est identifié chez les Formicidae alors que pour d'autres genres aucun n'a été trouvé comme chez *Gnamptogenys* Roger (Borges et al. 2004). Il est présent dans deux des trois groupes constituant le genre *Thaumatomyrmex*, le troisième



groupe n'ayant pas été étudié cytogénétiquement. On peut estimer que c'est un trait caractéristique du genre car même s'il est dans certain cas altéré, il reste toujours identifiable. Sous réserve de le trouver de façon non ambiguë chez les espèces du groupe *cochlearis*, et qu'il soit homologue entre toutes les espèces, ce serait donc la première description d'un chromosome marqueur d'un genre de fourmis.

Chez certains taxons de Formicidae le caryotype présente quelques chromosomes facilement reconnaissables, généralement un ou deux parmi les plus grands chromosomes (*e.g.* : Hauschteck 1962). L'étude cytologique d'espèces proches permettrait de dévoiler les caractéristiques « marqueur » de tels chromosomes. Certains sont parfois communs à différentes populations d'une même espèce dont les caryotypes ont un nombre de chromosomes différent. C'est le cas entre différentes populations de *Dinoponera lucida* Emery (Ponerinae), de *Paraponera clavata* Fabricius (Paraponerinae) et de *Typhlomyrmex rogenhoferi* Mayr (Ectatomminae) qui possèdent respectivement une paire et trois paires de grands chromosomes acrocentriques et une paire de grands chromosomes métacentriques distincts des autres (Costa et al. 2005 ; Mariano et al. 2006 ; Mariano et al. 2008). Les chromosomes acrocentriques des deux premières espèces ont la particularité de porter les régions organisatrices nucléolaires principales⁸² (RONs principales ou primary NORs pour l'anglais « primary Nucleolar Organizing Regions ») (Costa et al. 2005 ; Mariano et al. 2008) qui sont les régions chromosomiques qui portent un large ensemble de gènes qui codent pour l'ARN ribosomal. C'est peut-être pour cela qu'ils ont subi moins d'altérations importantes et ont été mieux conservés que les autres chromosomes. L'information génétique clé qu'ils portent ne doit pas être dispersée sous risque d'entraîner un changement dramatique pour le taxon concerné. La localisation des RONs est utilisée comme caractère, en plus de la morphologie des chromosomes et des patrons d'hétérochromatine, pour distinguer différents taxons. La dispersion des RONs via des réarrangements chromosomiques ou par les mécanismes de Dubcovsky & Dvorak⁸³ (Dubcovsky & Dvorak 1995) est liée à la séparation des taxons dans différents groupes d'animaux dont les fourmis et leur localisation caractérise chaque espèce ou un groupe d'espèces (Jackson 1971 ; Palomeque et al. 1988 ; Palomeque et al. 1990 ; Hirai et al. 1994, 1996 ; Maffei et al. 2001 ; Santos et al. 2008). Ce qui n'est pas

⁸² Costa et al. (2005) n'utilisent pas les termes RONs, mais les régions marquées par CMA₃ sont celles riches en paires de bases GC et les RONs présentent cette caractéristique, quant à Mariano et al. (2008), ils parlent de RONs mais pas de RONs principales, cependant les régions marquées par DAPI et CMA₃ dans ces deux études doivent toutefois bien correspondre aux RONs principales (*e.g.* Fernandez-Piqueras et al. 1983 ; Sentis et al. 1988).

⁸³ Voir Cabrero & Camacho (2008) pour une explication et une critique détaillée des mécanismes de Dubcovsky & Dvorak (Dubcovsky & Dvorak 1995).



étonnant puisque la composition en paires de bases guanine et cytosine (%G+C), dont les RONS sont souvent riches, est aussi une caractéristique spécifique (Chargaff 1951 dans Forsdike 1999). Le grand chromosome acrocentrique A(g) ou le bras long du grand chromosome submétacentrique des espèces de *Thaumatomyrmex* étudiées ici portent sans doute eux aussi les RONS. Le nombre de RONS et leur distribution sont certainement de précieux caractères à étudier pour améliorer la connaissance des liens de parentés entre différents taxons chez les Formicidae et pour donner d'utiles informations évolutives pour expliquer les divergences caryotypiques entre des espèces proches phylogénétiquement. Retracer l'histoire de la paire de grands chromosomes acrocentriques A(g) fera avancer la connaissance sur la recherche de l'origine du genre *Thaumatomyrmex*. Surtout que *Dinoponera lucida*, une espèce d'un autre genre de Ponerinae, mais appartenant à la tribu des Ponerini, possède elle aussi un chromosome acrocentrique différent des autres constituant le caryotype, c'est notamment le plus grand chromosome. Ce serait intéressant si l'homologie entre ce chromosome et celui des *Thaumatomyrmex* était établie. Le caryotype de deux autres espèces de ce genre ont été étudiées, *Dinoponera gigantea* Perty et *Dinoponera quadriceps* Kempf (Mariano et al. 2005), mais il n'y a pas de photo de métaphases pour pouvoir vérifier si ce grand chromosome acrocentrique est commun aux différentes espèces. Le fait que la coloration au CMA₃ donne des marquations différentes, une paire est colorée pour *D. lucida* (Mariano et al. 2005, 2008), contre quatre ou cinq pour les deux autres espèces, laisse toutefois penser que ça ne sera pas le cas.

5. Conclusion

La technique utilisée a permis de connaître le nombre de chromosomes chez les populations de quatre taxons du genre de fourmis *Thaumatomyrmex* Mayr. L'application d'autres techniques de coloration et la comparaison d'autres métaphases permettront d'affiner l'analyse de leurs caryotypes, notamment celle de la formule caryotypique qui ne peut être considérée comme étant fixée à l'heure actuelle avec cette étude puisque inhérente aux études de cytogénétiques.

Des différences de caryotypes ont été constatées entre les populations des espèces *T. mutilatus* et *Thaumatomyrmex* sp.1 reflétant la complexité de leurs histoires biogéographiques et évolutives qui doit aussi correspondre à ce qu'on pourra trouver chez les autres espèces du genre qui se reproduisent exclusivement par gamergates, mais qui sera sans doute différentes



chez celles qui en possèdent. Plusieurs questions découlent de ces observations : comment les différents réarrangements chromosomiques se sont fixés et se sont maintenus dans les différentes populations ? Y a-t-il des facteurs adaptatifs impliqués ? Quels sont les effets sur la structuration de la variabilité génétique des populations ? La cytogénétique de ce genre montre que toutes les populations d'une même morpho-espèce n'ont pas le même caryotype et que par conséquent une plus grande attention sera donnée aux différences écologiques, biologiques et comportementales observées à partir des données obtenues sur ces populations. Ces données sur les populations chromosomiquement différentes d'une morpho-espèce permettront d'évaluer la pertinence de leur mise en commun lors de la comparaison de cette morpho-espèce aux autres.

C'est la première identification d'un chromosome marqueur d'un genre chez les Formicidae. Il sera certainement un précieux outil pour l'étude de l'évolution de ce genre et des espèces qui le composent surtout s'il porte bien les RONS principales comme cela est suspecté. Une recherche de l'homologie avec les chromosomes d'autres espèces de Ponerinae donnera de bonnes indications quant aux liens phylogénétiques existants entre les différents genres de la sous-famille. Ce chromosome a déjà commencé à donner des informations intéressantes quant à l'évolution des différentes populations de *Thaumatomyrmex* sp.1.

La translocation réciproque d'un bras entier de chromosome entre un chromosome submétacentrique et un acrocentrique chez *Thaumatomyrmex* sp.1, est intéressante par le fait qu'elle peut être apparue suite à une hybridation avec une espèce très proche phylogénétiquement. *Thaumatomyrmex* sp.1 est un bon modèle d'étude cytogénétique parce que son aire de distribution est en contact avec ce type d'espèces (*Thaumatomyrmex* sp.2 et *Thaumatomyrmex* sp.5) et elle occupe des milieux variés. Si l'étroite apparenté entre ces espèces est confirmée, l'étude de leur caryotype permettra de mieux comprendre le rôle des réarrangements chromosomiques dans l'évolution des espèces et des populations.

Les populations au caryotype différent de *T. mutilatus* représentent sans doute un complexe d'espèces jumelles, proches morphologiquement mais isolées reproductivement, probablement dû à sa vaste répartition géographique. Mais comme pour *Thaumatomyrmex* sp.1, l'isolement reproducteur doit être défini, qu'il soit pré- ou postzygotique, entre les différentes populations et son lien avec les caryotypes. Plusieurs espèces nouvelles de *Thaumatomyrmex* ont été séparées par leur morphologie (voir chapitre 1), ainsi, même si un nombre considérable d'espèces morphologiquement distinctes reste encore à décrire, cette étude cytogénétique montre qu'un nombre encore plus grande d'espèces existe. C'est la notion même d'espèce qui est maintenant à définir pour le genre *Thaumatomyrmex* en reliant



les caractéristiques de l'exophénotype à celles de l'endophénotype (*sensu* John & Lewis 1966). Les études pluridisciplinaires alliant la morphométrie, la génétique et la biochimie sont devenues nécessaires pour avoir une meilleure estimation de la réelle diversité des différents taxa (*e.g.* Lucas et al. 2002 ; Schlick-Steiner et al. 2006 et Seifert 2009 (Hymenoptera, Formicidae) ; Francisco et al. 2008 (Hymenoptera, Apidae) ; Padial et al. 2009 (Vertebrata, Amphibia, Anura)). Notamment parce que les études de biodiversité utilisent l'espèce comme niveau taxinomique (Agapow et al. 2004) et parce que la connaissance de la diversité du genre *Thaumatomyrmex* permettra de mieux évaluer les aires prioritaires pour sa conservation, puisque ces espèces ou les populations d'une espèce peuvent nécessiter des stratégies de conservation différentes en tant qu'unité évolutive à part entière. De plus, les fourmis sont considérées comme un bon modèle pour les études de suivi et de gestion de la biodiversité (Underwood & Fisher 2006) et les espèces du genre *Thaumatomyrmex* présente des qualités écologiques et biologiques importantes à cette fin. Des caractères morphologiques et non-morphologiques distinctifs doivent être recherchés pour éviter que ces espèces jumelles, au même titre que les espèces cryptiques, restent cachées taxinomiquement (Schlick-Steiner et al. 2007 ; Ward 2007). La cytogénétique montre une nouvelle fois qu'elle contribue à la découverte de nouvelles espèces, notamment les espèces jumelles et les espèces cryptiques, et donc à la biodiversité pour son management et sa conservation. L'analyse chromosomique des différentes populations isolées à cause de la perte et de la fragmentation d'habitat donnera des indications sur la direction des couloirs écologiques (*sensu* Rosenberg et al. 1997) à mettre en place pour faire attention à ne relier que des populations ayant un « endophénotype » équivalent ou compatible au risque sinon de mettre encore plus en péril les différentes populations à cause d'hybridation non viable (Benirschke & Kumamoto 1991 ; Robinson & Elder 1993 ; Purvis et al. 2005 ; Mariano et al. 2008 ; voir aussi O'Brien & Mayr 1991) ce qui n'est souvent pas pris en compte dans l'établissement des couloirs écologiques. La mise en place de tels couloirs est fondamentale pour augmenter la taille de la population et avoir une plus grande diversité génétique qui permettra à l'espèce de garder son potentiel évolutif et de survie. L'analyse cytogénétiques des espèces du genre *Thaumatomyrmex* permettra de mieux comprendre le rôle des barrières écologiques et les effets des évènements du passé, mais aussi ceux récents comme la fragmentation de l'habitat due à l'activité humaine sur les espèces et les populations. La fragmentation de l'habitat a un impact sur le flux des gènes et la structure génétique des populations, les *Thaumatomyrmex* sont d'autant plus vulnérables et affectées à cause de leur capacité de dispersion limitée (voir Moore et al. 2008). Connaître tant la diversité en espèces que la diversité évolutive est crucial dans les



études de biodiversité et de conservation pour pouvoir choisir les aires prioritaires de conservation (Forest 2007 ; Mooers 2007). En séparant les espèces jumelles et cryptiques on augmente la biodiversité d'une région et parfois son taux d'endémicité. En délimitant l'aire de répartition de chaque caryotype on délimite les aires qui devront être incluses dans le plan de conservation mais pas forcément connectées. Cela permettra aussi de mieux gérer la translocation de colonies d'une région vers une autre où l'espèce est menacée afin d'en augmenter sa population. Des tests de translocation de colonies ont d'ailleurs été effectués chez la fourmi *Dinoponera lucida* Emery (Peixoto et al. 2005) qui est inscrite dans la liste des espèces menacées d'extinction (Ministério do Meio Ambiente 2003) et dont la cytogénétique est bien connue (Mariano et al. 2008). Et enfin, en protégeant les aires où se trouvent les différentes espèces de *Thaumatomyrmex* on protège non seulement la diversité phylogénétique associée à l'évolution de ce genre mais aussi la diversité associée à l'évolution des Ponerinae et des Formicidae de manière générale. Reconstruire l'histoire évolutive des espèces du genre *Thaumatomyrmex* est aussi important.

Références bibliographiques :

1. Anderson, K. E., Novak, S. J. & Smith, J. F. 2008. Populations composed entirely of hybrid colonies: bidirectional hybridization and polyandry in harvester ants. *Biological journal of the Linnean Society*, 95, 320-336.
2. Agapow, P. M., Bininda-Emonds, O.R., Crandall, K.A., Gittleman, J. L., Lacey, G. M., Marshall, J. C. & Purvis, A. 2004. The impact of species concept on biodiversity studies., *Q Rev Biol*, 79, 161 – 179.
3. Ayala, F. J. & Coluzzi, M. 2005. Chromosome speciation: Humans, *Drosophila* and mosquitoes. *Proc. Natl. Acad. Sci*, 102, 6535-6542.
4. Baimai, V. 1998. Heterochromatin accumulation and karyotypic evolution in some Dipteran insects. *Zool. Stud*, 37, 75-88.
5. Benirschke, K., Kumamoto, A. T. 1991. Mammalian cytogenetics and conservation of species. *Journal of Heredity*, 82, 187-191.
6. Bickham, J. W. & Baker, R. J. 1979. Canalization model of chromosomal evolution. *Bull Carnegie Mus Nat Hist*, 13, 70-84.
7. Bolton, B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 71, 1-370.
8. Bolton, B., Alpert, G., Ward, P. S. & Naskrecki, P. 2006. Bolton's catalogue of ants of the world: 1758-2005. Cambridge, Mass: Harvard University Press. CD-ROM.
9. Borodin, P. M. 2008. Chromosomes and Speciation. pp. 315-325. In: Dobretsov, N., Kolchanov, N., Rozanov, A. & Zavarin, G. (eds.) *Biosphere origin and evolution*. Springer, New York, EUA. 427pp.



10. Borges, D. S.; Mariano, C. S. F. ; Delabie, J. H. C. & Pompolo, S. G. 2004. Estudos citogenéticos em formigas Neotropicais do gênero *Gnamptogenys* (Hymenoptera, Formicidae, Ectatomminae). *Revista Brasileira de Entomologia*, Curitiba, v. 48, n. 4, p. 481-484.
11. Brito, R. M., Caixeiro, A. P.A., Pompolo, S. G. & Azevedo, G.G. 2003. Cytogenetic data of *Partamona peckolti* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) by C banding and fluorochrome staining with DA/CMA3 and DA/DAPI. *Genet Mol Biol*, 26, 53-57.
12. Brown, W. L., Jr. 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas. pp. 161-185 dans *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review* Meggers, B. J., Ayensu, E. S. & Duckworth, W. D. Washington, D.C., EUA. 350p.
13. Brown, W. L. 1978. Contribution toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, Tribe Ponerini, Subtribe Odontomachiti. Section B. Genus *Anochetus* and Bibliography. *Stud Entomol* 20 (1-4), 549-638.
14. Buschinger, A. & Fischer, K. 1991. Hybridization of chromosome-polymorphic populations of the inquiline ant, *Doronomyrmex kutteri* (Hym., Formicidae). *Insect Soc.* 38, 95-103.
15. Bush, G. L. 1975. Modes of animal speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 6, 339-364.
16. Bush, G. L., Case, S. M., Wilson, A. C. & Patton, J. L. 1977. Rapid speciation. and chromosomal evolution in mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74, 3942-46.
17. Cabrero, J. & Camacho, J. P. M. 2008. Location and expression of ribosomal RNA genes in grasshoppers: abundance of silent and cryptic loci. *Chromosome Res* 16 (4), 595-607.
18. Capanna, E., Redi, C. A. 1995. Whole arm reciprocal translocation. (WART) between Robertsonian heterozygous mouse with karyotype derived. through WARTs. *Chrom Res* 3, 135-137.
19. Chargaff, E. 1951. Some recent studies on the composition and structure of nucleic acids. *J Cell Physiol Suppl*, 38(Suppl. 1), 41-59.
20. Coghlan, A., Eichler, E. E., Oliver, S. G., Paterson, A. H. & Stein, L. 2005. Chromosomal evolution in eukaryotes: a multi-kingdom perspective. *Trends in Genetics*, 21, 673-682.
21. Corbet, G. B. 1990. The relevance of metrical, chromosomal and allozyme variation to the systematics of the genus. *Mus. Biol. J. Linn. Soc.*, 41, 5-12.
22. Costa, M. S ; Mariano, C. S. F. ; Fernandes, A., Pompolo, S. G. & Delabie, J. H. C. 2005. Variação cariotípica em populações distantes de *Paraponera clavata* (Fabricius) (Formicidae, Paraponerinae). In: XVII Simpósio de Mirmecologia, 2005, Campo Grande. XVII Simpósio de Mirmecologia, v. 17, p. 474-475.
23. Coyne, J. A. & Orr. H. A. 1998. The evolutionary genetics of speciation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 353, 287-305.
24. Crosland, M. W. J. & Crozier, R. H. 1986. *Myrmecia pilosula*, an ant with only one pair of chromosomes. *Science*, 231, 1278.
25. Crosland, M. W. J., Crozier, R. H., & Imai, H.T. 1988. Evidence for Several Sibling Biological Species Centered on *Myrmecia pilosula* (F. Smith) (Hymenoptera: Formicidae). *J. Aust. Entomol. Soc.*, 27, 13-14.
26. Crozier, R. H. 1968a. Cytotaxonomic studies on some Australian dolichoderine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Caryologia*, 21, 241-259.



27. Crozier, R. H. 1968b. Interpopulation karyotype differences in Australian Iridomyrmex of the "detectus" group (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae). Journal of the Australian Entomological Society, 7, 25–27.
28. Crozier, R. H. 1969. Chromosome number polymorphism in an Australian ponerinae ant. Can. J. Genet. Cytol, 11, 333-339.
29. Crozier, R. H. 1970. Karyotypes of twenty-one species (Hymenoptera; Formicidae), with reviews of the know ant karyotypes. Can. J. Genet. Cytol, 12, 109-128.
30. Crozier, R. H. 1977a. Evolutionary genetics of the Hymenoptera. Annu. Rev. Entomol. 22, 263-288.
31. Crozier, R. H. 1977b. Genetic differentiation between populations of the ant Aphaenogaster 'rudis' in the southeastern United States. Genetica 47, 17-36.
32. Cunha, A.B. 1960. Chromosomal variation and adaptation in insects. Annu Rev Entomol, 5, 85-110.
33. Cunha, A. B. & Dobzhansky, T. 1954. A further study of chromosomal polymorphism in its relation to the environment. Evolution, 8, 119–134.
34. Cunha, A. B., Burla, H. & Dobzhansky T. 1950. Adaptive chromosomal polymorphism in Drosophila willistoni. Evolution, 4, 212– 235.
35. Delabie, J. H.C., Mariano, C. S. F., Mendes, L. F. ; Pompolo, S. G., Fresneau, D. Problemas apontados por estudos morfológicos, ecológicos e citogenéticos no gênero *Pachycondyla* na Região Neotropical: o caso do complexo *apicalis*. pp. 196-222 dans Insetos Sociais: da Biologia à Aplicação, Vilela, E. F., Santos, I. A.; Schoereder J. H., Serrão J. E., Campos L. A. O. & Lino Neto, J. 1 ed.: Editora da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brésil.
36. DeSalle, R., Gregory, T. R. & Johnston, J. S. 2005. Preparation of samples for comparative studies of arthropod chromosomes: visualization, in situ hybridization, and genome size estimation. Methods Enzymol, 395, 460–488.
37. Dobigny, G., & Yang, F. 2008. Comparative cytogenetics in the genomics era: cytogenomics comes of age. Chromosome Research, 16, 1-4.
38. Dobigny, G., Ducroz, J. F., Robinson, T. J. & Volobouev, V. 2004. Cytogenetics and cladistics. Syst. Biol, 53, 470-484.
39. Dobigny, G., Lecompte, E., Tatard, C., Gauthier, P., Ba, K , Denys, C. Duplantier, J.M. Granjon, L. 2008. An update on the taxonomy and geographic distribution of the cryptic species *Mastomys kollmannspergeri* (Muridae, Murinae) using combined cytogenetic and molecular data. Journal of Zoology, 276, 4, 368-374.
40. Dobzhansky, T. 1972. Species of *Drosophila*. Science, 177, 664-669.
41. Dobzhansky, T., H. Burla & Cunha, A.B. 1950. A comparative study of chromosomal polymorphism in sibling species of the willistoni group of *Drosophila*. Evolution, 3, 300-314.
42. Duarte, O. M. P., Martins, C. C. C., Waldschmidt, A. M. & Costa, M. A. 2008. Contribuição citotaxonômica ao gênero *Scaptotrigona* (Moure, 1942), (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) com a descrição cariotípica de uma nova espécie. p. 343 dans 54º Congresso Brasileiro de Genética, 2008, Salvador, BA, Brésil.
43. Dubcovsky, J., & Dvorák, J. 1995. Ribosomal RNA multigene. loci: nomads of the Triticeae genome. Genetics, 140, 1367–1377.



44. Emery, C. 1901. Notes sur les sous-familles des dorylines et ponérines (famille des Formicidae). Annales de la Societe Entomologique de Belgique, 45, 32-54.
45. Emery, C. 1911. Hymenoptera. Fam. Formicidae. Subfam. Ponerinae. Genera Insectorum, 118, 1-125.
46. Everaerts, C.I., Farine, J. P. & Brossut, R. 1997. Changes of species specific cuticular hydrocarbon profiles in the cockroaches *Nauphoeta cinerea* and *Leucophaea maderae* reared in heterospecific groups. Entomologia Experimentalis et Applicata, 85, 145–150.
47. Feldhaar, H., Foitzik, S. & Heinze, J. 2008. Lifelong commitment to the wrong partner: hybridization in ants. Phil. Trans. R. Soc. B, 363, 2891–2899.
48. Ferguson-Smith, M.A. & Trifonov, V. 2007. Mammalian karyotype evolution. Nat Rev Genet, 8, 950-962.
49. Fernández-Piqueras, J., Rodríguez Campos, A., Sentís Castaño, C., & Rojo Garcia, E. 1983. Chromosomal location of the active NORs in the *Steropleurus martorelli* complex. Genetica, 61, 9–12.
50. Forest, Flix, Richard Grenyer, Mathieu Rouget, T. Jonathan Davies, Richard M. Cowling, Daniel P. Faith, Andrew Balmford, John C. Manning, Serban Proches, Michelle van der Bank, Gail Reeves, Terry A. J. Hedderson & Vincent, S. 2007. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. Nature, 445, 757-760.
51. Forsdyke, D. R. 1999. Relationship of Romanes' "intrinsic" variability of the reproductive system, and Bateson's "residue", to the species-dependent component of the base composition, (C+G) %. J. Theor. Biol, 201, 47-61.
52. Forsdyke, D. R. 2004. Chromosomal Speciation: A Reply. J. Theor. Biol, 230, 189-196.
53. Francisco, F. O., Nunes-Silva, P., Franco, T. M., Wittmann, D., Imperatriz-Fonseca, V. L., Arias, M. C. & Morgan, E. D. 2008. Morphometrical, biochemical and molecular tools for assessing biodiversity. An example in *Plebeia remota* (Holmberg, 1903) (Apidae, Meliponini). Insectes Sociaux, 55 (3), 231-237.
54. Fredga, K. 1996. A new chromosome races of *Sorex araneus* in the Kanin peninsula. pp. 247-248 dans Evolution in the *Sorex araneus* Group. Cytogenetic and Molecular Aspects: Proceedings of the ISACC's Fourth International Meeting, Fredga, K. & Searle, J. B. Hereditas 125.
55. Fusu, L. 2008. The usefulness of chromosomes of parasitic wasps of the subfamily Eupelminae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eupelmidae) for subfamily systematics. Eur. L. Entomol. 105(5), 823-828.
56. Garagna S., Zuccotti, M., Redi, C.A., Capanna, E. 1997. Trapping speciation. Nature, 390, 241- 242.
57. Gibson, L. J. 1984. Chromosomal changes in mammalian speciation: a literature review. Origins, 11, 67–89.
58. Gokhman, V. E. 1997. Chromosome number and other karyotypic features of parasitic wasps as a source of taxonomic information // Proc. 6th Europ. Workshop Insects Parasitoids: Bol. Asoc. Esp. Entom. Supl. al, 21, 53-60.
59. Gokhman, V. E. 2006a. Karyotypes of parasitic Hymenoptera: Diversity, evolution and taxonomic significance // Insect Science, 13, 4, 237–241.



60. Gokhman, V.E., 2006b. Implication of chromosomal analysis for the taxonomy of parasitic wasps (hymenoptera). *Entomological Review*, 86, 1, 1–10.
61. Gokhman, V.E. 2007. Karyosystematics of parasitic Hymenoptera: taxonomic decisions at the species level // *Comparative Cytogenetics*, 1, 1, 85-88.
62. Gokhman, V. E. 2009. Karyotypes of Parasitic Hymenoptera. XIV, 186 p.
63. Gokhman V. E., V. G. Kuznetsova. 2006. Comparative insect karyology: Current state and applications. *Entomological Review*, 86, 3, 352–368.
64. Gokhman, V. E. & Mikhailenko, A. P. 2008. Chromosomes of Ichneumonidae (Hymenoptera): New Results and Conclusions. *Entomological Review*, 88, 4, 391–395.
65. Gokhman, V. E., Quicke, D. L. J. 1995. The last twenty years of parasitic Hymenoptera karyology: an update and phylogenetic implications. *J Hymenopt Res*, 4, 41–63.
66. Goñi, B., Imai, H. T., Kubota, M., Kondo, M.; Yong, H. & Tho, Y. P. 1981. Chromosome observations on tropical ants in western Malaysia and Singapore. *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn.*, 32, 71-73.
67. Greenslade, P. J. M. 1974. The identity of *Iridomyrmex purpureus* form *viridiaeneus* Viehmeyer (Hymenoptera: Formicidae). *J. Aust. Entomol. Soc.*, 13, 247- 248.
68. Greilhuber, J., Ehrendorfer, F. 1988. Karyological approaches to plant taxonomy. pp 289–297 dans *Atlas of Science, Grimwade, A. M. Animal and Plant Science*, vol. 1.
69. Granjon, L. & Dobigny, G. 2003. The importance of cytotaxonomy in understanding the biogeography of African rodents : Lake Chad murids as an example. *Mammal Review*, 33 (1), 77-91.
70. Grant, V. 1981. *Plant Speciation*, Columbia University Press.
71. Guerra, M. 2008. Chromosome numbers in plant cytotaxonomy: concepts and implications. *Cytogenet Genome Res.*, 120, 339-350.
72. Hauschteck-Jungen, E. & Jungen, H. 1983. Ant chromosomes II. Karyotypes of western palearctic species. *Insectes Soc.* 30, 149-164.
73. Hauffe, H. C., Pialek, J. 1997. Evolution of the chromosomal races of *Mus musculus domesticus* in the Rhaetian Alps: the roles of whole-arm reciprocal translocation and zonal raiation. *Biol J Linn Soc Lond*, 62, 255-278.
74. Hauschteck, E. 1962. Die Chromosomen. einiger. in der Schweiz vorkommender. Ameisenarten. *Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Ziirich*, 107, 213-220.
75. Hirai, H., Yamamoto, M. -T.; Ogura, K., Satta, Y., Yamada, M.; Taylor, R. W. & Imai, H. T. 1994. Multiplication of 28S rDNA and NOR activity in chromosome evolution among ants of the *Myrmecia pilosula* species complex. *Chromosoma*, 103, 171-178.
76. Hirai, H.; Yamamoto, M. -T.; Taylor, R. W. & Imai, H. T. 1996. Genomic dispersion of 28S rDNA during karyotypic evolution in the ant genus *Myrmecia* (Formicidae). *Chromosoma*, 105, 190-196.
77. Hoshiba, H., Matsuura, M & Imai, H. T. 1989. Karyotype evolution in the social wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Jpn J Genet*, 64, 209-222.
78. Imai, H. T. 1966. The chromosome observation techniques of ants and the chromosomes of Formicinae and Myrmicinae. *Acta Hymenop*, 2(3), 119-131.



79. Imai, H. T. 1991. Mutability of constitutive heterochromatin (C-bands) during eukaryote evolution and their cytological meaning. *Jpn. J. Genet.*, 66, 635-661.
80. Imai, H. T. & Crozier, R.H. 1980. Quantitative analysis of directionality in mammalian karyotype evolution. *Am. Nat.*, 116 (4), 537-569.
81. Imai, H. T. & Kubota, M. 1972. Karyological studies of Japanese ants (Hymenoptera, Formicidae). III. Karyotypes of nine species in Ponerinae, Formicinae, and Myrmicinae. *Chromosoma*. 37, 193-200.
82. Imai, H. T., Kubota, M. 1975. Chromosome polymorphism in the ant, *Pheidole nodus*. *Chromosoma* 51, 391-99.
83. Imai, H.T; Crozier, R.H. & Taylor, R.W. 1977. Karyotype evolution in Australian ants. *Chromosoma*. 59, 341-393.
84. Imai, H.T. & Taylor, R.W. 1989. Chromosomal polymorphisms involving telomere fusion, centromeric inactivation and centromere shift in the ant *Myrmecia pilosula* n=1. *Chromosoma*. 98, 456-460.
85. Imai, H T.; Kubota, M.; Brown Jr., W. L., Ihara, M., Tohari, M. & Pranata, R. I. 1984a. Chromosome observations on tropical ants from Indonesia. *Ann. Rep. Natl. Inst. Genet. Jpn.* 35, 46-48.
86. Imai, H. T., Brown Jr., W. L., Kubota, M., Yong, H. -S., Tho, Y. P. 1984b. Chromosome observations on tropical ants from western Malaysia. II. *Annu Rep Natl Inst Genet Jpn*, 34, 66-69.
87. Imai, H. T.; Baroni-Urbani, C.; Kubota, M., Sharma, G., Narasimhanna, M. N., Das, B. C., Sharma, A. K., Sharma, A., Deodikar, G. B., Vaidya, V. G. & Rajasekarasetty, M. R. 1984c. Karyological survey of Indian ants. *Jpn. J. Genet.*, 59, 1-32.
88. Imai, H. T., Maruyama, T., Gojoboti, T., Inoue, Y. & Crozier, R.H. 1986. Theoretical bases for karyotype evolution. 1. The minimum-interaction hypothesis. *Am. Nat.*, 128 (6), 901-920.
89. Imai, H. T., Crosland, M. W. J., Crozier, R. H. & Taylor, R. W. 1988. Modes of spontaneous chromosomal mutation and karyotype evolution in ants with reference to the minimum hypothesis. *Japanese Journal of Genetics*, 63, 159-185.
90. Imai, H. T., Crozier, R. H. & Taylor, R. W. 1994. Experimental bases for the minimum interaction theory. I Chromosome evolution in ants of the *Myrmecia pilosula* species complex (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). *Japanese Journal of Genetics*, 69, 137-182.
91. Jackson, R. C. 1971. The karyotype in systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 327-368.
92. John, B. & Lewis, K.R. 1966. Chromosome variability and geographic distribution in insects. *Science*, 132, 711-721.
93. Jotterand-Bellomo, M. 1984. New developments in vertebrate cytotaxonomy VII. Les chromosomes de rongeurs (Ordre Rodentia Bowdich, 1821) *Genetica*, 64, 3-64
94. Kandul, N. P., Lukhtanov, V. A. & Pierce, N. E. 2007. Karyotypic diversity and speciation in *Agrodiaetus* butterflies. *Evolution*, 61, 546-559.
95. Keller, L. 2007. Uncovering the biodiversity of genetic and reproductive systems : time for a more open approach. *Am. Nat* ,169,1-8.



96. Kempf, W. 1975. A revision of the Neotropical ponerine ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica* (N.S.), 18, 95-126.
97. Kerr, W. E. & Silveira, Z.V. 1972. Karyotype evolution and corresponding taxonomic implications. *Evolution*, 26, 197-202.
98. Kiknadze, I. I., Gunderina, L.I., Butler, M.G., Wülker, W.F. & Martin, J. 2008. Chromosomes and Continents. pp.349-369 dans *Biosphere origin and evolution* Dobretsov, N., Kolchanov, N., Rozanov, A. & Zavarin G.. Springer, New York, EUA. 427pp.
99. King, M. 1980. C-banding studies on Australian hylid frogs: secondary constriction structure and the concept of euchromatin transformation. *Chromosoma*, 80, 191-217.
100. King, M. 1985. The canalization model of chromosomal evolution: a critique. *Syst Zool*, 34, 69-75.
101. King, M. 1987. Chromosomal rearrangements, speciation and the theoretical approach. *Heredity*, 59, 1-6.
102. King, M. 1993. *Species evolution. The role of chromosome change.* Cambridge University Press, RU. 336p.
103. Kirkpatrick, M. & Barton, N. 2006. Chromosome inversions, local adaptation and speciation. *Genetics*, 173, 419-434.
104. Kohlmann, B., Nix, H. & Shaw, D. D. 1988. Environmental predictions and distributional limits of chromosomal taxa in the Australian grasshopper *Caledia captiva* (F.). *Oecologia*, 75, 483-493.
105. Kumbkarni, C. G. 1965. Cytological studies in Hymenoptera Part III. Cytology of parthenogenesis in the formicid ant, *Camponotus compressus*. *Caryologia* 18, 396-401.
106. Legendre, P. 1972. The definition of systematic categories in biology. *TAXon*, 21 (4), 381-406.
107. Levan, A., Fredga, K. & Sanderberg, A. A. 1964. *Hereditas. Nomenclature for Centromeric Position of Chromosomes*, 52, 201-220.
108. Loiselle, R.; Francoeur, A. ; Fischer, K. & Bushinger, A. 1990. Variations and taxonomic significance of the chromosome numbers in the Nearctic species of the genus *Leptothorax* (s.s.) (Formicidae: Hymenoptera). *Caryologia*. 43, 321-334.
109. Lorite, P., Carrillo, J. A., Tinaut, A. & Palomeque, T. 2002. Chromosome numbers in Spanish Formicidae. IV. New data of species from the genus *Camponotus*, *Formica*, *Lasius*, *Messor* and *Monomorium*. *SOCIOBIOLOGY*, 40, 331-341.
110. Lucas, C.; Fresneau, D.; Kolmer, K., Heinze, J., Delabie, J.H.C. & Pho, D.B. 2002. A multidisciplinary approach to discriminating different taxa in the species complex *Pachycondyla villosa* (Formicidae). *Biol. J. Linnean Soc.*, 75, 249-259.
111. Maffei, E. M. D., Pompolo, S. G., Silva-Junior, J. C., Caixeiro, A. P. A., Rocha, M. P. & Dergam, J. A. 2001. Silver staining of nucleolar organizer regions (NORs) in some species of Hymenoptera (bees and parasitic wasp) and Coleoptera (lady-beetle). *Cytobios*, 104, 119-125.
112. Manoukis N.C., Powell, J.R., Touré, M.B. Sacko, A., Edillo, F. E., Coulibaly, M. B., Traoré, S. F., Taylor, C. E. & Besansky, N.J. 2008. A test of the chromosomal theory of ecotypic speciation in *Anopheles gambiae*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* ,105, 2941-2945.



113. Mariano, C. S. F. 2004. Evolução cariotípica em diferentes grupos de Formicidae. Thèse de doctorat, Universidade Federal de Viçosa, MG, Braésil. 205p.
114. Mariano, C. S. F., Pompolo, S. G., Delabie, J. H. C. 1999. Citogenética das espécies gêmeas e simpátricas *Pachycondyla villosa* e *Pachycondyla* sp '*inversa*'(Ponerinae). *Naturalia*, 24, 215-217.
115. Mariano, C. S. F., Pompolo, S. G., Delabie, J. H. C. & Campos, L. A. O. 2001. Estudos cariotípicos de *Camponotus* spp. Mayr neotropicais (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Bras. Entomol.*, 45 (4), 267-274.
116. Mariano, C. S. F., Pompolo, S. G. & Delabie, J. H. C. 2003a. Citogenética em Formicidae. *Anais do XVI Simpósio de Mirmecologia*, 16, 81-85.
117. Mariano, C. S. F., Delabie, J. H. C., Campos, L. A. O. & Pompolo, S. G. 2003b. Trends in karyotype evolution in the ant genus *Camponotus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 42(3), 831-839.
118. Mariano, C. S. F., Delabie, J. H. C., Pompolo, S. G. 2004. Nota sobre uma colônia e o cariótipo da formiga Neotropical *Cylindromyrmex brasiliensis* Emery (Hymenoptera: Formicidae: Cerapachyinae). *Neotropical Entomology, Londrina-PR*, 33, 2, 267-269.
119. Mariano C., Lacau S., Pompolo, S., Sposito E, Borges D, Dergam J, Villemant C & Delabie. 2006. Cytogenetic study in the rare neotropical genus *Typhlomyrmex* (Ectatominae, Typhlomyrmecini). *Sociobiology*, 47(1),1-10.
120. Mariano, C. S. F., Delabie, J. H. C., Santos, J. R. M. & Pompolo, S. G. 2007. Evolução cariotípica em *Pachycondyla* spp. (Ponerinae) neotropicais. *O Biológico*, 69 s2, 409-412.
121. Mariano, C. S. F., Pompolo, S. G., Barros, L. A.C., Mariano-Neto, E., Campiolo, S. & Delabie, J. H. C. 2008. A biogeographical study of the threatened ant Emery (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) using a cytogenetic approach, 1, 161-168.
122. Marks, J. 1983. Rates of karyotype evolution. *Syst. Zool.*, 32, 207-209.
123. Matthey, R. 1945. L'évolution de la formule chromosomiale chez les vertébrés. *Experientia* 1, 50-56 et 78-86.
124. Matthey, R. 1970. "L' 'eventail robertsonien' chez les Mus (Leggada) africains du groupe minutoïdes-musculoides," *Rev. Suisse Zool*, 77, 625-629.
125. McAllister, B. F, Sheeley, S.L., Mena, P.A., Evans, A.L., Schlötterer, C. 2008. Clinal distribution of a chromosomal rearrangement: a precursor to chromosomal speciation? *Evolution* (62), 8 1852-1865.
126. Ministério do Meio Ambiente. 2003. Lista nacional das espécies da fauna brasileira ameaçadas de extinção, Brazil. Disponible à : http://www.ibama.gov.br/sisbio/legislacao.php?id_arq=29.
127. Mooers, A. Ø. 2007. Conservation biology: The diversity of biodiversity. *Nature* 445, 717-718.
128. Moore, J. A., Miller, H. C., Daugherty, C. H. & Nelson, N. J. 2008. Fine-scale genetic structure of a long-lived reptile reflects recent habitat modification. *Molecular Ecology*, 17, 4630-4641.
129. Naito, T. 1982. Chromosome number differentiation in sawflies and its systematic implication (Hymenoptera, Tenthredinidae). *Kontyn, Tokyo*, 50, 569-587 .



130. Navarro, A. & Barton, N. H. 2003. Chromosomal speciation and molecular divergence-accelerated evolution in rearranged chromosomes. *Science*, 300, 321-324.
131. Nevo, E. 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Ann Rev Ecol Syst*, 10, 269–308.
132. Nonacs, P. 2006. Interspecific hybridization in ants: At the intersection of ecology, evolution, and behavior. *Ecology*, 87 (9), 2143-2147.
133. Noor, M. A. F., Grams, K. L., Bertucci, L. A. & Reiland, J. 2001. Chromosomal inversions and the reproductive isolation of species. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 98, 12084-12088.
134. O'Brien, S. J. & Mayr, E. 1991. Bureaucratic mischief: recognizing endangered species and subspecies. *Science*, 251, 1187-1188.
135. O'Brien, S. J., Menotti-Raymond, M., Murphy, W. J., Nash, W. G., Wienberg, J., Stanyon, R., Copeland, N. G., Jenkins, N. A., Womack, J. E. & Marshall-Graves, J. A. 1999. The promise of comparative genomics in mammals. *Science*, 286, 458-481.
136. Owen Robin, E. 1983. Chromosome numbers of 15 North American bumble bee species (Hymenoptera, Apidae, Bombini) *Genome*, 25(1), 26-29.
137. Padial, J. M., Castroviejo-Fisher, S., Köhler, J., Vilà, C., Chaparro, J. C. & De la Riva, I. 2009. Deciphering the products of evolution at the species level: the need for an integrative taxonomy. *Zoologica Scripta* (sous presse).
138. Palomeque, T., Chica, E., Cano, M. A. & Díaz-de-la-Guardia, R. 1988. Karyotypes, C-banding and chromosome location of active nucleolar organizing regions in *Tapinoma* (Hymenoptera, Formicidae). *Genome*, 30, 277-280.
139. Palomeque, T., Chica, E., Cano, E. & Díaz de la Guardia, R. 1990. Development of silver stained structures during spermatogenesis in different genera of Formicidae. *Genetica* 81, 51–58.
140. Palomeque, T.; Chica, E. & Díaz de la Guardia, R. 1993. Karyotype evolution and chromosomal relationships between several species of the genus *Apahenogaster* (Hymenoptera, Formicidae). *Caryologia*, 46 (1), 25-40.
141. Passamonti, M., Mantovani, B. & Scali, V. 2004. Phylogeny and karyotype evolution of the Iberian *Leptynia attenuata* species complex (Insecta Phasmatodea). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 30, 87–96.
142. Patton, J. L. 1970. Karyotypic variation following an elevational gradient in the pocket gopher, *Thomomys bottae grahamensis* Goldman. *Chromosoma* 31, 41-50.
143. Patton, J. L. & Sherwood, S. W. 1983. Chromosome evolution and speciation in rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 14,139-158.
144. Peixoto, A. V., Araujo, L. L. S., Delabie, J. H. C. & Campiolo, S. 2005. Translocação de colônias de *Dinoponera lucida* Emery (Formicidae: Ponerinae). XVII Simpósio de Mirmecologia - Biodiversidade e Bioindicação, Campo Grande, MS, Brésil. p. 463-464.
145. Petitpierre, E. 1996. Molecular cytogenetics and taxonomy of insects, with particular reference to the Coleoptera *Int. J. Insect Morphol. Embryol*, 25,115- 133.
146. Pompolo, S.G. & Mariano, C. S. F. 2003. Considerações citogenéticas sobre a condição derivada da tribo Attini. *Anais do XVI Simpósio de Mirmecologia, UFSC, Florianópolis –SC.* 536p.



147. Purvis, A., Gittleman, J. L. & Brooks, T. 2005. Phylogeny and conservation. pp. 1-16 dans Phylogeny and conservation. Editeurs A. Purvis, J.L. Gittleman and T.M. Brooks. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 446p.
148. Robbins, L. W., Moulton, M. P. & Baker, R. J. 1983. Extent of geographic range and magnitude of chromosomal evolution. *Journal of Biogeography*, 10, 533-541.
149. Rieseberg, L. H. 2001. Chromosomal rearrangements and speciation. *Trends Ecol Evol*, 16, 351 -358.
150. Rieseberg, L. H. & Livingstone, K. 2003. Chromosomal speciation in primates. *Science*, 300, 267-268.
151. Riginos, C. & Nachman, M. W. 1999. The origin of a Robertsonian. chromosomal translocation in house mice inferred from linked microsatellite markers. *Mol. Biol. Evol.*, 16, 1763– 1773.
152. Robinson T. J., Elder, F. F. B. 1993. Cytogenetics: its role in wildlife management and the genetic conservation of mammals. *Biol. Conserv.*, 63, 47-51.
153. Robinson, T. J., Ruiz-Herrera, A. & Avise, J. C. 2008. Hemiplasy and homoplasy in the karyotypic phylogenies of mammals. *PNAS* 105, 14477-14481.
154. Ropiquet, A., Gerbault-Seureau, M., Deuve, J.L., Gilbert, C., Pagacova, E., Chai, N., Rubes, J. & Hassanin, A. (sous presse). Chromosome evolution in the subtribe Bovina (Mammalia, Bovidae): The karyotype of the Cambodian banteng (*Bos javanicus birmanicus*) suggests that Robertsonian translocations are related to interspecific hybridization. *Chromosome Res.*, 16(8), 1107-1118.
155. Rosenberg, D. K., Noon, B. R. & Meslow, E. C. 1997. Biological Corridors: Form, Function , and Efficacy. *BioScience*, 47(10), 677-687.
156. Rosengren, M., Rosengren, R. & Soderlund, V. 1980. Chromosomal numbers in the genus *Formica* with special reference to the taxonomical position of *Formica uralensis* Ruzsk, and *Formica truncorum* Roger. *Hereditas*, 92, 321-325.
157. Rumpler, Y. 2000. What cytogenetic studies may tell us about specific diversity and speciation. of lemurs. *Int. J. Primatol.*, 21, 865–881.
158. Rumpler, Y. 2004. Complementary approaches of cytogenetics and molecular biology to the taxonomy and study of speciation processes in Lemurs. *Evol. Anthropol.*, 13, 67–78.
159. Santos, I. S., Costa, M. A., Mariano, C., Delabie, J., Andrade-Souza, V. & Silva, J. G. Análise Citogenética de *Anochetus* sp.n., formiga endêmica da região sudeste da Bahia. dans 54° Congresso Brasileiro de Genética, Salvador.
160. Santos-Colares, M. C., Viegas, J. & Loeck, A. E. 1997. Preparation of Mitotic Chromosomes of Leaf-Cutting Ants From The Genera *Atta* And *Acromyrmex*: Methodological Changes. *BRASILIAN JOURNAL OF GENETICS*, 20(1), 25-27.
161. Schilder, K. 1999. Safer without sex? Thelytokous parthenogenesis and regulation of reproduction in the ant *Platythyrea punctata*. pp. 160. Würzburg: Julius-Maximilians University.
162. Schlick-Steiner, B.C., Steiner, F.M., Moder, K., Seifert, B., Sanetra, M., Dyreson, E., Stauffer, C. & Christian, E. 2006. A multidisciplinary approach reveals cryptic diversity in western Palearctic *Tetramorium* ants (Hymenoptera: Formicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40, 259–273.



163. Schlick-Steiner, B.C., Seifert B., Stauffer, C., Christian, E., Crozier, H.R. & Steiner, F.M. 2007. Without morphology, cryptic species stay in taxonomic crypsis following discovery. *Trends Ecol Evol.*, 22, 391–392.
164. Schwenk, K., Brede, N., Streit, B. 2008. Introduction. Extent, processes and evolutionary impact of interspecific hybridization in animals. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363, 2805-2811.
165. Schwander, T., Suni, S. S., Helms-Cahan, S. & Keller, L. 2008. Mechanisms of Reproductive Isolation Between an Ant Species of Hybrid Origin and One of its Parents. *Evolution*, 62, 7, 1635-1643.
166. Searle, J.B. 1998. Speciation, chromosomes, and genomes. *Genome Res.*, 8, 1– 3.
167. Seifert, B. 1999. Interspecific hybridisations in natural populations of ants by example of a regional fauna (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, 46, 45–52.
168. Seifert, B. 2009. Cryptic species in ants (Hymenoptera: Formicidae) revisited: we need a change in the alpha-taxonomic approach. *Myrmecological News*, 12, 149-166.
169. Sentis, C., Santos, J. & Fernandez-Piqueras, J. 1988. Primary and secondary nucleolar organiser regions during spermatogenesis in the genus *Pycnogaster*. *Heredity*, 60, 197–204.
170. Sharkey, M. J. 2007. Phylogeny and Classification of Hymenoptera. Pages 521-548 Dans : Zhang, Z.-Q. & Shear, W.A., eds. *Linnaeus Tercentenary: Progress in Invertebrate TAXonomy*. *Zootaxa*, 1668, 1–766.
171. Shattuck, S. O. 1993. Revision of the *Iridomyrmex purpureus* species- group (Hymenoptera: Formicidae). *Invertebr. TAXon.*, 7, 113-149.
172. Sherman, P. W. 1979. Insect chromosome numbers and eusociality. *American Naturalist*, 113, 925-935.
173. Sites, J. W. 1983. Chromosome evolution in the iguanid lizard. *Sceloporus grammicus*. I. Chromosome polymorphisms. *Evolution*, 37, 38-53.
174. Sites, J. W. & Moritz, C. 1987. Chromosomal evolution and speciation revisited. *Syst Zool*, 36 (2), 153–174.
175. Sites, J. W. & Reed, K. M. 1994. Chromosomal evolution, speciation, and systematics: some relevant issues. *Herpetologica*, 50, 237-249.
176. Snelling, R. R. 1981. Systematics of social Hymenoptera. pp. 369-435 dans *The Social Insects*, Hermann, H. Vol. 2, Academic Press, New York, EUA. 491p.
177. Speicher, M. R. & Carter, N. P. 2005. The new cytogenetics: blurring the boundaries with molecular biology. *Nat. Rev. Genet.*, 6(10), 782-792.
178. Templeton, A. R. 1979. Chromosome- number, quantitative genetics and eusociality. *Am Nat*, 113, 937–941.
179. Thalmann, U. 2007. Biodiversity, Phylogeography, Biogeography and Conservation: Lemurs as an Example. *Folia Primatologica*, 78(5-6), 420-443.
180. Thiriot-Quévieux, C. 2003. Advances in chromosomal studies of gastropod molluscs J. *Moll. Studies*, 69, 187-201.
181. Umphrey, G. J. 2006. Sperm parasitism in ants: selection for interspecific mating and hybridization. *Ecology*, 87, 2148–2159.



182. Underwood, E. C., Fisher, B. L. 2006. The role of ants in conservation monitoring: If, when and how. *Biological Conservation*, 132, 166-182.
183. Volobouev, V., Aniskin, V. M. Sicard, B., Dobigny, G. & Granjon, L. 2007. Systematics and phylogeny of West African gerbils of the genus *Gerbilliscus* (Muridae: Gerbillinae) inferred from comparative G- and C-banding chromosomal analyses. *Cytogenet Genome Res*, 116, 269-281.
184. Ward, P.S. 2007. Phylogeny, classification, and species-level taxonomy of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 1668, 549-563.
185. White, M.J.D. 1957. Cytogenetics and systematic entomology. *Annu Rev Entomol*, 2, 71-90.
186. White, M. J. D. 1973. *Animal cytology and evolution*. Cambridge University Press. Cambridge. 961p.
187. White, M. J. D. 1969. Chromosomal rearrangements and speciation. in animals. *Annu. Rev. Genet*, 3, 75-98.
188. White, M. J. D. 1978a. *Modes of Speciation*, W. H. Freeman & Co, San Francisco, EUA..
189. White, M. J. D. 1978b. Chain processes in chromosomal speciation. *Syst. Zool*, 27, 285-298.
190. Wienberg, J. 2004. The evolution of eutherian chromosomes. *Curr. Opin. Genet. Dev.*, 14, 657-666
191. Wild, A.L. 2002. The genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae) in Paraguay. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Parag.*, 14, 1-18.
192. Wild, A. L. 2005. Taxonomic revision of the *Pachycondyla apicalis* species complex (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 834, 1-25.
193. Wilfert, L., Gadau, J. & Schmid-Hempel, P. 2007. Variation in genomic recombination rates among animal taxa and the case of social insects. *Heredity*, 98, 189-197.



**ANNEXE 2 - BRÈVE DESCRIPTION DES
CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES DE
CERTAINES ESPÈCES DU GENRE *Thaumatomyrmex***



Annexe 2. Brève description des caractéristiques morphologiques de certaines espèces du genre *Thaumatomyrmex* (tableau A1-1)

La forme texte a été préférée à un tableau pour donner les principales caractéristiques morphologiques des espèces du genre *Thaumatomyrmex* dont certains aspects écologiques ou biologiques sont présentés dans cette thèse, parce qu'elle est moins contraignante et plus claire en ce qui concerne les comparaisons entre espèces proches. Les données sont basées sur les spécimens décrits dans la révision du genre par Kempf (1975), dans les articles de Baroni Urbani & De Andrade 2003 et de Makhan (2007), ou disponibles dans les collections myrmécologiques du CPDC, MZUSP et MIZA.

1. Espèces du groupe *ferox*

1.1. *Thaumatomyrmex* sp.1⁸⁴

Thaumatomyrmex sp.1 est l'une des plus petites espèces du genre, faisant 2,7 mm de longueur. Elle a une tête carrée, aussi longue que large (CI = 100⁸⁵). Ses mandibules portent quatre dents (sans compter le denticule pré-apical), et leur extrémité ne dépasse pas la largeur de la tête une fois fermées. La face postérieure du propodéum est un peu inclinée vers l'avant et son apex est légèrement pointu.

1.2. *Thaumatomyrmex* sp.2⁸⁴

Thaumatomyrmex sp.2 est aussi de petite taille, 2,7 mm. Elle est très proche morphologiquement de *Thaumatomyrmex* sp.1 mais en diffère par sa tête légèrement plus longue que large (CI < 95) et par son propodéum plus large à l'apex, moins effilé, plus arrondi et qui est perpendiculaire à l'axe transversal du corps de la fourmi.

1.3. *Thaumatomyrmex* sp.3

Thaumatomyrmex sp.3 ressemble beaucoup à *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Thaumatomyrmex* sp.2, mais est légèrement plus grande, 2,9 mm. Elle a la tête de *Thaumatomyrmex* sp.1, juste légèrement plus large que longue (CI: 104-112); avec le propodéum de *Thaumatomyrmex* sp.2, à l'apex arrondi et à angle droit. Ses mandibules portent aussi quatre dents et ne dépassent pas la largeur de la tête.

⁸⁴ Sans rentrer dans les détails de systématiques, nous considérons actuellement que les espèces *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Thaumatomyrmex* sp.2 sont deux espèces nouvelles et distinctes, elles ont été auparavant identifiées comme *Thaumatomyrmex atrox* Weber suivant la révision du groupe *ferox* de Longino (1988), et ont été nommées ainsi dans plusieurs études sur la myrmécofaune de l'état de Bahia (Brésil), dont Brandão et al. (1991) et Delabie et al. (2000).

⁸⁵ Voir chapitre 2 pour le détail de la biométrie.



1.4. *Thaumatomyrmex* sp.5

Thaumatomyrmex sp.5 est proche de *Thaumatomyrmex* sp.1. Elle en diffère par une taille légèrement supérieure, 3,0 mm. Sa tête est un peu plus large que longue ($CI > 100$) et ses mandibules repliées, qui portent quatre dents, dépassent l'angle antérolatéral de la tête (opposé à l'insertion de cette mandibule) et légèrement les yeux.

1.5. *Thaumatomyrmex ferox* Mann, 1922

T. ferox est l'une des plus grandes espèces, 4,7 mm (lectotype - Honduras). Elle se caractérise par une tête trapézoïdale et évasée vers l'avant ($CI \geq 120$) et par des mandibules avec trois dents qui repliées dépassent l'angle antérolatéral de la tête et les yeux.

1.6. *Thaumatomyrmex atrox* Weber, 1939

T. atrox est l'une des plus grandes espèces, 4,4 mm (Paratype - Trinidad) et 5,2 mm (Costa Rica). Elle se caractérise par une tête trapézoïdale et évasée vers l'avant ($CI \geq 120$) et par des mandibules avec quatre dents qui repliées dépassent l'angle antérolatéral de la tête et les yeux.

1.7. *Thaumatomyrmex* sp.11

Thaumatomyrmex sp.11 est une espèce de taille moyenne, 3,5 mm. Sa tête est aussi longue que large ($CI = 100$). Ses mandibules ne portent que trois dents, et, fermées, ne dépassent pas l'angle antérolatéral de la tête.

1.8. *Thaumatomyrmex zeteki* M.R. Smith, 1944

T. zeteki est une espèce de taille moyenne, 3,3 mm (Panama, Barro Colorado) et 3,7 mm (Panama, Province de Colon). Sa tête est aussi longue que large ($CI \leq 100$). Ses mandibules portent quatre dents, et fermées, elles ne dépassent pas l'angle antérolatéral de la tête.

1.9. *Thaumatomyrmex soesilae* Makhan, 2007

T. soesilae est une espèce de taille moyenne, 3,4 mm. Elle se caractérise par une tête trapézoïdale et évasée vers l'avant ($CI > 130$), par des mandibules, avec quatre dents, qui repliées dépassent l'angle antérolatéral de la tête et les yeux, par le clypéus presque entièrement et régulièrement strié longitudinalement⁸⁶ et par le propodéum large et arrondi à l'apex et perpendiculaire à l'axe transversal du corps de la fourmi.

⁸⁶ Ce caractère n'est pas mentionné dans la description très incomplète de l'espèce de Makhan (2007) mais il est légèrement visible sur la photo qui l'accompagne et l'individu présent dans la collection du CPDC identifié comme *T. soesilae* a ce caractère très distinctif.



1.10. *Thaumatomyrmex* sp.6

Thaumatomyrmex sp.6 est une espèce proche de *T. soesilae*, de taille moyenne 3,9 mm. Elle possède les mêmes caractéristiques morphologiques que *T. soesilae* mais avec une tête encore plus large que longue que celle de *T. soesilae* (CI = 141).

1.11. *Thaumatomyrmex* sp.7

Thaumatomyrmex sp.7 est une espèce proche de *T. soesilae* et de *Thaumatomyrmex* sp.6, mais de taille plus grande, 4,1 mm. Elle possède les mêmes caractéristiques morphologiques que *T. soesilae* et *Thaumatomyrmex* sp.6 mais avec une tête encore plus large que longue que celle de ces deux espèces (CI = 160).

1.12. *Thaumatomyrmex paludis* Weber, 1942

T. paludis est une espèce de taille moyenne, 3,8 mm (Venezuela - Holotype) et 3,6 mm (Brésil, AM, Parintins). Sa tête est aussi longue que large (CI < 105). Ses mandibules ne portent que trois dents, et ne dépassent pas l'angle antérolatéral de la tête une fois fermées.

2. Espèces du groupe *mutilatus*

2.1. *Thaumatomyrmex contumax* Kempf, 1975

T. contumax est une des plus grandes espèces, 4,1 mm (Pernambuco, Araripina - Holotype) et 4,6 mm (Bahia, Ilhéus). Elle se caractérise par une tête trapézoïdale et évasée vers l'avant (CI > 115) et par des mandibules avec quatre dents, qui, une fois fermées, dépassent l'angle antérolatéral de la tête et la largeur des yeux.

2.2. *Thaumatomyrmex mutilatus* Mayr, 1887

T. mutilatus est une espèce de taille moyenne à grande, 3,4 mm (Brésil, BA, Olivença) et 4,1 mm (Brésil, BA, Itambé). Elle se caractérise par une tête aussi longue que large (CI < 105) et par des mandibules avec quatre dents, qui, fermées, ne dépassent pas l'angle antérolatéral de la tête ou seulement légèrement mais jamais la largeur des yeux.

Références bibliographiques :

1. Baroni Urbani, C. & De Andrade, M. L. 2003. The ant genus *Thaumatomyrmex* in Cuba (Hymenoptera: Formicidae) with description of two new species. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, 76, 263-277.
2. Brandão, C., Diniz, J. & Tomotake, E. 1991. *Thaumatomyrmex* strips millipedes for prey: a novel predatory behaviour in ants, and the first case of sympatry in the genus (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, 38, 335-344.



3. Delabie, J. H. C., Fresneau, D. & Pezon, A. 2000. Notes on the ecology of *Thaumatomyrmex* spp. (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) in Souteast Bahia, Brazil. *Sociobiology*, 36(3), 571-584.
4. Kempf, W. 1975. A revision of the Neotropical ponerine ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica*, 18, 95-126.
5. Longino, J. 1988. Notes on the taxonomy of the Neotropical ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). pp. 35-42 dans *Advances in Myrmecology*, Trager, J. C. Brill E.J., Leiden, New York, NY, EUA. 551p.
6. Makhan, D. 2007. *Thaumatomyrmex soesilae* sp. nov. from Suriname (Hymenoptera: Formicidae). *Calodema Supplementary Paper*, 58, 1-3.

Tableau A2-1. Données biométriques de certains caractères des espèces du genre *Thaumatomyrmex* utilisées pour certaines études de cette thèse. Chaque ligne représente des données pour un seul individu. TL : longueur de la tête ; HW : largeur de la tête ; HL : longueur de la tête ; ML : longueur des mandibules ; CI : indice céphalique ; max./min. : mesure ou indice maximal/minimum des spécimens de l'espèce considérée.

Espèce	Source ou étiquette de récolte	TL (mm)	TL- HL	HW (mm)	HL (mm)	ML (mm)	CI
<i>T. atrox</i> (paratype)	Kempf 1975	4,4	3,5	1,1	0,9	1,2	120
<i>T. atrox</i>	CPDC - Costa Rica - Rancho Quemado 200m Peninsula de Osa. Prov. Puntarenas. D. Brenes, Abr 1992 - L-S29500, 511000	5,2	4,2	1,4	0,9	1,6	150
<i>T. bariay</i>	Fontenla 1995	3,6	2,9	0,8	0,7	0,8	110
<i>T. cochlearis</i> (holotype)	Kempf 1975	4,0	3,2	0,8	0,8	0,7	107
<i>T. contumax</i> (holotype)	Kempf 1975	4,1	3,3	0,9	0,8	1,0	116
<i>T. contumax</i>	CPDC - Brasil - BA - Olivença - 145457s 390363w - 20.11.98 - Carmo JCS do	4,6	3,8	1,2	0,9	1,3	136
<i>T. contumax</i>	CPDC - Brésil - BA - zoologia CEPEC - 10.07.98	4,7	3,8	1,1	0,9	1,3	117
<i>T. contumax</i>	CPDC - Brésil - BA - Itapetinga - 22.v.2008 - B. Jahyny	4,5	3,6	1,2	0,9	1,4	127
<i>T. ferox</i> (lectotype)	Kempf 1975	4,7	3,8	1,1	0,9	1,2	127
<i>T. mandibularis</i> (min.)	Baroni Urbani & De Andrade 2003	3,7	4,0	1,1	0,9	1,2	134
<i>T. mandibularis</i> (max.)	Baroni Urbani & De Andrade 2003	4,1	4,5	1,3	1,0	1,4	137
<i>T. manni</i> (holotype)	Kempf 1975	5,0	4,0	1,3	1,0	1,4	130
<i>T. mutilatus</i> (min.)	Kempf 1975	3,6	2,8	0,8	0,8	0,7	95
<i>T. mutilatus</i> (max.)	Kempf 1975	4,2	3,3	0,9	0,9	0,9	105
<i>T. mutilatus</i>	MZUSP - Brasil - Rio de Janeiro - Nova Iguaçu - ReBio Tingua - Barreirão - 4.ii.2002 - 22°34'28"S - 43°24'57"W - Veiga-Ferreira et al.	3,8	3,0	0,9	0,8	0,8	107
<i>T. mutilatus</i>	MZUSP - Brasil - Rio de Janeiro - Nova Iguaçu - ReBio Tingua - Barreirão - 4.ii.2002 - 22°34'28"S - 43°24'57"W - Veiga-Ferreira et al.	3,7	2,9	0,9	0,8	0,8	113



Annexe 2. Caractéristiques morphologiques de certaines espèces du genre *Thaumatomyrmex*

Espèce	Source ou étiquette de récolte	TL (mm)	TL- HL	HW (mm)	HL (mm)	ML (mm)	CI
<i>T. mutilatus</i>	MZUSP - Brasil - Maranhão - Balsas - Gerais de Balsas - 12.xi.1999 - Mata - 08°33'02"S - 44°37'07"W - Brandão, Yamamoto & Dietz	3,4	2,6	0,8	0,7	0,8	111
<i>T. mutilatus</i>	MZUSP - Brasil - Tocantins - Porto Nacional - Fazenda Alto paraiso - 05-06.x.2001 - Albuquerque & Silva	3,5	2,8	0,8	0,7	0,8	105
<i>T. mutilatus</i>	MZUSP - Brasil - Santa Catarina - Nova Teutonia - Jun 1961 - F. Plaumann (3373)	3,7	2,9	0,9	0,8	0,8	110
<i>T. mutilatus</i>	MZUSP - Brasil - Santa Catarina - Ibicaré - July and August 1959 - F. Plaumann -	3,9	3,0	0,9	0,9	0,8	102
<i>T. mutilatus</i>	CPDC - Brasil - MS - Bonito - 09.xi.2005 - B. Jahyny	3,9	3,1	0,8	0,8	0,8	102
<i>T. mutilatus</i>	CPDC - Brasil - BA - Itambé - 22.iii.2008 - B. Jahyny	4,2	3,2	1,0	1,0	1,0	104
<i>T. mutilatus</i>	CPDC - Brasil - BA - Itambé - 10.xi.2007 - B. Jahyny	4,1	3,2	1,0	0,9	1,0	106
<i>T. mutilatus</i>	CPDC - Uberlândia - MG - EE Panga - Cauê T. Lopes 1/10/2002	3,9	3,1	0,8	0,8	0,7	100
<i>T. mutilatus</i>	CPDC - Brasil - BA - 5104b - Olivença - 06-09/08/1996 - col. Santos,HJ	3,4	2,7	0,7	0,7	0,7	100
<i>T. nageli</i> (min.)	Baroni Urbani & De Andrade 2003	3,3	3,4	0,9	0,8	0,8	113
<i>T. nageli</i> (max.)	Baroni Urbani & De Andrade 2003	3,5	3,5	0,9	0,8	0,8	114
<i>T. paludis</i> (holotype)	Kempf 1975	3,8	3,1	0,8	0,8	0,6	103
<i>T. paludis</i> (min.)	Kempf 1975	3,7	3,0	0,7	0,7	0,6	98
<i>T. paludis</i> (max.)	Kempf 1975	4,1	3,3	0,8	0,8	0,7	103
<i>T. paludis</i>	CPDC - Brasil - AM - Parintins - Vilhena 1/11/03	3,5	2,8	0,7	0,7	0,7	93
<i>T. soesilae</i>	CPDC - Manaus - AM - Brasil - NPA N8 - H. Vasconcelos 21/6/1996	3,4	2,8	0,9	0,7	0,9	138
<i>T. soesilae</i>	Makhan 2007	3,4	2,7	0,9	0,7	0,8	130
<i>T. zeteki</i> (paratype)	Kempf 1975	3,3	2,6	0,7	0,7	0,6	94
<i>T. zeteki</i>	CPDC - Panama - Colon province - Floresta San Lorenzo - 30.xii.2004 Dejean et al. (W124612)	3,1	2,4	0,7	0,7	0,6	100
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	CPDC - Brasil - BA - Itambé - 20.viii.2006 - B. Jahyny	2,7	2,1	0,6	0,6	0,6	100
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	CPDC - Brasil - BA - zoologia CEPEC - 10.07.98	2,7	2,2	0,6	0,6	0,6	100
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.2	MZUSP - Brasil - Paraiba - João Pessoa - Mata do Buraquinho - 25.vii-02.viii.2002 - 07°08'24.7"S - 34°54'33.2"W (-7,140194 -34,9092) Silva RR & Eberhardt F	3,2	2,5	0,7	0,7	0,6	95
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.2	CPDC - Brasil - BA - Taboquinha 06-20.xii.96 JRM Santos	2,7	2,2	0,5	0,6	0,6	93
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.3	CPDC - Guyane Française - Macoupa - P. Lavelle	2,9	2,3	0,7	0,6	0,6	112
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.3	MIZA - Venezuela - Aragua - PN Henri Pittier- Valle Santa Maria, 5.8 km SW - Cumboto - 10°22'00"N 067°49'00"W 615 m - 31 Aug 2003 - E. Rodríguez, A. Grotto, J. Lattke (2747)	2,9	2,3	0,6	0,6	0,6	104



Annexe 2. Caractéristiques morphologiques de certaines espèces du genre *Thaumatomyrmex*

Espèce	Source ou étiquette de récolte	TL (mm)	TL- HL	HW (mm)	HL (mm)	ML (mm)	CI
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.5	CPDC - Brasil - BA - Porto Seguro - Mata Espab 15/08/97	3,0	2,4	0,7	0,6	0,8	112
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.6	MIZA - Venezuela - Aragua - PN H. Pittier- Valle Sta Maria, 5.8 km SW - Cumboto - 10°21'00"N 067°49'36"W 1100 m - 25 Aug 2003 - Rodríguez, Grotto, Lattke (2747)	3,9	3,1	1,1	0,8	1,0	141
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.7	CPDC - Guyane Française - Nouragues - 29.iii.2006 - Orivel et al.	4,1	3,3	1,3	0,8	1,4	160
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.11	CPDC - Costa Rica - Heredia - Est. Biol. La Selva 50-150m - Jun 1999. INBio-OET -CRI002722980	3,5	2,7	0,8	0,8	0,8	100
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.11	CPDC - Costa Rica - Heredia - Est. Biol. La Selva 50-150m - Jun 1999. INBio-OET -CRI001234999	3,4	2,6	0,8	0,8	0,8	100



**ANNEXE 3 - IMPACT DES COQUILLES D'ESCARGOT
(MOLLUSCA, GASTROPODA) ABANDONNÉES, SUR
LA COMMUNAUTÉ DE FOURMIS (INSECTA,
HYMENOPTERA, FORMICIDAE) DE LA LITIÈRE
DANS LE BIOME FORÊT ATLANTIQUE BRÉSILIEN :
DES FOURMIS CONCHICOLES**



Résumé

1. Le mode de vie conchicole - l'utilisation des coquilles de gastéropodes comme résidence après la mort du mollusque - étudié chez plusieurs animaux, n'a jamais été abordé chez les fourmis malgré la richesse conjointe de la malacofaune et de la myrmécfaune dans certaines régions, comme la Région Néotropicale. Cette étude montre pour la première fois que les coquilles d'escargots représentent une véritable option de sites de nidification pour certaines fourmis de la Forêt Atlantique dans le sud-est de l'état de Bahia au Brésil. Le patron d'utilisation des coquilles d'escargot abandonnées sur le sol a été étudié afin d'analyser l'impact de ces structures sur la communauté de fourmis de la litière, et notamment, comment les coquilles d'escargot peuvent être une ressource utile et disponible dans la compétition entre espèces pour les sites de nidification et quel peut être le degré de spécialisation et d'adaptation des espèces de fourmis utilisant ce type de structure creuse.

2. Mille cinq cent trente et une coquilles de macro-gastéropodes séparées en 12 morphotypes représentant une vingtaine d'espèces (17 genres, huit familles des groupes taxinomiques Neritimorpha, Caenogastropoda et Pulmonata) ont été récoltées dans 11 aires de plus d'un hectare, constituées de Forêt Atlantique et de cacaoyères à structure forestière. Chaque aire comporte de quatre à dix morphotypes de coquilles. Elles abritent une macrofaune d'escargots intéressante par la diversité et l'abondance des espèces rencontrées, différentes d'une aire de récolte à l'autre suivant le type de végétation, l'altitude, le versant de la montagne ou le niveau de perturbation anthropique. Les cacaoyères « cabruca » ont ainsi une malacofaune plus diverse et sans dominance d'un des morphotypes, que celles de type « derruba total ».

3. Plus la diversité d'une aire en nombre de morphotypes de macro-gastéropodes, possédant chacun des caractéristiques bien définies, et leur abondance sont grandes, plus la diversité des coquilles en termes de formes, de structures, de volumes, de taille de l'aire d'ouverture et de remplissage de leur cavité en matières est grande, offrant ainsi un nombre proportionnel d'option de nidification aux animaux conchicoles.

4. Les classes de volumes 1 (<1 ml), 2 (1-5 ml) et 5 (>15 ml) sont les plus représentées alors qu'il y a un déficit des classes 3 (5,1-10 ml) et 4 (10,1-15 ml). Il en est de même pour les classes d'aires d'ouverture avec les classes 1 (<50 mm²), 2 (50-100 mm²) et 7 (>300 mm²) qui sont dominantes alors que les classes 3 (100,1-150 mm²), 4 (150,1-200 mm²), 5 (200,1-250 mm²) et 6 (250,1-300 mm²) sont sous-représentées. Quant au remplissage, il est différent suivant le volume et la taille de l'aire d'ouverture des coquilles, celles de petits volumes et de



petite aire d'ouverture sont plus souvent vides. La classe dominante de remplissage dans une aire dépend donc de sa composition en morphotypes de coquilles.

5. Trois cent quarante et une coquilles étaient habitées par des fourmis, avec un taux moyen d'occupation de 22,7%. ($\pm 14,8 - 5,0\%$ à 60,8%). Trois sous-familles, 15 genres et 31 espèces sont représentés. Les Myrmicinae sont dominantes en nombre d'espèces mais le nombre de nids est équivalent à celui des Ponerinae, alors que les Formicinae sont peu nombreuses. Ces trois sous-familles sont toujours les mieux représentées en nombre de genres et d'espèces dans les échantillonnages de la myrmécofaune de la litière de la région. Il y a en moyenne 5 genres (de 1 à 12) et 6-7 espèces (de 2 à 15) différents de fourmis dans les coquilles par aire d'étude. Les genres sont représentés par 1, 2 ou 3 espèces. Un sixième des genres et un dixième des espèces de fourmis récoltées au niveau de la litière dans cette région utilisent donc les coquilles d'escargots pour nidifier. On ne retrouve quasiment que les espèces de la litière, quelques espèces associées au sol et aucune espèce arboricole. Les genres *Camponotus* Mayr, *Gnamptogenys* Roger et *Leptogenys* Roger sont curieusement absents des coquilles.

6. Dix espèces de fourmis, appartenant à sept genres, peuvent être considérées comme conchicoles pour avoir été trouvées plusieurs fois dans les coquilles, notamment dans une même aire. Les espèces du genre *Thaumatomyrmex* Mayr représentent le type même de la fourmi conchicole, *Thaumatomyrmex* sp.1 a ainsi été trouvée dans quasiment toutes les aires et est l'espèce dominante dans les coquilles.

7. Les fourmis utilisent les coquilles à des étapes différentes du cycle de la colonie, aussi bien pour la fondation (*Odontomachus haematodus*), pour le cycle complet de la colonie (*Thaumatomyrmex* spp. et *Basiceros* spp.), ou seulement pour la maturation des nymphes (*Wasmannia auropunctata* et *Anochetus simoni*) et les coquilles pourraient être le lieu idéal, au microclimat favorable, pour la maturation de cette catégorie de couvain. Tous les nids récoltés avec gyne sont monogynes (une seule reproductrice).

8. L'espace interne des coquilles est suffisant et n'est pas une limitation à la taille des colonies de fourmis qui sont déjà adaptées à l'utilisation de ce type de structures creuses au niveau de la litière et sont capables de faire le choix le plus adéquat et de faire des modifications suivant leurs besoins et leurs capacités.

9. Les nids d'espèces différentes sont parfois rencontrés dans une même coquille qui peut abriter ainsi une association intéressante entre fourmis, de la parabiose au mutualisme, comme le nouveau cas entre une espèce du genre *Apterostigma* et une de *Cyphomyrmex*. Mais la présence de plus d'une espèce dans une même coquille reste un cas peu fréquent.



10. Certaines espèces construisent des structures caractéristiques à l'intérieur des coquilles ou à leur entrée, les *Thaumatomyrmex* et les *Basiceros*, dans un but défensif, et *W. auropunctata*, sans doute pour adapter la taille de la cavité à la taille de la colonie.

11. Un certain nombre de coquilles sont réutilisées, parce qu'elles restent assez longtemps intactes dans le milieu et que certaines espèces de fourmis changent fréquemment de nid.

12. Dans la plupart des aires de récolte, les fourmis occupent pareillement les différents morphotypes et classes de volumes et d'aires d'ouverture. Cependant, certains de ces morphotypes ou de ces classes sont moins utilisés par les fourmis que les autres et il arrive que dans plusieurs aires, ceux qui sont les moins représentés soient sur-occupés. Les petites coquilles d'*Helicina* spp. et d'*Aperostoma* sp., et plus généralement, celles de moins d'1 ml, sont les moins utilisées. Il s'agit sans doute du volume limite d'occupation. Contrairement aux autres catégories de coquilles, les fourmis ont une préférence quant à la classe de remplissage, les coquilles pleines de matières sont les plus occupées. La matière aide sans doute à protéger des prédateurs et contribue à stabiliser le microclimat interne.

13. L'analyse de la répartition des fourmis dans les coquilles pour trois aires montre que chaque espèce a des préférences quant au choix de différentes catégories de coquilles. Les *Thaumatomyrmex* spp. n'utilisent que des coquilles vides, au contraire des *Basiceros* spp. Ces préférences ne sont pas forcément une conséquence d'interactions de compétition avec d'autres fourmis, mais liées aux caractéristiques morphologiques de l'espèce et à ses adaptations aux sites de nidification présents de manière plus constante au niveau de la litière et du sol. Les fourmis conchicoles diminuent la compétition pour les sites de nidification qu'elles disputent avec les autres espèces, puisque toutes ne sont pas capables d'exploiter les coquilles, mais aussi entre elles, car elles n'ont pas toutes les mêmes préférences.

14. L'impact de la diversité des différentes catégories de coquilles sur celle des espèces de fourmis utilisatrices de coquilles n'a pas pu être estimé. Cependant, une fois qu'il est établi que les espèces ont des préférences marquées pour certaines catégories de coquilles, il est prévisible de supposer que l'absence de ces dernières aura des répercussions sur les premières.

15. En dehors des fourmis, très peu d'animaux ont été trouvés dans les coquilles. Les conditions climatiques, donc le microclimat interne de la coquille d'escargot, et les fourmis, conchicoles et prédatrices, font certainement partie des facteurs les plus importants conditionnant l'utilisation des coquilles par d'autres invertébrés dans cette région tropicale.

16. Les coquilles ne semblent pas être une ressource limitée parce que nombre d'entre elles ne sont pas occupées. Cependant, d'autres facteurs comme la compétition intra- et



interspécifique, les prédateurs et parasites, ou la quantité de ressources alimentaires peuvent avoir un impact sur la densité et la distribution d'un organisme et donc sur la quantité de ressources exploitée par ce dernier. De leur côté, les structures vacantes sont peut-être nécessaires à la stabilité de la communauté de fourmis.

17. Les fourmis conchicoles n'ont pas une morphologie spécialement adaptée, mais, ce mode de vie semble requérir, dans la région d'étude, des préadaptations spécifiques comme une bonne capacité de défense, passive et/ou active. D'autres caractéristiques spécifiques devront être examinées afin de définir un syndrome adaptatif et la guildes des fourmis conchicoles.

18. Les coquilles subissent des contraintes équivalentes à celles des autres structures sur la litière. Leurs avantages sont aussi souvent leurs défauts : elles sont solides et résistantes mais non réparables et possèdent un volume et une forme fixes ; non putrescibles et n'attirent donc pas les proies potentielles des fourmis ; durables avec une longue période d'utilisation : disponibles dès la mort du mollusque et sans changement d'état durant une longue période ; imperméables mais une fois remplies d'eau, difficiles à assécher ; visibles pour les individus conspécifiques mais aussi pour les prédateurs, les parasites et les parasitoïdes ; leur cavité est déjà construite, pouvant se remplir de matières et donc modulable uniquement par l'ajout de matière externe ; leur microclimat interne suit les fluctuations journalières températures et d'humidité du milieu dans lequel elles se trouvent. Pour les utiliser, les fourmis doivent donc être adaptées aux exigences de ce type de site de nidification.

19. Les utilisateurs de coquilles dépendent de la présence des escargots dont la diversité et l'abondance sont affectées par la destruction ou la modification de l'habitat, des facteurs abiotiques (pH, humidité, teneur en calcium du milieu) et des facteurs biotiques (introduction d'espèces invasives, utilisation d'espèces domestiques dans des milieux naturels, trafics de coquilles par l'homme). L'adaptation au mode de vie conchicole n'a dû se faire que dans les milieux dans lesquels cette ressource est constante et assez abondante, si elle venait à ne plus l'être, cela aurait sans doute des conséquences préjudiciables sur les fourmis conchicoles.

20. La récolte des coquilles d'escargot donne à la fois des informations sur la biodiversité de ces mollusques, mais aussi sur celle des animaux conchicoles dont certains sont rares ou ont un mode de vie cryptique. Des études conjointes alliant ces deux aspects sont à développer pour optimiser la prise de données. Alors que l'étude des fourmis conchicoles peut aussi devenir un nouveau champ d'investigation pour les études sur la limitation et sur le choix des sites de nidification.



L'histoire naturelle nous apprend que rien n'est gaspillé et que tout peut être recyclé. Dans les écosystèmes, de nombreux organismes construisent des structures organiques et/ou minérales. A la mort ou à la fin d'un des cycles de vie de son architecte, ces constructions sont abandonnées et peuvent modifier physiquement et/ou chimiquement leur environnement. Elles peuvent être utilisées, modifiées ou recyclées par d'autres organismes et devenir une ressource importante pour ceux-ci. Elles sont ainsi utilisées comme nourriture, substrat, protection, et même comme élément de décoration. Ces structures, comme la coquille des mollusques peuvent ainsi avoir un impact important sur la structuration des écosystèmes.

Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot (Mollusca, Gastropoda) abandonnées, sur la communauté de fourmis (Insecta, Hymenoptera, Formicidae) de la litière dans le biome Forêt Atlantique brésilien : des fourmis conchicoles

1. Introduction

Les mollusques (Mollusca) de nombreuses familles construisent une coquille externe pour se protéger. Ils peuvent façonner la structure de certaines communautés benthiques (McLean 1983 ; Kidwell 1986) et même être considérés comme des « ingénieurs de l'écosystème » (*sensu* Jones et al. 1994) dans les écosystèmes aquatiques par les caractéristiques individuelles et l'accumulation de leurs coquilles (Gutiérrez et al. 2003). Abandonnées à la mort de leur occupant-architecte, les coquilles offrent un substrat aux épibiontes pour se fixer, fournissent des refuges pour échapper aux prédateurs et aux stressés physiques ou physiologiques, et ont une influence sur le transport de solutés et de particules dans le milieu benthique (Gutiérrez et al. 2003). En milieu terrestre, les coquilles de gastéropodes (Mollusca, Gastropoda) qui sont constituées principalement de carbonate de calcium (CaCO_3), représentent aussi une ressource utilisable sur laquelle certains animaux se sont spécialisés. Les coquilles d'escargot⁸⁷ peuvent être la seule source importante de calcium (Ca^{2+}) pour plusieurs animaux, spécialement pour d'autres escargots afin de l'utiliser dans la construction de leur propre coquille (Boycott 1934 ; Mead 1961 ; Appleton & Heeg 1999 ; Cadée 1999 ; voir Stringer et al. 2003) ; ou pour les femelles d'oiseaux (Vertebrata, Aves) pour fabriquer la coquille de leurs œufs (Beasom & Pattee 1978 ; Graveland et al. 1994 ;

⁸⁷ L'ensemble de termes « coquille d'escargot » correspondra dans cette partie à la coquille sans son mollusque. La coquille peut être vide de toute matière ou alors être plus ou moins remplie de terre, sable ou autres particules.



Graveland & van Gijzen 1994 ; Graveland 1996 ; Graveland & van der Wal 1996 ; Ramsay & Houston 1999 ; Pérez 2000 ; Allen 2004) ; et les femelles de deux crabes (Arthropoda, Crustacea, Decapoda, Brachyura: Grapsidae et Potamonautidae) adaptés à la vie terrestre en Jamaïque et en Tanzanie, ajoutent des coquilles d'escargot dans la cavité remplie d'eau où elles élèvent leur progéniture pour en augmenter le pH et la concentration en Ca^{2+} (Diesel 1992, 1997 ; Bayliss 2002).

Les coquilles comme matériau résistant, de camouflage et décoratif

Beaucoup de coquilles d'escargot sont résistantes et leur structure peut rester intacte durant de nombreuses années dans l'habitat d'origine. Quelques Trichoptera (Arthropoda, Hexapoda, Insecta) et une chenille prédatrice d'escargot (Insecta, Lepidoptera, Cosmopterigidae, *Hyposmocoma molluscivora* Rubinoff), des insectes constructeurs de case, y appliquent de petites coquilles d'escargot comme camouflage ou pour augmenter la résistance de la case (Anderson & Vinikour 1980 ; Otto & Svensson 1980 ; Rubinoff & Haines 2005). Certaines guêpes Eumènes (Insecta, Hymenoptera, Apocrita, Aculeata, Vespoidea, Vespidae, Eumeninae) et les abeilles Anthidines (Aculeata, Apoidea, Megachilidae) décoorent et consolident le dôme de leur nid ou barricadent son entrée avec des objets solides (Fabre 1882 ; 1891). Les araignées du genre *Latrodectus* Walckenaer (Arthropoda, Arachnida, Araneae, Araneomorphae, Theridiidae) ajoutent à leur nid de soie des matériaux externes, surtout des carapaces d'Arthropoda, des coquilles d'escargot, des excréments et du matériel végétal sec pour le protéger des prédateurs, aussi bien mécaniquement que par camouflage (Konigswald et al. 1990). La fourmi *Lasius niger* Linnaeus (= *Donisthorpea nigra*) utilise, elle, des petits bouts de coquilles avec d'autres matériaux pour fabriquer les refuges des pucerons qu'elles élèvent (Donisthorpe 1915 - p. 203). *Formica fusca* Linnaeus se sert des coquilles vides pour faire des cases ou pour former le dôme avec d'autres matériaux (Forel 1874 p. 165 et 187). Plusieurs autres cas d'accumulation de coquilles d'escargot par les fourmis, cette fois autour de l'entrée du nid, sont répertoriés, mais la fonction de ce comportement n'est pas connu, et il pourrait en fait s'agir de la confusion des coquilles avec des graines par les fourrageuses qui récoltent ces dernières pour nourrir la colonie (voir Páll-Gergely & Solymos 2009). Toutefois ces coquilles pourraient avoir une réelle fonction correspondant à l'une de celles avancées pour expliquer le dépôt de divers objets par de nombreuses espèces de fourmis à l'entrée de leur nid. Certains serviraient de capteur d'eau ou encore, de piège à énergie solaire (voir Hölldobler & Wilson 1990 p.373, 376 ; Smith & Tschinkel 2005, 2007). Beaucoup de gastéropodes Xenophoridae



(Mollusca, Gastropoda, Caenogastropoda, Littorinimorpha) recouvrent leur propre coquille avec d'autres coquilles d'escargot plus petits et avec des fragments de coquilles, des bouts de coraux, ou avec des petites pierres, sans doute pour se camoufler, pour ajouter de la taille et de la rigidité à une coquille trop fragile, et comme support de coquille pour qu'elle reste au-dessus du substrat boueux (*e.g.* : Shell-O-Gram 1999). Les mâles de certains oiseaux jardiniers (Aves, Passeriformes, Ptilonorhynchidae) utilisent les caractéristiques visuelles d'un ensemble de coquilles d'escargot placées judicieusement avec d'autres objets près du « berceau » qu'ils ont construit pour attirer la femelle (Fabre 1882 ; Diamond 1986a, 1986b). L'homme (Vertebrata, Mammalia, Primate, Hominidae, *Homo sapiens* Linnaeus) se sert également des coquilles comme objet d'ornementation, mais aussi comme outil, instrument de musique, symbole religieux, produit médicinal, monnaie et même source d'informations paléoethnologiques (voir Bobrowsky 1984 ; Hogendorn & Johnson 1986 ; Bourquin & Mayhew 1999 ; Lyman 2002 ; Trubitt 2003) et paléoenvironnementales grâce aux coquilles fossilisées (Goodfriend 1992 ; voir Martin 2000). Les petites coquilles accumulées à l'intérieur du nid pourraient même être utilisées comme leurre par certaines fourmis pour tromper les prédateurs qui les confondent avec les nymphes. Ainsi, Donisthorpe (1915 - p.227) a fait l'observation suivante : « On May 1st, 1910, I observed a large number of small empty land shells (*Caecilioides acicula* Mull.) in the galleries of a nest of *umbrata*⁸⁸ situated under a stone at Box Hill ; the ants appeared to have collected all the shells together and were resting on them as they do with their own brood. It is however exceedingly doubtful that the ants were under the impression that the shells were pupae, or that they would serve as food », la première solution n'est sans doute pas très loin de la vérité puisque d'autres espèces de fourmis comme *Paratrechina longicornis* Latreille accumulent des petites pierres blanches dans la chambre du nid où sont les nymphes. Dès que la chambre est découverte, les ouvrières s'enfuient en emportant les nymphes alors que les petites pierres sont laissées en tas. Les nymphes de *P. longicornis* sont généralement placées dans des cavités à la surface du sol pour recevoir plus de chaleur, donc dans des endroits assez vulnérables. Ces pierres et les petites coquilles qui ressemblent à des nymphes peuvent donc être des objets utilisés par ces fourmis pour confondre un macro-prédateur si celui-ci arrive à découvrir le nid (obs. pers.).

⁸⁸ *Lasius (Chthnolasius) umbratus* Nylander.



Les coquilles comme refuges : mode de vie conchicole

Milieu aquatique

Généralement les coquilles sont utilisées comme abri par des animaux plus petits qu'elles. Leur utilisation est occasionnelle ou facultative chez certains groupes d'animaux alors qu'elle est spécialisée et plus ou moins obligatoire chez d'autres pour lesquels elles ont pu avoir une grande incidence sur leur évolution et leur histoire de vie. Ce mode de vie est appelé « conchicole »⁸⁹, ce terme a d'abord été utilisé semble-t-il pour caractériser un parasite de bivalves d'eau douce (Mollusca, Bivalvia), *Aspidogaster conchicola* Baer (Platyhelminthes, Trematoda, Aspidogastrea, Aspidogastridae) (Jourdan 1834), mais ce mot existe au moins depuis 1900 pour parler de poissons utilisant les coquilles pour se protéger ainsi que leur progéniture sans que le mollusque s'y trouve (pour l'anglais « conchicolous » - Garstang 1900). Dans cette étude le mode de vie conchicole correspond à « l'usage par d'autres animaux des coquilles comme résidence après que son premier architecte est mort » (*sensu* Vermeij 1987). L'utilisation de coquilles de mollusques par des animaux aquatiques comme réservoir d'eau pour respirer et contre le dessèchement d'une partie du corps en dehors du milieu aquatique a sans doute une origine très ancienne. Des traces de fossile sur des roches datant du Cambrien supérieur (-501 à -488,3 millions d'années) suggèrent que des scorpions de mer (Arthropoda), aujourd'hui disparus, utilisaient les coquilles pour y faire baigner leur queue où sont situées les branchies afin de pouvoir respirer hors de l'eau, (Hagadorn & Seilacher 2009). Le mode de vie conchicole en lui-même, apparu en milieu aquatique et présent dans de nombreux groupes d'animaux, remonterait même un peu avant, au Cambrien inférieur (-542 à -513 million d'années), les coquilles servant de refuge auraient été l'une des nouvelles stratégies adoptées pour échapper aux prédateurs (Unal & Zinsmeister 2006 ; voir aussi Neumann et al. 2008). Les crabes bernard-l'hermite (Decapoda, Anomura, Paguroidea, Paguridae, *Pagurus* Fabricius), apparus plus de 300 millions d'années après, sont les représentants classiques des animaux conchicoles, ils exploitaient les coquilles d'ammonite (Mollusca, Cephalopoda) au moins depuis le Jurassique inférieur (-200 à -176 millions d'années) (Jagt et al. 2006). Ces décapodes utilisent les coquilles pour réduire la prédation et contre le dessèchement pour les espèces intertidales (zone de balancement entre haute et basse mer) et celles qui vivent en milieu terrestre (Reese 1969 ; Hazlett 1981 ; Greenaway 2003 ; Brodie 2005 ; Briffa & Mowles 2008), mais parfois seulement à certains stades de leur vie comme pour le crabe de cocotier, *Birgus latro* Linnaeus (Anomura,

⁸⁹ Etymologie : « conche » : du latin *concha*, grec *kogkhê* « coquille » et « -cole » : élément, du latin *colere* « cultiver, habiter », servant à former des adjectifs relatifs à la culture, à la production ou à l'habitat.



Paguroidea, Coenobitidae), de la même super-famille que les bernard-l'hermite (Reese 1968). Des espèces du genre *Coenobita* Herbst, un autre Coenobitidae, utilisent même les coquilles fossilisées dans certaines conditions (Haas 1950 ; Walker 1994 ; Barnes 2001). Plusieurs siponcles (Sipuncula) sont les bernard-l'hermite des vers marins et utilisent les coquilles de mollusques pour vivre (Murina 1984 ; Lee 1987 ; voir Vermeij 1987 ; Cutler 1994 ; voir Massud-Ribeiro & Caetano 2006 ; Neumann et al. 2008). Toujours en milieu aquatique, beaucoup d'amphipodes (Crustacea, Peracarida, Amphipoda), de tanaïdes (Peracarida, Tanaidacea), et de pieuvres (Mollusca, Cephalopoda, Octopodidae) s'en servent aussi comme refuge (voir Carter 1982 ; McSweeney 1982 ; Mather 1982a, 1982b ; voir Vermeij 1987 ; Iribarne 1990). Certains poissons utilisent également des coquilles seulement pour se protéger (Wilson et al. 2005), mais de nombreux Cichlidae (Vertebrata (Pisces), Teleostei, "Perciformes") du lac Tanganyika en Afrique Centrale, où les coquilles d'escargot sont une ressource abondante, tirent profit des coquilles comme structures creuses pour déposer leurs œufs et élever leur progéniture (Bellmann 1998 ; voir Ochi et al. 2001) ; et même un autre « Perciforme », *Blennius ocellaris* Linnaeus (Blenniidae) (Garstang 1900), un poisson-chat bagridé qui enterrent ses œufs (Teleostei, Siluriformes, Bagridae) pourvoit son nid avec des coquilles comme matériau grossier (Ochi et al. 2001).

Interface entre milieu aquatique et milieu terrestre

En milieu terrestre, les coquilles d'escargot contenant de l'eau servent aussi à certains animaux ayant un stade de leur vie en milieu aquatique. Dans plusieurs pays d'Afrique, les femelles de certains moustiques (Insecta, Diptera, Culicidae) y déposent leurs œufs pour que les larves au mode de vie aquatique s'y développent (Boorman & Service 1960 ; Trpis 1972 ; Huang 1981 ; Igbinsa 1989 ; Fontenille & Toto 2001). En Jamaïque, des femelles de crabe grapsidé (Brachyura) élèvent leur progéniture dans des coquilles vides dans lesquelles elles ajoutent de l'eau, ce qui a permis à l'espèce de se reproduire indépendamment de la mer comme d'autres taxa de brachyures (Diesel & Horst 1995).

Milieu terrestre

Selon ce qu'on connaît pour les écosystèmes terrestres, six études basées sur la récolte systématique de coquilles d'escargot présentes sur le sol ont montré une utilisation spécialisée de ces structures creuses par divers animaux. Il y a donc cette étude sur ces crabes en Région Néotropicale (Diesel & Horst 1995). Pour les araignées Clubionidae et Salticidae (Arachnida, Araneae, Araneomorphae), les guêpes Eumeninae et Masarinae (Vespoidea, Vespidae), et les Sphecidae et Megachilidae (Apoidea), les coquilles d'escargot sont les seules structures



creuses viables qui permettent la protection, la ponte, l'élevage de la progéniture et/ou la nidification dans une zone désertique sableuse d'une région à « pluies d'hiver » d'Afrique du Sud (Région Afrotropicale) où le substrat est instable (Gess & Gess 1999, 2008). Dans une autre étude aussi générale, les coquilles représentent également des structures creuses où se réfugier, hiberner, pondre ses œufs et/ou nidifier pour des araignées Salticidae et des abeilles Megachilidae en Région Paléarctique (Bellmann 1999a). Une étude focalisée sur les araignées (Arachnida, Araneae) a montré qu'en Hongrie (Région Paléarctique), des espèces de différentes familles sont les habitants privilégiés de ces coquilles (Szinetar et al. 1998). En Espagne (Région Paléarctique) l'utilisation de coquilles par différents Arthropodes, dont une majorité d'araignées Salticidae et d'hyménoptères Apoidea Megachilidae, est influencée par les conditions météorologiques (Moreno-Rueda et al. 2008). En dehors de ces six études, les autres données proviennent d'études taxinomiques avec des notes sur l'histoire naturelle du taxon décrit, ou alors de notes écologiques ou biologiques sur un ou plusieurs taxons.

Hymenoptera, Arachnida et autres animaux conchicoles

L'ordre des Hymenoptera est, avec les Arachnida le taxon qui possède le plus d'espèces conchicoles. Chez les hyménoptères, plusieurs espèces de Pompilidae (Vespoidea) ne creusent pas de terrier mais nidifient opportunément dans des cavités variées telles les coquilles d'escargot (Fabre 1891 ; Berland 1925 ; Evans & Shimizu 1996 ; Durand 2007), mais aussi plusieurs espèces de Megachilidae (Apoidea) et d'Eumeninae (Vespoidea, Vespidae) les utilisent préférentiellement pour construire, dans la cavité, le nid de leur progéniture qui sera parfois victime de parasites (Huber 1823 ; Lepeletier de Saint-Fargeau 1841 ; Lucas 1849a ; Smith 1855 ; Fabre 1886, 1891 ; Saunders 1907 ; Custer & Hicks 1927 ; Berland 1928 ; Berland & Bernard 1938 ; Stephen et al. 1969 ; Roman'Kova 1984 ; O'Toole & Raw 1991 ; Gess & Gess 1999, 2008 ; Bellmann 1999b ; Koch 2006 ; Cane et al. 2007 ; Moreno-Rueda et al. 2008). Quant aux araignées, si certaines sont des prédatrices d'escargots (Laing 1982 ; Nyffeler & Symondson 2001 ; Pollard & Jackson 2004), d'autres se servent de leurs coquilles pour se protéger. Ainsi avant les études de Szinetar et al. (1998), Gess & Gess (1999), Bellmann (1999a) et Moreno-Rueda et al. (2008), l'utilisation des coquilles d'escargot par des araignées était-elle déjà bien connue (Evans 1953 ; voir révisions de Kaston 1965 ; Vermeij 1987 et de Szinetar et al. 1998). L'argyronète (*Argyroneta aquatica* Clerck - Araneomorphae, Argyronetidae), une espèce au mode de vie aquatique, peut survivre à l'hiver enfermée dans une coquille d'escargot dans laquelle elle a emprisonné de l'air en la bouchant avec de la soie hydrofuge (Warburton 1912). Plusieurs araignées appartenant aux familles



Salticidae, Sparassidae (Araneomorphae, Dyonicha), et Tetragnathidae (Araneomorphae, Orbiculariae) sont conchicoles et hissent une coquille vide par un fil attaché à une plante qu'elles utilisent pour en faire leur retraite, y déposer leur cocon, et en font une plateforme de saut pour attaquer des insectes volants (Hardy 1917 ; Fage 1926 ; Decary 1926 ; Mikulka 1961). Les araignées ne sont pas les seuls Arachnida à utiliser ces structures creuses et certains pseudoscorpions (Pseudoscorpionida) et opilions (Opiliones) en sont des spécialistes (Taylor et al. 1977 ; voir Nyffeler & Symondson 2001 ; Norden 2008a). Ainsi des opilions Trogludidae dépendent-ils des escargots à la fois pour leur alimentation et une partie de leur cycle de vie, la femelle opilion mange et sort le mollusque de sa coquille avant d'y pondre ses oeufs, de les y enfermer et de les protéger par une membrane sécrétée grâce à son ovipositeur (Cloudsley-Thompson 1958 ; voir Machado & Raimundo 2001 ; voir Nyffeler & Symondson 2001). Certains Diptera Sciomyzidae et Sarcophagidae entre autres, ainsi que les coléoptères Drilidae (Insecta, Coleoptera) peuvent aussi être considérés comme conchicoles puisqu'après avoir atteint son ultime stade, la larve prédatrice, parasitoïde ou saprophage de diptère ou prédatrice de coléoptère s'empuie à l'intérieur de la coquille de l'escargot qu'elle vient de consommer et y reste protégée jusqu'à la fin de sa métamorphose et l'émergence de l'adulte au moment favorable (Diptera : Bequaert 1925 ; Berg 1953 ; Stegmaier 1972 ; Coupland & Barker 2004 - Coleoptera : voir Mielzinsky 1824 ; Desmarest 1824 ; Lucas 1842, 1849b ; Péneau 1913 ; Cros 1930 ; Symondson 2004 ; C. Oke⁹⁰ com. pers. 2008, dans des forêts et cacaoyères au Nigéria). D'autres animaux sont aussi observés de manière anecdotique dans des coquilles d'escargot, comme un thrips (Insecta, Thysanoptera) (Orstan 2008).

Les fourmis conchicoles

Bien que l'utilisation des coquilles vides d'escargot soit répandue dans le monde animal et que le comportement de nidifier dedans est fréquent et bien étudié dans l'ordre des Hymenoptera pour les guêpes et les abeilles solitaires, aucune information consistante n'a été rapportée pour les fourmis (Hymenoptera, Vespoidea, Formicidae) (voir Forel 1874, 1896, 1920 ; Wheeler 1910 ; Hölldobler & Wilson 1990). Bellmann (1999a) et Gess & Gess (1999) n'ont pas observé cet insecte social dans les 452 et 3 594 coquilles respectivement récoltées. Szinetar et al. (1998) ne mentionnent que la récolte d'araignées dans 7 197 coquilles en Hongrie et Moreno-Rueda et al. (2008) ne descendent pas en-dessous de l'ordre comme niveau taxinomique pour tout autre hyménoptère que les Apoidea. Cependant, des colonies de

⁹⁰ Department of Animal & Environmental Biology, Faculty of Life Sciences, University of Benin, Benin City, Edo State, Nigeria.



fourmis et d'autres Arthropoda ont été trouvés dans 300 des 1 300 coquilles d'escargot récoltées par Diesel & Horst (1995) en Jamaïque, mais aucune identification poussée, ni quantification exacte de l'utilisation des coquilles par les fourmis n'ont été faites. Quelques autres mentions sporadiques de fourmis utilisant des coquilles d'escargot existent dans la littérature : *Basiceros petiolatum* Mayr (= *Rhopalothrix petiolata*) (Myrmicinae, Dacetini) au Brésil (état de São Paulo) (Emery 1894) et *Basiceros balzani* Emery en Colombie (Brown & Kempf 1960) ; *Monomorium sagei* Forel (Myrmicinae : Solenopsidini) au Mont Harriet dans les îles Andaman et Nicobar (Inde) (Mukerjee & Ribeiro 1925) ; deux espèces du genre *Thaumatomyrmex* Mayr (Ponerinae, Thaumatomyrmecini) : une femelle de *Thaumatomyrmex cochlearis* Creighton à Cuba (Creighton 1928) et une autre de *Thaumatomyrmex* sp. au Brésil (état de Bahia) (Delabie et al. 2000a) – ces derniers auteurs ont suggéré que ces femelles étaient à la recherche d'une cavité pour nidifier ou en train de chasser des Penicillata, leur principale proie (Myriapoda, Diplopoda) ; *Cyphomyrmex rimosus* Spinola (Myrmicinae, Attini) à Cuba (Weber 1941, 1969) ; *Temnothorax longispinosus* Roger (Myrmicinae, Formicoxenini) aux Etats-Unis d'Amérique (état de l'Ohio) (Headley 1943), tout comme d'autres fourmis de ce pays (voir Herbers 1989) ; *Temnothorax interruptus* Schenck dans la Vallée de la Meuse en Belgique (Bondroit 1911) ; des colonies de *Temnothorax* spp. trouvées en Italie à Lago di Garda et en France à La Beaume (Hautes Alpes) (R. Blatrix⁹¹ com. pers. 2003 et 2007) ; *Myrmica rubra* L. (Myrmicinae, Myrmicini) en Allemagne (Fokuhl et al. 2007) ; dans une forêt primaire au Japon, Kikuchi & Tsuji (2005) ont observé *Probolomyrmex longinodus* Terayama & Ogata (Proceratiinae, Probolomyrmecini) nidifiant dans des coquilles d'escargot remplies de terre, sous les feuilles de la litière. Une technique de récolte de fourmis occupant des coquilles a même été décrite par Kennedy (1946). Les coquilles d'escargot représentent ainsi également des structures creuses de nidification pour les fourmis. Etant donné leur importance écologique et leur diversité, il eût été surprenant qu'elles n'utilisent pas cette ressource. Mais à l'exception de quelques observations anecdotiques, il n'existe aucune étude quantitative permettant de statuer sur les circonstances de l'utilisation des coquilles d'escargot par les fourmis ou permettant de définir quelles seraient les caractéristiques importantes des coquilles pour ces insectes.

Nidification des fourmis dans des structures creuses préexistantes

La plupart des fourmis ne construisent pas de nids aussi élaborés que ceux des guêpes et abeilles sociales, mais tirent avantage d'une variété de structures creuses naturelles comme

⁹¹ Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, Montpellier, France.



celles disponibles dans les fruits, les branchettes et les troncs des arbres tombés ou les terriers abandonnés d'autres animaux (Forel 1874, 1896, 1920 ; Wheeler 1910 ; Hölldobler & Wilson 1990). Ceci peut être à l'origine de compétition entre espèces occupant des types de structures creuses similaires, alors que d'autres espèces peuvent se spécialiser dans l'utilisation d'autres types de structures creuses pour nidifier. En dehors des nombreuses études sur l'occupation des termitières, les études de l'utilisation par les fourmis de structures creuses préexistantes au niveau de la litière ont porté sur les fruits dont les parois forment une enveloppe protectrice qui peut être très dure (Herbers 1989 ; Snyder & Herbers 1991 ; Fowler 1993 ; Delabie et al. 2000b ; Pratt & Pierce 2001 ; MacGown 2006 ; Friedrich & Philpott 2009 ; Jahyny B. données non publiées), les débris ligneux fins comme les branchettes et les tiges de bambou (Wilson 1959 ; Herbers 1989 ; Snyder & Herbers 1991 ; Bolton et al. 1992 ; Dejean et al. 1992 ; Yamaguchi 1992 ; Kaspari 1993 ; Byrne 1994 ; Torres 1994 ; Carvalho & Vasconcelos 1999, 2002 ; Delabie et al. 2000b ; Armbrrecht & Perfecto 2003 ; Pereira et al. 2007a, 2007b ; Schütte et al. 2007 ; Kikuchi et al. 2007 ; Gotoh & Ito 2008 ; Friedrich & Philpott 2009), les débris ligneux grossiers comme les souches, les troncs et les rondins (Savely 1939 ; Brian 1952 ; Wilson 1959 ; Wu & Wong 1987 ; Bull et al. 1995 ; Torgersen & Bull 1995 ; Delabie et al. 1997b ; Lindgren & MacIsaac 2002 ; Lindgren et al. 2006 ; Higgins & Lindgren 2006) et l'addition de nids potentiels comme des bouts de bambou ou des branchettes creuses (Brian 1952 ; Herbers 1986a ; Byrne 1994 ; Herbers & Banschbach 1995 ; Kaspari 1996 ; Banschbach et al. 1997 ; Armbrrecht et al. 2004, 2006 ; Foitzik et al. 2004 ; Davidson et al. 2006 ; Diniz-Filho et al. 2007 ; Friedrich & Philpott 2009). Certaines fourmis, parfois rares, occupent d'autres structures végétales particulières au niveau du sol, comme les tiges sèches des graminées (Forel 1903 ; Delabie J.H.C. com. pers.). Les coquilles d'escargot morts présents dans de nombreux écosystèmes terrestres représentent un type supplémentaire de ressource exploitable pour les fourmis pour nidifier, en particulier parce que les sites de nidification sont une ressource limitée dans certaines conditions (Brian 1956 ; Carroll 1979 ; Herbers 1986a ; Kaspari 1996 ; Philpott & Foster 2005 ; Armbrrecht et al. 2004, 2006 ; McGlynn 2006 ; Davidson et al. 2006 ; Friedrich & Philpott 2009 ; mais voir Torres 1984 ; Byrne 1994 ; Carvalho & Vasconcelos 2002) et que la compétition pour ce type de structures creuses peut structurer la communauté de fourmis (Brian 1952 ; Brian 1956 ; Herbers 1989 ; Yamaguchi 1992 ; Herbers & Banschbach 1995). Ainsi, pour certaines fourmis, les coquilles d'escargot peuvent représenter des structures creuses spacieuses disponibles toute l'année, deux facteurs qui limitent l'utilisation d'un site de nidification par les fourmis (Foitzik &



Heinze 1998 ; Frederickson 2006 ; Cao & Dornhaus 2008). Des structures creuses particulières, encore vacantes dans les écosystèmes, peuvent aussi influencer l'histoire de vie, notamment la tailles des différentes castes et celle de la colonie, de certaines espèces de fourmis pour que celles-ci puissent les occuper et ainsi utiliser une ressource encore disponible et échapper à la compétition avec d'autres espèces, comme c'est le cas pour des espèces de fourmis utilisant les structures creuses offertes par les plantes myrmécophiles (e.g. : Fonseca 1999), et sans doute aussi pour d'autres fourmis arboricoles utilisant, elles, les branches mortes sur les arbres comme celles du genre *Pseudomyrmex* Kempf (e.g. : Carroll 1979). Pour d'autres « fourmis à plante »⁹² qui nidifient dans les structures creuses particulières disponibles sur leur plante hôte, souvent spécifique, c'est la disponibilité de ces sites de colonisation qui peut avoir une incidence sur l'histoire de vie de ces espèces et détermine par exemple la phénologie de la reproduction (production des individus reproducteurs et période d'accouplement de ceux-ci) (Frederickson 2006). Les coquilles d'escargot pourraient avoir la même influence sur les stratégies d'histoire de vie de plusieurs espèces de fourmis qui se seraient spécialisées dans ce type de site de nidification.

Les données sur les animaux conchicoles proviennent principalement des Régions Paléarctique, Afrotropicale et Néarctique, seule l'étude de Diesel & Horst (1995) sur l'utilisation de coquilles par des crabes (les autres invertébrés sont juste cités sans analyse) a été effectuée dans la Région Néotropicale. Pourtant, cette région qui présente une malacofaune diverse, et environ 20% des espèces d'Hymenoptera Apoidea (Arthropoda, Insecta, Aculeata) et 25% de celles d'Hymenoptera Vespoidea (la famille Formicidae exclue) (Fernández 2002 ; Moure 2007 ; Huber 2009)⁹³ et 25% des Araneae (Arthropoda, Arachnida) (A.D. Brescovit⁹⁴ com. pers. 2009) qui sont les deux taxons les plus représentés parmi les conchicoles. Les coquilles d'escargot sont une ressource disponible dans la litière de certains massifs de Forêt Atlantique et dans les plantations de cacaoyers (*Theobroma cacao* L. - Plantae, Malvales, Malvaceae) de l'état de Bahia dans le Nordeste brésilien, et il n'existe pas jusqu'à maintenant d'étude sur leur utilisation par les fourmis en dépit de leur abondance dans de nombreux habitats terrestres. Nous rapportons ici, pour la première fois, l'utilisation de coquilles d'escargot par certaines fourmis dans la Région Néotropicale, dans le biome Forêt Atlantique au Brésil. Cette étude a pour but de décrire et d'examiner le patron d'utilisation

⁹² Les « fourmis à plante », l'équivalent de « plant-ant » dans les articles de langue anglaise, sont des fourmis vivant en étroite association avec des plantes myrmécophiles appelées myrmécophytes.

⁹³ Les pourcentages ont été obtenus à partir des chiffres de Fernández (2003) et Moure (2007) pour les espèces néotropicales et ceux d'Huber (2009) pour les espèces du monde entier.

⁹⁴ Instituto Butantan, Seção de Artrópodes Peçonhentos, São Paulo, SP, Brésil.



des coquilles d'escargot abandonnées sur le sol pour analyser principalement l'impact de ces structures sur la communauté de fourmis de la litière, et notamment, comment les coquilles d'escargot peuvent être une ressource utile et disponible dans la compétition entre espèces pour les sites de nidification et quels peuvent être les degrés de spécialisation et d'adaptation des espèces de fourmis utilisant ce type de structure creuse.

2. Matériel et méthodes

Aires d'étude

Le détail des récoltes est résumé dans le tableau A3-1. Les coquilles ont été récoltées dans 11 aires différentes, toutes de plus d'un hectare, dans l'état de Bahia au Brésil entre septembre 2001 et avril 2007 (voir aussi chapitre 2 fig. II-1, II-2 et II-3).

Tableau A3-1. Détail des récoltes de coquilles d'escargot dans l'état de Bahia au Brésil

Localité de récolte	Nombre de récoltes	Dates	Temps passé à récolter	Nombre total d'heures de récolte
Ilhéus-BA-Première	20	entre septembre 2001 et février 2003	20 minutes à 1h	13h
Itororó-BA-Cacao	1	2 octobre 2001	3h	3h
Ilhéus-BA-Typhlo-meire	11	entre mai et juillet 2002	5 à 30 minutes	3h30
Ilhéus-BA-CEPEC-Sol	1	14 mars 2003	2h	2h
Barrolândia-BA	1 (a)	29 août 2003	4h	4h
Itambé-BA-OO	4	juin 2004 et avril 2007	1h30 à 2h30	8h
Itororó-BA	1	17 octobre 2004	4h	4h
Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina	1	5 mai 2005	3h	3h
Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	1	26 mai 2005	1h30	1h30
Buerarema-BA	2	20 et 23 mars 2006	4h	8h
Itambé-BA-MG	1	24 décembre 2006	2h (b)	4h

(a) Une coquille avec une colonie de *Thaumatomyrmex* sp.1 a été ajoutée à l'analyse. Elle a été récoltée par L. S. Ramos-Lacau et S. Lacau lors d'une mission du 13 au 18 octobre 2002.

(b) Deux personnes ont effectué cette récolte de 2h soit l'équivalent de 4h pour une personne. Une seule personne a effectué toutes les autres récoltes.

Tableau A3-2. Les différentes classes de volumes d'aires d'ouverture

Volume (ml)	Classe	Aire d'ouverture (mm ²)	Classe
< 1	1	< 50	1
[1 - 5]	2	[50 - 100]	2
]5 - 10]	3]100 - 150]	3
]10 - 15]	4]150 - 200]	4
> 15	5]200 - 250]	5
]250 - 300[6
		> 300	7



Collecte des coquilles d'escargot

Les coquilles sont distribuées en patches dans les aires explorées, avec notamment une concentration plus grande au pied des arbres d'ombrage dans les plantations de cacaoyers. Les coquilles sont cherchées directement sur la litière, en déplaçant les feuilles et l'humus pour trouver celles qui étaient cachées. La récolte des coquilles n'est pas exhaustive, l'aire est explorée et les coquilles rencontrées sont récoltées au fur et à mesure sans quadrillage systématique de l'aire d'étude. Tous les types de coquilles en bon état de taille supérieure ou égale à 1 cm sont collectés. Chaque coquille est ensuite placée séparément dans un sac en plastique fermé. La principale caractéristique de la coquille est sa structure spiralée avec une taille décroissante de l'ouverture à l'apex et une fin en cul-de-sac. Donc, les coquilles endommagées qui n'ont plus cette architecture, comme celles qui n'ont plus la structure interne spiralée ou avec la première spire absente (ce qui cause l'absence d'une fin en cul-de-sac et fait que la coquille possède alors deux entrées) ont été exclues de l'échantillonnage. Seules les coquilles de *Neobeliscus calcareus* Born et d'*Obeliscus obeliscus* Moricand sont collectées même si elles sont tronquées à l'apex, parce que leur forme conique allongée permet qu'elles gardent une architecture spiralée assez étroite.

Identification, mesurage et catégorisation des coquilles d'escargot

Les coquilles collectées sont transportées au Laboratório de Mirmecologia de la CEPLAC à Ilhéus où elles sont identifiées à l'aide de l'ouvrage *Land and Freshwater Molluscs of Brazil* (Simone 2006). Quand cela a été possible, les coquilles ont été identifiées au niveau de l'espèce, mais une grande quantité de coquilles vides étaient abîmées et ne permettaient pas leur identification au-delà du genre, elles ont été simplement classées selon leur morphotype. Les morphotypes correspondent aux caractéristiques morphologiques des coquilles d'un ou plusieurs genres. Les spécimens de référence sont conservés dans la collection du laboratoire CPDC. Les mesures suivantes des coquilles ont été prises au millimètre près : LC, longueur de la coquille (correspond à la hauteur ou la largeur si la largeur excède la hauteur) ; Ol, la largeur maximale de l'ouverture ; et OL, la longueur maximale de l'ouverture. Parce que le contenu des coquilles ne peut pas être étudié sans qu'elles soient fractionnées, leur volume V a été estimé à partir de la dimension de celles-ci, puisque le volume est corrélé à la taille de la coquille. Le volume intérieur a donc été mesuré au préalable à partir d'un échantillon de coquilles de taille variable de toutes les espèces en les remplissant d'eau et en mesurant le volume d'eau utilisé pour chacune. Grâce à la courbe obtenue, le volume est connu à partir de la seule taille de la coquille. L'aire d'ouverture de la coquille [AO] a été calculée en admettant qu'elle a une forme elliptique



$AO = \pi \times (Ol/2) \times (OL/2)$. V et AO ont été mesurés parce qu'ils peuvent être d'importants facteurs du choix de la coquille par les fourmis. Les coquilles ont été catégorisées en cinq classes de volumes (<1 ml / 1-5 ml / 5,1-10 ml / 10,1-15 ml / >15 ml) et sept classes d'aires d'ouverture (<50 mm² / 50-100 mm² / 100,1-150 mm² / 150,1-200 mm² / 200,1-250 mm² / 250,1-300 mm² / >300 mm²) (tableau A3-2). Après que la coquille a été identifiée et mesurée, elle est fractionnée progressivement de l'ouverture jusqu'à l'apex pour vérifier son contenu. Le degré de remplissage de la coquille en matières (sable, terre, humus, feuilles) a été noté et catégorisé (coquille vide / à moitié remplie / remplie).

Diversité des aires de récolte en coquilles d'escargot

L'hétérogénéité et la diversité de la composition en morphotypes de Gastéropodes, en classes de volumes et en classes d'aires d'ouverture ont été analysées pour les différentes aires à travers l'indice de Shannon (H) et celui de Simpson (D) en utilisant le logiciel PAST (Hammer et al. 2001). Un indice de Shannon élevé indique que l'aire abrite de nombreux morphotypes en abondance similaire ou que les classes de volumes et d'aires d'ouverture contiennent un nombre semblable de coquilles. Pour un nombre de morphotypes ou de classes donné, plus la distribution est homogène, plus l'indice est élevé. Un indice de dominance de Simpson faible indique l'absence de dominance d'un des morphotypes ou d'une des classes et donc une plus grande diversité. Les valeurs de cet indice sont entre 0 et 1. Les indices de Sorensen et de Morisita-Horn ont été calculés à partir du logiciel EstimateS 8.0 (Colwell 2006) pour étudier la similarité en morphotypes entre des aires très proches géographiquement uniquement. Le premier indice de biodiversité renseigne sur la similarité qualitative des aires, il varie de 0 quand il n'y a pas de morphotypes en commun entre les deux aires, à la valeur 1 lorsque les mêmes morphotypes existent dans les deux aires. Le second indice prend aussi en compte la quantité de chaque morphotype constituant une aire.

Le test de corrélation de Spearman (logiciel StatXact-8) a été utilisé pour analyser la corrélation entre l'indice de Shannon des morphotypes et les indices de Shannon des classes de volumes et d'aires d'ouverture.

Equation des deux indices calculés avec le logiciel PAST :

$$\text{Indice de Shannon : } H = - \sum_{i=1}^S (p_i \ln p_i)$$

$$\text{Indice de Simpson : } D = \sum p_i^2$$



Avec S , nombre total de morphotypes ou de classes ; p_i , abondance proportionnelle qui se calcule ainsi : $p_i = n_i/N$; où n_i , le nombre de coquilles du morphotype ou de la classe dans l'aire ; N , le nombre total de coquilles récoltées dans l'aire. Ainsi, la valeur de H dépend du nombre de coquilles présentes, de leurs proportions relatives et de la taille de l'échantillon (N), cet indice considère à la fois l'abondance et la richesse « spécifique ».

Equation des deux indices calculés avec le logiciel EstimateS (Colwell 2006) :

$$\text{Indice de Sorensen} : \beta = \frac{2c}{S_1 + S_2}$$

Avec S_1 , le nombre total de morphotypes enregistrés dans la première aire ; S_2 , le nombre total de morphotypes enregistrés dans la deuxième aire ; et c , le nombre de morphotypes ou de classes communs aux deux aires.

$$\text{Indice de Morisita-Horn} : C_{mh} = \frac{2 \sum_i^S (n_{1i}/n_1)(n_{2i}/n_2)}{\sum_i^S (n_{1i}/n_1)^2 + \sum_i^S (n_{2i}/n_2)^2}$$

Avec S nombre total de morphotypes ; n_{1i} et n_{2i} , le nombre de coquilles du i -ème morphotype dans la première et la seconde aire ; n_1 et n_2 , le nombre total de coquilles de tous les morphotypes de chacune des deux aires.

Contenu biologique des coquilles d'escargot

Formicidae

Quand des fourmis sont trouvées dans une coquille, la localisation de la colonie dans celle-ci est notée ainsi que son stade de développement (fondation [reine(s), aucune ou quelques ouvrières et peu de couvain] ; colonie développée [reproductrice(s), ouvrières et couvain] ; fragment de colonie [ouvrières, grosses larves et cocons ou nymphes nues] ; groupe d'ouvrières [quelques ouvrières sans reine, ni couvain]) et sa structure reproductrice (colonie avec reine ou gamergate (les femelles fécondées et pondant des œufs respectivement des morphotypes gyne et ouvrière) et le nombre de reines (mono- ou polygynie, *i.e.* une ou plusieurs reines). Quelques ouvrières de chaque colonie sont montées à sec sur une épingle et identifiées au niveau de l'espèce. Les spécimens de référence des espèces de fourmis sont gardés dans la collection du laboratoire CPDC.



Répartition des nids de fourmis dans les morphotypes et les classes de coquilles

Le test exact du khi-deux⁹⁵ (logiciel StatXact-8 - Chi-Square Goodness of Fit Test) a été utilisé pour analyser la répartition des nids de fourmis dans les différents morphotypes les différentes classes de volumes, d'aires d'ouverture et de remplissage de toutes les aires de récolte. Si le test est significatif au seuil 5%, les fourmis utilisent différemment les morphotypes ou les classes de volumes, d'aires d'ouverture et de remplissage.

Pour les deux études à suivre, « Répartition des nids des différentes espèces de fourmis dans les différents morphotypes et classes de coquilles » et « Partition des coquilles d'escargot occupées par les fourmis », l'analyse a été effectuée uniquement pour les aires dont le nombre de nids et d'anciens nids⁹⁶ récoltés était supérieur ou égale à cinq pour au moins deux espèces qui y ont été récoltées. Les autres espèces de fourmis rencontrées dans les aires présentant cette caractéristique ont alors été regroupées dans le « groupe des autres espèces ».

Analyse de la répartition des nids des différentes espèces de fourmis dans les morphotypes et les classes de coquilles

Le test exact du khi-deux⁹⁵ (logiciel StatXact-8 - Chi-Square Goodness of Fit Test) a été utilisé pour analyser la répartition des nids de chaque espèce de fourmis et du groupe d'espèces dans les différents morphotypes, les différentes classes de volumes, d'aires d'ouverture et de remplissage de toutes les aires de récolte. Si le test est significatif au seuil 5%, l'espèce de fourmis utilise différemment les morphotypes ou les classes de volumes, d'aires d'ouverture et de remplissage.

Comparaison de l'utilisation des coquilles d'escargot entre les différentes espèces de fourmis et analyse du chevauchement de niche

L'indice de Morisita-Horn (logiciel EstimateS (Colwell 2006)) a été utilisé afin d'estimer le chevauchement des niches de morphotypes, de volumes, d'aires d'ouverture et de remplissage des coquille occupées, uniquement pour les espèces de fourmis dont au moins cinq nids ont été récoltés dans une même aire. Le test exact de Fisher (logiciel StatXact-8 - Unordered RxC Table, Fisher-Freeman-Halton) a ensuite été utilisé pour estimer la différence d'utilisation, entre paire d'espèces, des différents morphotypes, classes de volumes, classes d'aires d'ouverture et classe de remplissage des coquilles.

⁹⁵ Si la méthode exacte a échoué ou a été trop longue à exécuter, le test a été relancé avec la méthode de Monte Carlo.

⁹⁶ Les coquilles sans fourmi mais avec des traces formelles d'occupation par une espèce de fourmi spécifique (cocons vides, restes de proies spécifiques et/ou reste d'architecture spécifique du nid) ont été incluses dans certaines analyses du patron d'utilisation des coquilles par ces espèces et lors des comparaisons interspécifiques. Cela sera précisé à chaque fois.



Autres invertébrés

Les autres animaux trouvés dans les coquilles ont été fixés dans l'alcool et identifiés jusqu'au niveau de l'ordre. Les organismes aquatiques susceptibles d'être présents dans l'eau contenue dans certaines coquilles n'ont pas été pris en compte.

Tableau A3-3. Liste des gastéropodes (morphotypes) récoltés avec le code attribué à chaque morphotype.

Groupe taxinomique	Famille	Identification (morphotype)	Code du morphotype
Neritimorpha	Helicinidae	<i>Helicina</i> spp.	Hspp
Caenogastropoda	Neocyclotidae	<i>Aperostoma</i> sp. (cf. <i>blanchetiana</i> Moricand, 1826)	Asp
Pulmonata	Bulimulidae	<i>Auris bilabiata</i> Broderip & Sowerby, 1829	AB
		<i>Leiostracus</i> spp.	Lspp
		<i>Otostomus</i> spp.	OS
		<i>Rhinus</i> spp.	Rspp
	Odontostomidae	<i>Burringtonia</i> spp., <i>Cyclodontina</i> spp. et <i>Odontostomus</i> spp.	Bsp
	Pleurodontidae	<i>Psadara</i> spp. et <i>Solaropsis</i> spp.	P&Sspp
	Streptaxidae	<i>Streptaxis</i> spp. et <i>Rectartemon</i> spp.	S&Rspp
	Strophocheilidae	<i>Megalobulimus</i> spp.	MG
		<i>Mirinaba erythrosoma</i> Pilsbry, 1895 et <i>Mirinaba</i> sp. (cf. <i>cuspidens</i> Morretes, 1952)	Msp
	Subulinidae	<i>Neobeliscus calcareus</i> Borne 1780 et <i>Obeliscus obeliscus</i> Moricand 1833	NC&OO
		Identification (morphotype)	Codes supplémentaires
		<i>Leiostracus coxiranus</i> Potiez & Michaud, 1835	LC
		<i>Leiostracus subtuzonatus</i> Pilsbry, 1899	LS
		Juvénile de <i>Megalobulimus</i> sp.	MGJ
		<i>Megalobulimus</i> sp. d'Itambé-BA (lorsque MGI est spécifié, MG correspond aux <i>Megalobulimus</i> sp. des autres aires)	MGI
		Juvénile de <i>Megalobulimus</i> sp. d'Itambé-BA (lorsque MGIJ est spécifié, MGJ correspond aux juvéniles de <i>Megalobulimus</i> sp. des autres aires)	MGIJ
		MG + MGJ + MGI + MGIJ	MGs
		<i>Mirinaba erythrosoma</i> Pilsbry, 1895	ME
		<i>Mirinaba</i> sp. (cf. <i>cuspidens</i> Morretes, 1952)	MC
		Juvénile <i>Mirinaba</i> sp. (cf. <i>cuspidens</i> Morretes, 1952)	MCJ
		<i>Neobeliscus calcareus</i> Borne 1780 et <i>Obeliscus obeliscus</i> Moricand 1833 de Barrolândia-BA	NC&OO-B



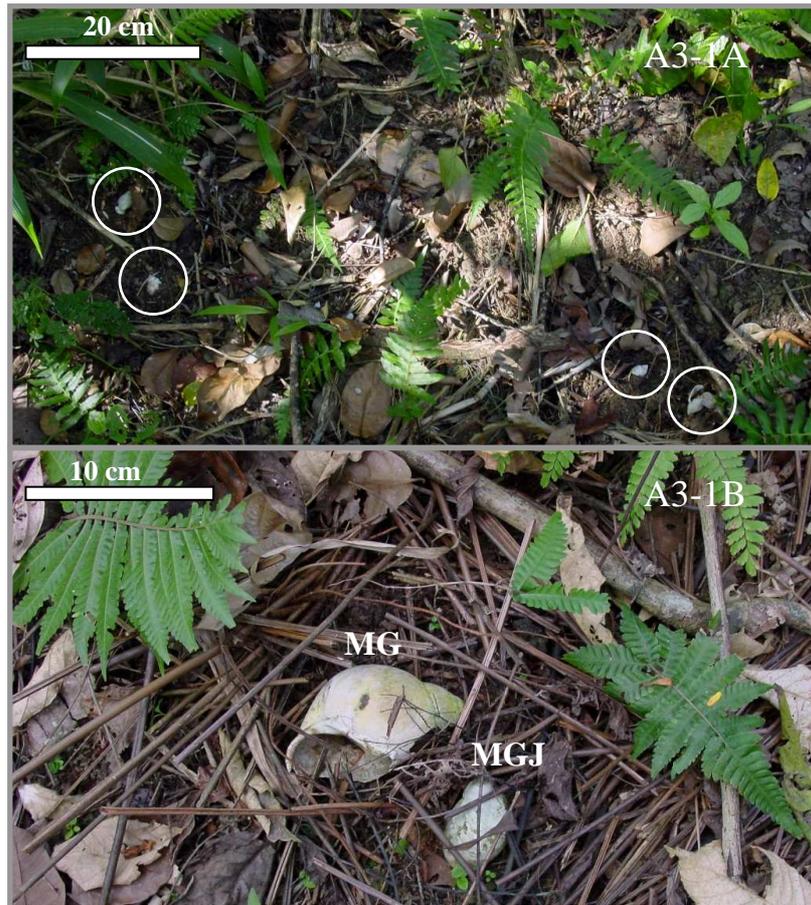


Figure A3-1. Deux photos prises sur le terrain dans l'aire Ilhéus-BA-Première. A. : quatre coquilles d'*Otostomus signatus* (OS) (les cercles blancs). B. : une coquille d'un *Megalobulimus gummatum* adulte (MG) avec celle d'un juvénile de la même espèce (MGJ).

3. Résultats et discussion

La méthode de récolte a seulement permis de ramasser les coquilles appartenant à la macrofaune de mollusques (fig. A3-1). Il existe encore une faune abondante de gastéropodes de taille inférieure au centimètre, qui appartient à la mésofaune, rencontrée de temps en temps dans les échantillons de litière mais qui n'a pas été considérée dans cette étude. En terme qualitatif, vu le temps passé dans chaque aire, bien supérieur à l'heure usuellement utilisée dans les protocoles d'étude de biodiversité des mollusques terrestres, nous considérons que nous avons réussi à collecter la majeure partie des espèces de la macro-malacofaune qui vivent dans les aires explorées. Les coquilles ont surtout été rencontrées sous les arbres et notamment près de la base des troncs, sans doute en raison de la vie arboricole de certaines espèces et d'une concentration plus grande de litière à ce niveau. Les coquilles éparses ont été difficiles à trouver dans les aires Ilhéus-BA-CEPEC Sol et Barrolândia-BA. La plupart des coquilles ont été retrouvées intactes, soit que les mollusques sont morts sans avoir subi de prédation, soit que leurs éventuels prédateurs n'ont pas eu besoin de casser la coquille pour



s'en nourrir. Mais certaines coquilles (surtout celle du morphotype Bsp.) à moitié cassées systématiquement de la même manière, ont semble-t-il été attaquées par un animal plus gros qui a fait une ouverture dans la coquille pour en extraire le corps du gastéropode. En fonction de l'état dégradé de la coquille et notamment du périostracum, ainsi que de l'absence de données sur les coquilles des individus immatures, il n'a pas été possible de déterminer de nombreuses coquilles jusqu'à l'espèce, voire au genre, la coquille pouvant correspondre à plusieurs d'entre eux, mais qui appartiennent, toutefois, toujours au même groupe taxinomique. Ces coquilles ont donc été classées dans le morphotype correspondant à ces différents groupes taxinomiques (tableau A3-3). Rencontrer l'animal vivant aurait permis d'avoir la confirmation des identifications des coquilles en étudiant d'autres caractères comme la structure de la radula qui est, elle, perdue après sa mort.

Au total, 1531 coquilles, séparées en 12 morphotypes appartenant à une quinzaine de genres différents distribués dans huit familles des groupes taxinomiques Neritimorpha, Caenogastropoda et Pulmonata ont été récoltées (tableau A3-3 et A3-4 – fig. A3-2A à 2Q). La famille Bulimulidae (Pulmonata) est la mieux représentée avec cinq genres. Des 15 genres collectés, huit sont représentés par plus d'une espèce (tableau A3-3). Parmi les gastéropodes récoltés il y a donc plus d'une vingtaine d'espèces différentes. Chaque aire est composée de quatre à dix morphotypes de coquilles, mais de un à quatre morphotypes représentent au moins 75% de toutes les coquilles récoltées dans chacune d'elle (tableau A3-4). Les espèces *Cochlorina navicula* Wagner et *Auris ilheocola* Moricand (Bulimulidae) ont depuis été récoltées dans les cacaoyères de la CEPLAC d'Ilhéus, et *Orthalicus* sp. (Pulmonata, Orthalicidae) et *Oxychona* sp. (Bulimulidae) à Itambé-BA.

Il existe environ 700 espèces de gastéropodes terrestres au Brésil dont plus de 80% d'escargots (Salgado & Coelho 2003 ; Simone 2006). Cependant, suivant les estimations, seul un tiers de la malacofaune terrestre brésilienne est connue (Simone 1999, 2006). La systématique des gastéropodes est en effet complexe et mal comprise bien qu'une classification et une nomenclature nouvelles aient été proposées récemment (Bouchet & Rocroi 2005). Dans notre étude, seuls les macro-gastéropodes ont été récoltés, une vingtaine d'espèces ont été rencontrées mais il est difficile d'apprécier la contribution de cette étude pour une meilleure compréhension de la malacofaune de l'état de Bahia. Cependant, il s'agit déjà d'un premier pas qui s'ajoute aux études taxinomiques sur des espèces récoltées dans l'état de Bahia, et qui pourra permettre d'estimer l'importance d'une recherche sur la biodiversité de la malacofaune dans la région.





Figure A3-2. La lettre correspond à l'espèce de gastéropode et le chiffre à l'angle de la prise de vu. Lorsque la localité n'est pas précisée, la coquille a été récoltée à la CEPLAC d'Ilhéus, BA. A : *Helicina variabilis* Wagner - B : *Leiostracus coxiranus* Potiez & Michaud (LC) - C : *Leiostracus subtuzonatus* Pilsbry (LS) - D : *Streptaxis* ou *Rectartemon* sp.1 (S&R spp.) - E : *Streptaxis* ou *Rectartemon* sp.2 (S&R spp.) - F : *Aperostoma* sp. cf. *blanchetiana* Moricand (Itororó, BA) (Asp) - G : *Psadara* sp. ou *Solaropsis* sp. (Barrolândia, BA) (P&Spp) - H : *Rhinus* sp. (R spp) - I : *Odontostomus* sp. (Buerarema, BA) (Bsp). La longueur de la barre blanche ou noire correspond à 1 cm. (crédits photos A à I : Lucimeire de Souza Lacau).





Figure A3-2 (suite). La lettre correspond à l'espèce de gastéropode et le chiffre à l'angle de la prise de vue. Lorsque la localité n'est pas précisée, la coquille a été récoltée à la CEPLAC d'Ilhéus, BA. J : *Neobeliscus calcareus* Borne (NC&OO) - K : *Otostomus* sp. (OS) - L : *Auris bilabiata* Broderip & Sowerby (AB) - M : *Mirinaba* sp. cf. *cuspidens* Morretes (MC) - N : *Mirinaba erythrosoma* Pilsbry (ME) - O : *Megalobulimus* sp. d'Itambé (MGI) - P : juvénile de *Megalobulimus* sp. (MGJ) - Q : *Megalobulimus* sp. (MG) avec en plus pour Q1, une coquille d'*Helicina variabilis* à la même échelle, pour montrer la différence de taille entre les deux extrêmes de coquilles récoltées. (crédits photos J à L, N, O et Q : Lucimeire de Souza Lacau).



Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot abandonnées sur la communauté de fourmis

Tableau A3-4. Détails et analyses des récoltes des morphotypes de coquilles pour chaque aire explorée.

Morphotypes de coquilles (12 différents)	Nombre de coquille (%) de chaque type par aire											
	Ilhéus-BA- Première	Ilhéus-BA- Typhlo- meire	Ilhéus- BA- CEPEC Sol	Ilhéus- BA- CEPEC Erythrina	Ilhéus- BA- CEPEC Murraya	Itororó-BA- cacao	Itororó-BA	Buerarema-BA	Barrolândia -BA	Itambé-BA- OO	Itambé-BA- MG	
AB	/	/	/	2 (1,3%)	/	/	/	4 (4,0%)	/	2 (0,5%)	/	
Asp	/	/	/	/	/	/	23 (26,4%)	/	/	/	/	
Bsp	2 (0,5%)	/	/	/	/	/	2 (2,3%)	7 (7,1%)	/	22 (5,5%)	/	
Hspp	29 (7,7%)	20 (17,5%)	5 (12,5%)	75 (47,8%)	9 (17,6%)	19 (25,7%)	26 (29,9%)	18 (18,2%)	3 (8,1%)	1 (0,3%)	1 (1%)	
Lspp. (LC et LS)	/	/	2 (5,0%) a	22 (14,0%) a	22 (43,1%) b	/	8 (9,2%) c	10 (10,1%) c	/	1 (0,3%) c	/	a- que des coquilles LC / b- 20 (39,2%) LC et 2 (3,9%) LS / c- LS et Lsp mais pas de LC
Msp	15 (4,0%) d	3 (2,6%) d	/	/	/	/	2 (2,3%) d	3 (3,0%) d	/	6 (1,5%) e	/	d- <i>Myrinaba erythrosoma</i> / e- <i>Myrinaba</i> sp. cf. <i>cuspidens</i>
MG	83 (22,0%) - dont 25 (6,6%) MGJ	25 (22,0%) - dont 2 (1,8%) MGJ	/	2 (1,3%)	3 (5,9%)	48 (64,9%) - dont 1 (1,4%) MGJ	13 (14,9%) - dont 1 (1,1%) MGJ	33 (33,3%) - dont 5 (5,1%) MGJ	/	12 (3,0%) - dont 1 (0,3%) MGJ	91 (93,8%) - dont 12 (12,4%) MGJ	
NC&OO	14 (3,7%)	1 (0,9%)	/	/	/	2 (2,7%)	2 (2,3%)	/	19 (51,4%)	334 (84,1%)	5 (5,2%)	
OS	101 (26,7%)	42 (36,8%)	10 (25,0%)	19 (12,1%)	4 (7,8%)	/	1 (1,1%)	13 (13,1%)	/	/	/	
P&Sspp	6 (1,6%)	4 (3,5%)	/	/	/	/	/	3 (3,0%)	12 (32,4%)	/	/	
Rspp	57 (15,1%)	1 (0,9%)	/	1 (0,6%)	1 (2,0%)	/	6 (6,9%)	/	3 (8,1%)	/	/	
S&Rspp	71 (18,8%)	18 (15,8)	23 (57,5%)	36 (22,9%)	12 (23,5%)	5 (6,8%)	4 (4,6%)	8 (8,1%)	/	19 (4,8%)	/	Nombre total de coquilles récoltées
Nombre total de coquilles récoltées dans chaque aire	378	114	40	157	51	74	87	99	37	397	97	1531
Nombre de morphotypes de coquilles	9	8	4	7	6	4	10	9	4	8	3	
Indice de Shannon	1,83	1,59	1,07	1,37	1,45	0,91	1,85	1,91	1,12	0,68	0,26	
Dominance de Simpson	0,19	0,24	0,41	0,32	0,28	0,49	0,20	0,19	0,38	0,71	0,88	
Indice de Sorensen	0,94		0,73		0,57		0,55					
Indice de Morisita-Horn	0,90		0,63		0,51							



Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot abandonnées sur la communauté de fourmis

Tableau A3-5. Détails sur les morphotypes de coquilles récoltés : taille moyenne, occupation des classes de volumes, d'aires d'ouverture et de remplissage, et pourcentage d'occupation de chaque morphotype par des fourmis.

Morphotypes	Taille moyenne (cm)	Ecart type	Classes															Nombre total de coquilles récoltées	Nombre de coquilles habitées par des fourmis	Pourcentage de chaque morphotype	Pourcentage de coquille avec fourmis pour chaque morphotype
			Volumes					Aires d'ouverture							Remplissage						
			1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3				
Hspp	1,05	0,11	206	0	0	0	0	206	0	0	0	0	0	0	180	8	18	206	11	13,5	5,3
Asp	1,82	0,47	21	2	0	0	0	17	6	0	0	0	0	0	21	1	1	23	2	1,5	8,7
Lspp. (LC et LS)	2,12	0,35	65	0	0	0	0	65	0	0	0	0	0	0	59	5	1	65	21	4,2	32,3
S&Rspp	2,19	0,72	62	117	16	1	0	102	57	34	2	1	0	0	129	41	26	196	42	12,8	21,4
Bsp	2,98	0,25	31	2	0	0	0	33	0	0	0	0	0	0	23	3	7	33	7	2,2	21,2
P&Sspp	3,21	0,94	1	13	4	7	0	1	8	3	6	2	2	3	14	9	2	25	6	1,6	24,0
Rspp	3,26	0,89	3	59	7	0	0	2	7	3	37	18	0	2	32	23	14	69	13	4,5	18,8
OS	3,94	0,25	2	187	1	0	0	2	187	1	0	0	0	0	58	57	75	190	62	12,4	32,6
NC&OO	4,02	1,50	317	60	0	0	0	347	16	1	13	0	0	0	241	114	22	377	85	24,6	22,5
AB	4,54	0,35	0	0	8	0	0	0	0	4	4	0	0	0	2	4	2	8	3	0,5	37,5
Msp	5,63	0,42	1	0	0	20	8	1	0	0	1	11	8	8	7	12	10	29	7	1,9	24,1
MGs	9,08	2,35	0	2	4	6	298	1	0	0	0	0	3	306	85	133	92	310	82	20,2	26,5
Total			709	442	40	34	306	777	281	46	63	32	13	319	851	410	270	1531	341	Moyenne	22,9
																				Ecart type	9,3

Tableau A3-5bis. Détails sur les morphotypes de coquilles récoltés : taille moyenne, occupation des classes de volumes, d'aires d'ouverture et de remplissage, et pourcentage d'occupation de chaque morphotype par des fourmis.

Morphotypes	Morphotypes détaillés	Taille moyenne (cm)	Ecart type	Classes															Nombre total de coquilles récoltées	Nombre de coquilles habitées par des fourmis
				Volumes					Aires d'ouverture							Remplissage				
				1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3		
MGs	MGI	7,91	0,40	0	0	0	0	90	0	0	0	0	0	0	90	15	53	22	90	24
	MGIJ	4,94	1,16	0	1	1	2	9	0	0	0	0	0	2	11	1	8	4	13	1
	MG	10,83	1,08	0	0	0	0	173	0	0	0	0	0	0	173	56	61	56	173	46
	MGJ	5,32	1,22	0	1	3	4	26	1	0	0	0	0	1	32	13	11	10	34	11
NC&OO	NC&OO-B	8,23	2,63	3	16	0	0	0	4	1	1	13	0	0	0	6	8	5	19	7
Msp	MC	6,04	0,22	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	5	1	2	2	5	0
	MCJ	2,20	/	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
	ME	5,40	0,40	0	0	0	20	3	0	0	0	1	11	8	3	6	9	8	23	7
Lspp. (LC et LS)	LC	2,05	0,32	44	0	0	0	0	44	0	0	0	0	0	0	41	3	0	44	17
	LS	2,29	0,37	21	0	0	0	0	21	0	0	0	0	0	0	18	2	1	21	4



Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot abandonnées sur la communauté de fourmis

Tableau A3-6. Classe de volumes et d'aires d'ouverture correspondantes aux différentes tailles des morphotypes récoltés.

Morphotypes	Longueur de la coquille (mm)	Code du volume	Code de l'ouverture
Asp	15	1	1
	21	1	2
	23	2	2
	25	2	2
AB	41	3	3
	47	3	4
	48	3-4	4
Bsp	30	1	1
	37	2	1
	40	2	1
Hspp	<10	1	1
	=10	1	1
	>10	1	1
LC	14	1	1
	25	1	1
LS	18	1	1
	24	1	1
MG	90	5	7
	100	5	7
	110	5	7
	120	5	7
MGJ	25	1	4
	26	2	5
	29	2	6
	31	2	7
	35	2	7
	36	3	7
	40	4	7
	44	5	7
MGI et MGJ	25	2	6
	34	3	7
	39	4	7
	44	5	7

ME	52	4	6
	55	4	6
	57	4	7
	58	4	7
	59	5	7
NC&OO	40	1	1
	50	2	1
	55	2	2
	70	2	2
	82	2	3
	100	2	3
OS	110	2	4
	33	2	2
P&Sspp	42	2	2
	25	2	2
	30	2	3
	35	3	4
	40	4	5
	45	4	6
Rspp	50	5	7
	18	1	2
	20	1	3
	21	2	3
	33	3	4
	38	3	5
S&Rspp	47	3	6
	49	4	6
	17	1	1
	18	2	1
	20	2	2
	30	2	3
	32	2	3

Tableau A3-7. Détails et analyses des récoltes des morphotypes de coquilles pour les aires cabruca (Ilhéus-BA-Première et Ilhéus-BA-Typhlo-meire) et erythrina (Ilhéus-BA-CEPEC Sol et Ilhéus-BA-CEPEC Erythrina)

Morphotypes	Cabruca	Erythrina
AB	0	2
Bsp	2	0
Hspp	49	80
Lspp. (LC et LS)	0	24
ME	18	0
MG&MGJ	108	2
NC&OO	15	0
OS	143	29
P&Sspp	10	0
Rspp	58	1
S&Rspp	89	59
Nombre total de coquilles	492	197
Nombre de morphotypes de coquilles	9	7
Indice de Shannon	1,81	1,39



3.1. Caractéristiques des coquilles d'escargot

3.1.1. Les coquilles de Neritimorpha

Les espèces du genre *Helicina* Lamarck (Hspp) récoltées possèdent des coquilles sub-globuleuses, généralement d'1 cm de long avec très peu de variation (tableau A3-5), ce sont les plus petites coquilles récoltées, et avec une ouverture ellipsoïdale presque ronde de grande taille par rapport à celle de la coquille (fig. A3-2A). Le péristome est assez épais et solide, mais il est parfois fin et fragile. Le volume et l'aire de l'ouverture ne dépassent pas la classe 1 (tableau A3-5 et A3-6). La plupart des coquilles sont vides de toute matière (tableau A3-5). Certaines ont encore leur opercule. Ce sont des coquilles solides pour leur taille. Le genre *Helicina* Lamarck a été récolté dans toutes les aires (tableau A3-4), mais plusieurs espèces sont sans doute représentées, *Helicina variabilis* Wagner étant sans doute l'espèce dominante.

3.1.2. Les coquilles de Caenogastropoda

Aperostoma sp. (cf. *blanchetiana*) (Asp) a une coquille assez solide de forme hélicoïdale plutôt plane dont les spires vont en diminuant considérablement de l'ouverture à l'apex (fig. A3-2F). L'ouverture est ellipsoïdale presque ronde avec un fin péristome peu solide et ce genre possède aussi un opercule. Ce sont des coquilles assez solides et relativement petites (tableau A3-5), atteignant 2,5 cm pour la plus grande récoltée. Le volume et l'aire de l'ouverture ne dépassent pas la classe 2 (tableau A3-5 et A3-6). La quasi-totalité des coquilles est vide de toute matière (tableau A3-5). Cette espèce n'a été récoltée que dans l'aire Itororó-BA dans un fragment de forêt tropicale humide (Forêt Atlantique). Elle représente le quart des coquilles récoltées dans cette aire (tableau A3-4).

3.1.3. Les coquilles de Pulmonata

Auris bilabiata (AB) a une coquille solide conique-ovale, avec une dernière spire très large. Son ouverture est en forme de poire avec un péristome épais, solide et relevé (fig. A3-2L). La taille des coquilles est moyennement grande, atteignant entre 4 et 5 cm (tableau A3-5). Le volume et l'aire de l'ouverture ne dépassent pas la classe 4 (tableau A3-5 et A3-6). Les coquilles peuvent être vides, à moitié remplies ou remplies de matières (tableau A3-5). Cette espèce n'est jamais très fréquente quand elle est présente (tableau A3-4).

Les espèces du genre *Leiostracus* Albers (Lspp) ont une coquille peu solide, conique allongée avec une ouverture ellipsoïdale et un péristome fin et fragile (fig. A3-2B et A3-1C). La coquille est de petite taille, entre 1,5 et 2,5 cm et le volume et l'aire de l'ouverture ne dépassent pas la classe 1 (tableau A3-5, A3-5bis et A3-6). Les coquilles sont le plus souvent vides de toute matière (tableau A3-5). Les espèces *Leiostracus subtuzonatus* Pilsbry (LS) et



Leiostracus coxiranus Potiez & Michaud (LC) ont clairement été identifiées, mais les espèces *Leiostracus onager* Beck, *Leiostracus vimineus* Moricand et *Leiostracus cinnamomeolineatus* Moricand, également présentes dans l'état de Bahia et dans les cacaoyères pour la première (Silva 1985), ont certainement été confondues, à cause de la dégradation des motifs sur les coquilles, avec *L. subtuzonatus*. *L. subtuzonatus* a été principalement récoltée en forêt (Itororó-BA, Buerarema-BA et Itambé-BA-OO) contrairement à *L. coxiranus* qui n'a été trouvée qu'en cacaoyères (Ilhéus-BA-CEPEC *Erythrina* et Ilhéus-BA-CEPEC Sol) et en particulier sous les arbres du genre *Murraya* Koenig (Ilhéus-BA-CEPEC *Murraya*) (tableau A3-4).

Les *Otostomus* spp. (OS) possèdent une coquille solide sub-ovale avec la dernière spire très large. L'ouverture est ellipsoïdale très allongée (étroite) et le péristome est épais, relevé et proéminent (fig. A3-2K). La coquille fait généralement 4 cm de longueur et toutes celles collectées ont un volume et une aire d'ouverture de classe 2 (tableau A3-5 et A3-6). Il y a un bon équilibre entre les coquilles vides, à moitié et complètement remplies de matières, avec un peu plus de coquilles dans la dernière classe (tableau A3-5). Ce morphotype est bien présent dans la région d'Itabuna en forêt et en cacaoyère (Ilhéus-BA-première, Ilhéus-BA-Typhlo-meire, Ilhéus-BA-CEPEC Sol, Ilhéus-BA-CEPEC et Buerarema-BA), alors qu'elle est peu fréquente dans la région d'Itororó (Itororó-BA) et elle n'a jamais été trouvée dans les forêts dont la partie superficielle du sol est sableuse (Barrolândia-BA, Itambé-BA-OO et Itambé-BA-MG) (tableau A3-4). *Otostomus signatus* Spix et *Otostomus vittatus* Spix sont les deux espèces qui ont été identifiées pour ce genre.

Les *Rhinus* spp. (Rsp) ont une coquille assez fragile, conique-ovale avec un péristome fin ou légèrement relevé (fig. A3-2H). L'ouverture est grande et ellipsoïdale. La taille des coquilles varie de moins de 2 cm à 5 cm, et le volume et l'aire de l'ouverture rentrent respectivement dans les classes 1 à 4 et 2 à 6 (tableau A3-5 et A3-6). Il y a un bon équilibre entre les coquilles vides, à moitié et complètement remplies de matières avec un peu plus de coquilles dans la première classe (tableau A3-5). Ce morphotype n'a été trouvé en grand nombre qu'à Ilhéus-BA-première (tableau A3-4).

Les espèces du morphotype *Burrintonia* spp., *Cyclodontina* spp. et *Odontostomus* spp. (Bsp) qui ont été collectées possèdent une coquille assez fragile, conique allongée dont le péristome est denté réduisant l'aire de l'ouverture qui est ellipsoïdale allongée et donc déjà étroite (fig. A3-2I). Les coquilles trouvées font entre 3 et 4 cm, le volume ne dépasse pas la classe 2 et la classe de l'aire de l'ouverture est toujours 1 (tableau A3-5 et A3-6). Le nombre



de coquilles vides de matières est le plus important (tableau A3-5). Ce morphotype n'est pas très fréquent lorsqu'elle est présente, sauf à Itambé-BA-OO où elle est la deuxième coquille la plus récoltée (tableau A3-4). Une espèce proche d'*Odontostomus zonatus* Moricand a été récoltée dans l'aire Itambé-BA-OO et dans les autres aires où le morphotype Bsp a été rencontré, il s'agissait de *Cyclodontina exesa* Spix (= *Odontostomus exesus* = *Burringtonia exesa*).

Psadara spp. et *Solaropsis* spp. (P&Sspp) ont une coquille assez fragile, héliciforme plane avec un péristome fin ou légèrement relevé (fig. A3-2G). L'ouverture est grande et ellipsoïdale. La taille des coquilles est généralement comprise entre 2,5 et 5 cm pour des classes de volumes et d'aires de l'ouverture respectivement de 2 à 5 et de 2 à 7 (tableau A3-5 et A3-6). La limite basse des plus grandes classes (>15 ml et >300 mm²) n'est toutefois pas dépassée de beaucoup, les coquilles de 5 cm ont un volume d'environ 19 ml et une aire de l'ouverture de 350 mm². Il y a un peu plus de coquilles vides de toute matière que des deux autres classes de remplissage (tableau A3-5). Ce morphotype n'a été récolté que dans trois aires, mais à Barrolândia-BA il est le deuxième le plus collecté (tableau A3-4).

Streptaxis spp. et *Rectartemon* spp. (S&R spp) possèdent une coquille assez solide, héliciformes, héliciforme plane ou conique-héliciformes avec un péristome fin ou légèrement relevé (fig. A3-2D et A3-2E). L'ouverture est ellipsoïdale, presque ronde. La plupart des coquilles font environ 2 cm pour des classes 2 de volumes et d'aires de l'ouverture (tableau A3-5 et A3-6). Les coquilles vides sont les plus nombreuses mais les deux autres classes sont aussi assez représentées (tableau A3-5). Certaines coquilles coniques-héliciformes peuvent toutefois atteindre 3 cm de longueur et appartenir aux classes 3 de volumes et d'aires de l'ouverture. C'est un morphotype bien représenté dans toutes les aires où il est présent, il n'est absent que de Barrolândia-BA et de Itambé-BA-MG (tableau A3-4).

Les *Megalobulimus* spp. (MG) ont une coquille très solide, conique-ovale avec une grande ouverture presque ellipsoïdale et un péristome épais et relevé lorsque l'animal est mature (fig. A3-2O à A3-2Q). C'est de loin le plus gros escargot de la région. Hormis pour les deux aires d'Itambé, la taille des adultes récoltés est comprise entre 9 et 13 cm et le volume et l'aire d'ouverture sont donc toujours dans les classes maximales, respectivement 5 et 7 (tableau A3-5, A3-5bis et A3-6). Contrairement aux morphotypes P&Sspp et ME dont les plus grandes coquilles atteignent aussi ces classes maximales, le volume et l'aire d'ouverture des coquilles de MG de plus de 10 cm dépassent les 140 ml et les 1300 mm² et peuvent aller jusqu'à plus de 230 ml et quasiment 2000 mm² et sont donc bien plus grands que la limite



basse des plus grandes classes (>15 ml et >300 mm²). C'est le seul morphotype à avoir des valeurs aussi grandes. Il y a quasiment autant de coquilles vides que remplies de matières et ce sont les coquilles à moitié remplies les plus nombreuses (tableau A3-5). A Itambé-BA-OO et à Itambé-BA-MG les coquilles de *Megalobulimus* sp. (MGI) sont quasiment un tiers plus petites que dans les autres aires : $8,5 \pm 0,1$ pour les 10 plus grosses coquilles d'Itambé-BA (fig. A3-2O) contre $12,6 \pm 0,4$ pour les 10 plus gros *Megalobulimus* sp. (MG) de Buerarema-BA. A Itambé-BA le péristome des coquilles supérieures à 7 cm est épais et relevé indiquant que le mollusque avait atteint sa maturité avant de mourir. La coquille de ces adultes appartient aux classes maximales 5 et 7 de volumes et d'aires de l'ouverture (tableau A3-6). La taille plus petite des individus d'Itambé-BA peut résulter du fait que c'est une espèce différente de celles rencontrées dans les autres aires, ou que c'est une adaptation au milieu plus aride comme cela a déjà été démontré chez d'autres escargots (Goodfriend 1986). De nombreuses coquilles de juvéniles de *Megalobulimus* sp. (MGJ et MGII) (fig. A3-2P) ont aussi été récoltées. Pour certaines analyses, elles ont été différenciées des adultes (MG et MGI) parce que leur forme est plus globuleuse et leur coquille est plus fine et fragile avec un péristome fin et non relevé. Les classes maximales de volumes et d'aires de l'ouverture sont atteintes pour toute coquille de *Megalobulimus* de plus de 4,4 cm de longueur (tableau A3-6). Les coquilles du genre *Megalobulimus* Miller récoltées dans cette étude appartiennent sans doute à plusieurs espèces, dont *Megalobulimus gummatum* Hidalgo et *Megalobulimus valenciennesii* Pfeiffer, cette dernière espèce étant déjà connue dans les cacaoyères de l'état de Bahia (Silva 1985). Les coquilles de *Megalobulimus* spp. n'ont pas été récoltées dans l'aire Ilhéus-BA-CEPEC Sol, mais elles sont présentes dans les deux aires proches, par contre il semble bien que ce genre soit totalement absent à Barrolândia-BA (tableau A3-4).

Mirinaba erythrosoma (ME) possède une coquille solide conique-ovale assez allongée avec une grande ouverture presque ellipsoïdale dont le péristome est épais et relevé (fig. A3-2N). La coquille est de taille supérieure à celle d'*Otostomus signatus*, le plus souvent entre 5 et 6 cm avec des classes de volumes et d'aires de l'ouverture respectivement comprises entre 4-5 et 6-7 (tableau A3-5, A3-5bis et A3-6). La limite basse des plus grandes classes (>15 ml et >300 mm²) n'est toutefois pas dépassée de beaucoup, les coquilles de 6 cm ont un volume d'environ 16 ml et une aire de l'ouverture de 340 mm². Il y a quasiment autant de coquilles de *M. erythrosoma* dans chaque classe de remplissage (tableau A3-5). Cette espèce n'est pas très fréquente lorsqu'elle est présente (tableau A3-4) et il n'est pas exclu que des coquilles de *Strophocheilus pudicus* Müller aient été prises pour une de *Mirinaba erythrosoma*, elles sont



morphologiquement très proches. *Mirinaba* sp. (cf. *cuspidens*) (MC) (fig. A3-2M) a une coquille conique-ovale mais plus allongée que celle de *M. erythrosoma*. Le volume et l'aire de l'ouverture n'ont pas pu être définis à partir d'une série de coquilles de différentes tailles, mais la morphologie de la coquille étant quasiment similaire à celle de *M. erythrosoma*, la correspondance a été faite. Cette espèce a seulement été trouvée à Itambé-BA-OO où aucune coquille de *M. erythrosoma* n'a été récoltée (tableau A3-4).

Neobeliscus calcareus et *Obeliscus obeliscus* (NC&OO) ont une coquille assez solide conique très allongée avec une petite ouverture ellipsoïdale dont le péristome est fin et non relevé (fig. A3-2J). Les coquilles de moins de 4 cm ont des classes de volumes et d'aires de l'ouverture de 1, les tailles supérieures de coquilles ont des classes de 2, mais à partir de 8 cm et 11 cm, la classe d'aires de l'ouverture augmente à 3 puis 4 (tableau A3-5, A3-5bis et A3-6). Les coquilles vides sont les plus nombreuses, contrairement à celles qui sont pleines (tableau A3-5). Ces espèces morphologiquement proches n'ont pas été séparées. Elles semblent préférer les milieux sableux puisqu'elles ne sont fréquentes que dans les aires Barrolândia-BA et Itambé-BA-OO dont la partie superficielle du sol est sableuse (tableau A3-4). D'autres facteurs doivent toutefois influencer puisque peu de coquilles de ce morphotype ont été trouvées dans l'aire Itambé-BA-MG qui a beaucoup de caractéristiques en commun avec celle d'Itambé-BA-OO. Le morphotype MG est dominant dans l'aire Itambé-BA-MG et les espèces de ce morphotype ont peut-être des interactions négatives avec celles du morphotype NC&OO. Dans l'aire Barrolândia-BA où aucune espèce de *Megalobulimus* n'est présente, les *Neobeliscus calcareus* et les *Obeliscus obeliscus* (NC&OO-B) représentent le morphotype le plus abondant et leurs coquilles sont de grande taille et presque deux fois plus grandes que celles collectées dans les autres aires comme Itambé-BA : $8,2 \text{ cm} \pm 2,6 \text{ cm}$ contre $5,8 \text{ cm} \pm 0,5 \text{ cm}$ pour les 19 coquilles de Barrolândia-BA et les 19 plus grandes coquilles d'Itambé-BA (tableau A3-5 et A3-5bis).

Les morphotypes de macro-gastéropodes récoltés diffèrent par la forme, d'hélicoïdale à conique-ovale, le volume, de moins d'1 ml à plus de 15 ml, et la dureté de la coquille et par la taille, de moins de 50 mm^2 à plus de 300 mm^2 , et la forme de son ouverture, ellipsoïdale presque ronde, allongée ou en forme de poire. Les coquilles de plusieurs morphotypes ont une certaine variation de taille et de volume alors que pour d'autres, les coquilles récoltées ont des mesures très similaires et il s'agit sans doute des coquilles des individus adultes d'une même espèce. Les coquilles des différents morphotypes ne se remplissent pas de matières de la même manière ; certains ont plus



de coquilles vides alors que d'autres ont plus de coquilles à moitié ou complètement remplies, ou il peut y avoir un certain équilibre entre les trois classes de remplissage. Les différents macro-gastéropodes présents dans les aires de récolte offrent donc une certaine diversité de coquilles en termes de forme, de volume, de structure et de remplissage. Contrairement aux espèces de Pulmonata, celles de Neritimorpha et de Caenogastropoda possèdent un opercule qui sert à boucher l'entrée de la coquille.

3.2. Diversité des morphotypes de coquilles et comparaison des aires de récolte

3.2.1. Morphotypes

Chaque aire a sa propre composition en qualité et en quantité de morphotypes (tableau A3-4 et fig. A3-3⁹⁷). Les aires Itambé-BA-OO et Itambé-BA-MG sont différentes des autres aires pour avoir surtout un seul type de coquilles, elles sont dominées respectivement par les morphotypes NC&OO et MG qui représentent plus de 80% des coquilles récoltées (tableau A3-4 et fig. A3-3). Leur indice de dominance de Simpson est donc élevé, proche de 1, et elles ont un indice de Shannon faible (tableau A3-4). Notamment, à même nombre de morphotypes, l'aire Ilhéus-BA-Typhlo-meire possède un indice de Shannon plus élevé que celui d'Itambé-BA-OO (tableau A3-4).

Les aires Ilhéus-BA-CEPEC Sol, Ilhéus-BA-CEPEC Erythrina, Ilhéus-BA-CEPEC Murraya, Barrolândia-BA et Itororó-BA-cacao ont deux morphotypes prédominants, dont l'un peut représenter la moitié des coquilles collectées et l'autre le quart. Leur indice de dominance de Simpson est supérieur à 0,25 et celui de Shannon est intermédiaire (tableau A3-4). Barrolândia-BA est la seule aire avec une prédominance de P&S spp.

Les aires Ilhéus-BA-Première, Ilhéus-BA-Typhlo-meire, Itororó-BA et Buerarema-BA sont les plus homogènes, aucun des morphotypes ne domine vraiment. Leur indice de dominance de Simpson est inférieur à 0,25 et celui de Shannon est l'un des plus élevés (tableau A3-4), qui s'explique aussi par le fait qu'elles ont déjà un nombre de morphotypes supérieur à celui de la plupart des autres aires (si deux localités ont le même nombre d'espèces par unité de surface, celle avec le moins de dominance d'une de ces espèces aura un indice de Shannon plus élevé et sera donc considérée plus diverse).

Excepté Barrolândia-BA (forêt) et Itororó-BA-Cacao (cacaoyère cabruca), les aires de forêts tropicales humides et de cacaoyères cabruca abritent plus de morphotypes, donc

⁹⁷ Les figures A3-3, A3-4, A3-5 et A3-8 ont été placées après les références bibliographiques, à la fin de cette annexe.



potentiellement plus d'espèces de macro-gastéropodes, que celles de cacaoyères « derruba total » à ombrage d'*Erythrina* : de huit à dix morphotypes contre quatre à sept. Pour ne comparer que des localités de récoltes proches, les deux cabrucas Ilhéus-BA-première et Ilhéus-BA-Typhlo-meire avec neuf et huit morphotypes en possèdent plus que les deux cacaoyères « derruba total » à ombrage d'*Erythrina* Ilhéus-BA-CEPEC *Erythrina* et Ilhéus-BA-CEPEC Sol qui ne sont distantes que de 1-2 km et ont sept et quatre morphotypes. Les deux aires de cabruca sont très similaires, tant pour la composition en morphotypes (indice de Sorensen = 0,94) que pour la diversité et l'abondance de chacun d'eux (indice de Morisita-Horn = 0,90) (tableau A3-4). Les deux aires de cacaoyères « derruba total » à ombrage d'*Erythrina* sont un peu moins similaires (indice de Sorensen = 0,73 et indice de Morisita-Horn = 0,63) (tableau A3-4). Lorsque les deux cabrucas, séparées seulement de 200 m, sont associées (« cabruca ») elles sont plus homogènes que les deux cacaoyères « derruba total » à ombrage d'*Erythrina* prises ensemble (« *Erythrina* »), avec un indice de dominance de Simpson et un indice de Shannon de 0,19 et 1,81 contre 0,29 et 1,39 (tableau A3-7). La cabruca possède toutefois neuf morphotypes contre sept pour l'aire *Erythrina*. La similarité entre ces deux aires est moyenne tant pour la composition en morphotypes (indice de Sorensen = 0,62) que pour la diversité et l'abondance de ces morphotypes (indice de Morisita-Horn = 0,58) (tableau A3-7).

Itambé-BA-OO a sept morphotypes et une prédominance de NC&OO alors qu'à 2,5 km au sud-sud-est, Itambé-BA-MG qui se trouve sur la même chaîne montagneuse mais sur un autre versant, le versant sud contre celui nord-est, ne possède que quatre morphotypes dont une grande majorité de MG. Ces deux aires sont moyennement similaires en terme de composition en morphotypes (indice de Sorensen = 0,55) et ne le sont pas du tout en terme de diversité et d'abondance de ces morphotypes (indice de Morisita-Horn = 0,09) (tableau A3-4).

Quant à Itororó-BA, une forêt de montagne sur le versant exposé au sud-est et Itororó-BA-Cacao, une cacaoyère cabruca sur le versant de la montagne opposée, exposée au nord-ouest, elles ne sont séparées que par une vallée de 2 km de large, mais la première localité possède 11 morphotypes contre cinq pour la seconde. Ces deux aires sont moyennement similaires en terme de composition en morphotypes (indice de Sorensen = 0,57) et d'abondance de ces morphotypes (indice de Morisita-Horn = 0,51) (tableau A3-4).

Chaque aire a sa propre composition en qualité et en quantité de morphotypes. Certaines aires sont dominées par un ou deux morphotypes alors que d'autres sont plus diverses. C'est le cas entre les cacaoyères de type « derruba total » à ombrage



d'*Erythrina* et les cacaoyères cabrucas. La composition en macro-gastéropodes dépend de nombreux facteurs et peut être ainsi différente entre des aires de forêts d'une même chaîne de montagne mais sur des versants différents.

3.2.2. Volumes

Les classes de volumes 1 (<1 ml), 2 (1-5 ml) et 5 (>15 ml) sont les plus représentées alors qu'il y a un déficit des classes 3 (5,1-10 ml) et 4 (10,1-15 ml) et certaines aires n'ont aucune coquille de ces classes (fig. A3-4⁹⁸ - tableau A3-8). Dans six aires sur 11 les classes 1,2 et 5 dominent (tableau A3-8). Les aires de cacaoyères « derruba total » à ombrage d'*Erythrina* ne présentent quasiment que des coquilles de volumes de classe 1 et 2 et ont un faible indice de Shannon, alors que les cacaoyères cabrucas ont une plus grande diversité de coquilles de classes de volumes différentes et leur indice de Shannon est l'un des plus élevé (tableau A3-8). Les classes de volumes 3 et 4 sont mieux représentées à Barrolândia-BA que dans les autres aires (tableau A3-8), grâce aux coquilles d'assez grandes tailles du morphotype P&Ssp qui y ont été trouvées nombreuses et qui rentrent dans ces classes (tableau A3-4). Les aires Itambé-BA-OO et Itambé-BA-MG, qui ont l'indice de Shannon le plus faible (tableau A3-8), sont opposées : la première est constituée de coquilles de classe de volumes 1, contre de classe 5 pour la deuxième (fig. A3-4 - tableau A3-8). L'aire Buerarema-BA est l'aire la plus homogène, même si les classes 3 et 4 sont toujours sous-représentées, le nombre de coquilles est assez bien réparti entre les trois classes restantes et l'indice de Shannon de cette aire est le plus élevé et celui de dominance de Simpson le plus faible (tableau A3-8).

Dix morphotypes différents ont des coquilles rentrant dans la classe 1, mais les morphotypes Hsp, Asp, Lsp, Bsp et NC&OO y contribuent le plus ; huit pour la classe 2 avec notamment S&Rsp, P&Ssp, Rsp, OS et NC&OO ; six pour la classe 3 avec notamment S&Rsp, Rsp, AB et dans une moindre mesure P&Ssp et MG ; quatre pour la classe 4 avec notamment P&Ssp, Msp et MG ; et deux pour la classe 5 avec Msp et MG (tableau A3-5bis). Si la classe 1 est la plus représentée en nombre de morphotypes, elle l'est aussi en nombre de coquilles récoltées. La classe 5 n'a que deux morphotypes mais représente tout de même presque 20% des coquilles récoltées. Les morphotypes S&Rsp, P&Ssp, Rsp et MG (juvéniles et adultes) se différencient des autres en occupant trois ou quatre classes dont les classes 3 et 4 sous-représentées.

⁹⁸ Les figures A3-3, A3-4, A3-5 et A3-8 ont été placées après les références bibliographiques, à la fin de cette annexe.



Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot abandonnées sur la communauté de fourmis

Tableau A3-8. Nombre (%) de coquilles occupant chaque classe de volumes dans les aires et nombre total (%) de coquilles occupées par des fourmis pour chaque classe.

Classes de volumes	Ilhéus-BA-Première	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	Ilhéus-BA-CEPEC Sol	Ilhéus-BA-CEPEC Erythrina	Ilhéus-BA-CEPEC Murraya	Itororó-BA-cacao	Itororó-BA	Buerarema-BA	Barrolândia-BA	Itambé-BA-OO	Itambé-BA-MG	Total (%) (ensemble des aires)	Nombre (%) de coquilles occupées par des fourmis et nombre d'espèces de fourmis [x]
1	52 (13,8%)	33 (28,9%)	14 (35,0%)	116 (73,9%)	33 (64,7%)	22 (29,7%)	60 (69,0%)	38 (38,4%)	6 (16,2%)	330 (83,1%)	5 (5,2%)	709 (46,3%)	125 (17,6%) [11]
2	212 (56,1%)	49 (43,0%)	26 (65,0%)	36 (22,9%)	15 (29,4%)	4 (5,4%)	7 (8,0%)	21 (21,2%)	22 (59,5%)	48 (12,1%)	2 (2,1%)	442 (28,9%)	114 (25,8%) [16]
3	17 (4,5%)	2 (1,8%)	0 (0,0%)	3 (1,9%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	6 (6,9%)	5 (5,1%)	4 (10,8%)	3 (0,8%)	0 (0,0%)	40 (2,6%)	12 (30,0%) [9]
4	16 (4,2%)	5 (4,4%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	1 (1,1%)	5 (5,1%)	5 (13,5%)	0 (0,0%)	2 (2,1%)	34 (2,2%)	10 (29,4%) [3]
5	81 (21,4%)	25 (21,9%)	0 (0,0%)	2 (1,3%)	3 (5,9%)	48 (64,9%)	13 (14,9%)	30 (30,3%)	0 (0,0%)	16 (4,0%)	88 (90,7%)	306 (20,0%)	80 (26,1%) [23]
Nombre total de coquilles récoltées	378	114	40	157	51	74	87	99	37	397	97	1531	341
Nombre de classes représentées	5	5	2	4	3	3	5	5	4	4	4		
Dominance de Simpson	0,38	0,32	0,55	0,60	0,51	0,51	0,51	0,29	0,41	0,71	0,83		
Indice de Shannon	1,20	1,28	0,65	0,69	0,81	0,80	0,98	1,36	1,12	0,58	0,40		

Tableau A3-9. Nombre (%) de coquilles occupant chaque classe d'aires d'ouverture dans les aires et nombre total (%) de coquilles occupées par des fourmis pour chaque classe.

Classes d'aires d'ouverture	Ilhéus-BA-Première	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	Ilhéus-BA-CEPEC Sol	Ilhéus-BA-CEPEC Erythrina	Ilhéus-BA-CEPEC Murraya	Itororó-BA-cacao	Itororó-BA	Buerarema-BA	Barrolândia-BA	Itambé-BA-OO	Itambé-BA-MG	Total (%) (ensemble des aires)	Nombre (%) de coquilles occupées par des fourmis et nombre d'espèces de fourmis [x]
1	81 (21,4%)	35 (30,7%)	22 (55,0%)	123 (78,3%)	36 (70,6%)	22 (29,7%)	56 (64,4%)	38 (38,4%)	7 (18,9%)	351 (88,4%)	6 (6,2%)	777 (50,8%)	140 (18,0%) [13]
2	116 (30,7%)	43 (37,7%)	18 (45,0%)	29 (18,5%)	11 (21,6%)	3 (4,1%)	10 (11,5%)	20 (20,2%)	4 (10,8%)	27 (6,8%)	0 (0,0%)	281 (18,4%)	80 (28,5%) [15]
3	32 (8,5%)	3 (2,6%)	0 (0,0%)	1 (0,6%)	1 (2,0%)	1 (1,4%)	1 (1,1%)	2 (2,0%)	3 (8,1%)	2 (0,5%)	0 (0,0%)	46 (3,0%)	10 (21,7%) [6]
4	32 (8,5%)	4 (3,5%)	0 (0,0%)	2 (1,3%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	5 (5,7%)	3 (3,0%)	17 (45,9%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	63 (4,1%)	14 (22,2%) [7]
5	28 (7,4%)	4 (3,5%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	32 (2,1%)	11 (34,4%) [6]
6	6 (1,6%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)	1 (1,1%)	2 (2,0%)	2 (5,4%)	1 (0,3%)	1 (1,0%)	13 (0,8%)	3 (23,1%) [2]
7	83 (22,0%)	25 (21,9%)	0 (0,0%)	2 (1,3%)	3 (5,9%)	48 (64,9%)	14 (16,1%)	34 (34,3%)	4 (10,8%)	16 (4,0%)	90 (92,8%)	319 (20,8%)	83 (26,0%) [23]
Nombre total de coquilles récoltées	378	114	40	157	51	74	87	99	37	397	97	1531	341
Nombre de classes représentées	7	6	2	5	4	4	6	6	6	5	3		
Dominance de Simpson	0,21	0,29	0,51	0,65	0,55	0,51	0,46	0,31	0,28	0,79	0,86		
Indice de Shannon	1,70	1,39	0,69	0,65	0,82	0,83	1,09	1,32	1,52	0,46	0,29		



3.2.3. Aire d'ouverture des coquilles

Comme pour le volume des coquilles, certaines classes d'aires d'ouverture prédominent alors que d'autres sont sous-représentées. Les classes 1 (<50 mm²), 2 (50-100 mm²) et 7 (>300 mm²) sont dominantes dans cinq aires, les deux premières classes dans quatre autres et la classe 7 à Itambé-BA-MG (fig. A3-5⁹⁹ - tableau A3-9). Les classes 3 (100,1-150 mm²), 4 (150,1-200 mm²), 5 (200,1-250 mm²) et 6 (250,1-300 mm²) sont sous-représentées.

Il y a toujours opposition entre Itambé-BA-OO et Itambé-BA-MG (fig. A3-4 - tableau A3-9) puisque l'aire d'ouverture est généralement associée au volume de la coquille. Barrolândia-BA se distingue des autres aires pour avoir surtout des coquilles de classe 4 d'aires d'ouverture (fig. A3-5). Les aires de cabruca Ilhéus-BA-Première et Ilhéus-BA-Typhlo-meire, et celle de forêt tropicale humide Buerarema-BA et Barrolândia-BA sont les plus homogènes en termes d'aire d'ouverture des coquilles récoltées ; elles ont les plus forts indices de Shannon et les plus faibles de dominance de Simpson. Contrairement aux aires de forêt Atlantique semi-décidue Itambé-BA-OO et Itambé-BA-MG dont les indices de Shannon sont les plus bas et ceux de dominance de Simpson les plus élevés.

Onze morphotypes différents ont des coquilles rentrant dans la classe 1, mais les morphotypes Hsp, Asp, Lsp, S&Rsp, Bsp et NC&OO y contribuent le plus ; six pour la classe 2 avec notamment S&Rsp, P&Ssp, OS et NC&OO ; six pour la classe 3 avec notamment S&Rsp et AB ; six pour la classe 4 avec notamment P&Ssp, Rsp et NC&OO ; quatre pour la classe 5 avec notamment Rsp et Msp ; trois pour la classe 6 avec notamment Msp ; et quatre pour la classe 7 avec notamment Msp et MG (tableau A3-5bis). La classe 1 est donc la plus représentée en nombre de morphotypes, et elle l'est aussi en nombre de coquilles récoltées. Les morphotypes S&Rsp, P&Ssp, Rsp, NC&OO et Msp se différencient des autres en occupant plus de trois classes dont les classes 3 et 4 sous-représentées.

Les coquilles ont des caractéristiques de volumes et d'aires d'ouverture différentes et la plupart des morphotypes ne rentrent essentiellement que dans une classe ou deux. L'indice de diversité de Shannon des classes de volumes et de celles d'aires d'ouverture des différentes aires sont d'ailleurs positivement corrélés à l'indice de Shannon des morphotypes (coefficient de corrélation de Spearman $r = 0,8545$, $p = 0,0015$ pour les classes de volumes ; $r = 0,6818$, $p = 0,0251$ pour les classes d'aires d'ouverture) (fig. A3-6 et A3-7). Plus la diversité d'une aire en nombre de morphotypes et en abondance de ces morphotypes est grande, plus la diversité en classes de volumes et d'aires d'ouverture

⁹⁹ Les figures A3-3, A3-4, A3-5 et A3-8 ont été placées après les références bibliographiques, à la fin de cette annexe.



est grande. Ainsi, tous les morphotypes ne rentrent pas dans les mêmes classes de volumes ou d'aires d'ouverture, leurs coquilles appartiennent majoritairement à une seule et même classe, et les morphotypes dont le volume ou l'aire d'ouverture des coquilles rentrent dans plusieurs classes ne sont pas les plus fréquents. Les relations de compétition et de prédateur-proie pourraient expliquer le fait que plus une aire peut supporter d'espèces d'escargots, plus celles-ci devraient posséder des caractéristiques différentes pour cohabiter et se partager les niches écologiques disponibles.

Les classes 3 et 4 de volumes et les classes d'aires d'ouverture 3, 4, 5 et 6, même sous-représentées, ont leur raison d'être et ne doivent pas être fusionnées avec la classe inférieure ou supérieure. Certains morphotypes possèdent en effet des coquilles qui ne rentrent quasiment que dans ces classes et d'autres ont un certain nombre de coquilles réparties de manière assez équilibrée dans plusieurs classes dont celles-ci (tableau A3-5).

Figure 3A-6. Indices de Shannon de la diversité en classes de volumes en fonction des indices de Shannon de la diversité en morphotypes des différentes aires (coefficient de corrélation de Spearman $r = 0,8545$, $p = 0,0015$).

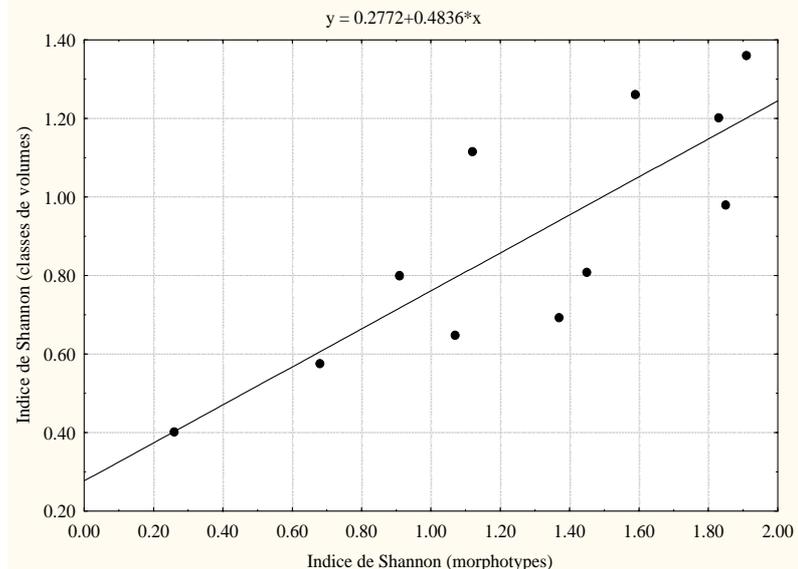
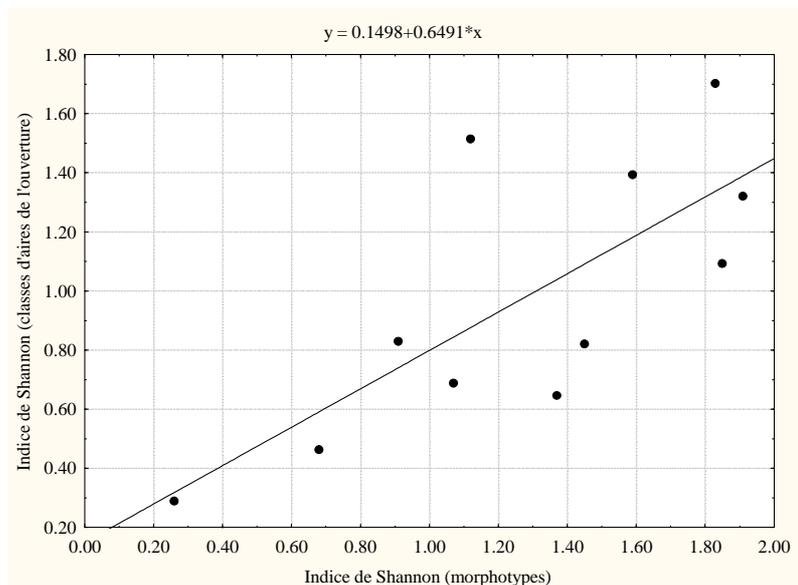


Figure 3A-7. Indices de Shannon de la diversité en classes de volumes en fonction des indices de Shannon de la diversité en morphotypes des différentes aires (coefficient de corrélation de Spearman $r = 0,6818$, $p = 0,0251$).



Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot abandonnées sur la communauté de fourmis

Tableau A3-10. Nombre (%) de coquilles de chaque classe de volumes présentes dans chaque classe de remplissage.

Classes de volumes	Classes de remplissage			Total
	1	2	3	
1	540 (76,2%)	126 (17,8%)	43 (6,1%)	709
2	203 (45,9%)	124 (28,1%)	115 (26,0%)	442
3	16 (40,0%)	13 (32,5%)	11 (27,5%)	40
4	9 (26,5%)	14 (41,2%)	11 (32,4%)	34
5	83 (27,1%)	133 (43,5%)	90 (29,4%)	306
Total	851	410	270	1531

Tableau A3-11. Nombre (%) de coquilles de chaque classe d'aires d'ouverture présentes dans chaque classe de remplissage.

Classes d'aires d'ouverture	Classes de remplissage			Total
	1	2	3	
1	587 (75,5%)	141 (18,1%)	49 (6,3%)	777
2	117 (41,6%)	76 (27,0%)	88 (31,3%)	281
3	16 (34,8%)	16 (34,8%)	14 (30,4%)	46
4	27 (42,9%)	24 (38,1%)	12 (19,0%)	63
5	10 (31,3%)	13 (40,6%)	9 (28,1%)	32
6	6 (46,2%)	2 (15,4%)	5 (38,5%)	13
7	88 (27,6%)	138 (43,3%)	93 (29,2%)	319
Total	851	410	270	1531

Tableau A3-12. Nombre (%) de coquilles occupant chaque classe de remplissage dans les aires et nombre total (%) de coquilles occupées par des fourmis pour chaque classe.

Classes de remplissage	Ilhéus-BA-Première	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	Ilhéus-BA-CEPEC Sol	Ilhéus-BA-CEPEC Erythrina	Ilhéus-BA-CEPEC Murraya	Itororó-BA-cacao	Itororó-BA	Buerarema-BA	Barrolândia-BA	Itambé-BA-OO	Itambé-BA-MG	Total (%) (ensemble des aires)	Nombre (%) de coquilles occupées par des fourmis et nombre d'espèces de fourmis [x]
vide	139 (36,8%)	66 (57,9%)	32 (80,0%)	138 (87,9%)	45 (88,2%)	26 (35,1%)	65 (74,7%)	48 (48,5%)	20 (54,1%)	257 (64,7%)	15 (15,5%)	851 (55,6%)	159 (18,7%) [11]
à moitié remplie	100 (26,5%)	34 (29,8%)	5 (12,5%)	13 (8,3%)	2 (3,9%)	17 (23,0%)	19 (21,8%)	36 (36,4%)	11 (29,7%)	111 (28,0%)	62 (63,9%)	410 (26,8%)	91 (22,2%) [18]
remplie	139 (36,8%)	14 (12,3%)	3 (7,5%)	6 (3,8%)	4 (7,8%)	31 (41,9%)	3 (3,4%)	15 (15,2%)	6 (16,2%)	29 (7,3%)	20 (20,6%)	270 (17,6%)	91 (33,7%) [21]
Nombre total de coquilles récoltées	378	114	40	157	51	74	87	99	37	397	97	1531	341
Nombre de classes représentées	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3		
Dominance de Simpson	0,34	0,44	0,66	0,78	0,79	0,35	0,61	0,39	0,41	0,50	0,48		
Indice de Shannon	1,09	0,93	0,63	0,44	0,44	1,07	0,67	1,01	0,99	0,83	0,90		



3.2.4. Analyse du taux de remplissage des coquilles

Dans la classe de volumes 1 la plupart des coquilles sont vides (tableau A3-10). Pour les classes 2 et 3, les coquilles vides sont aussi en plus grand nombre mais les coquilles à moitié remplies ou pleines sont en nombre toutefois conséquent, c'est assez équilibré (tableau A3-10). Ça l'est aussi pour les classes 4 et 5 où les coquilles à moitié remplies dominent, mais où les coquilles vides ou pleines sont aussi assez nombreuses (tableau A3-10). Les coquilles avec une aire d'ouverture de classe 1 sont aux $\frac{3}{4}$ vides, alors que pour les six autres classes c'est mieux équilibré (tableau A3-11), mais il n'y a pas de grande tendance comme pour les classes de volumes. Des coquilles comme celles des morphotypes Hspp, Asp et Lspp qui rentrent toutes dans les classes de volumes et d'aires d'ouverture 1 et 2, sont le plus souvent vides (tableau A3-5 et A3-5bis). Celles du morphotype Rspp qui sont le plus souvent de classes de volumes 1 et 2 mais dont les classes majoritaires d'aires d'ouverture sont moyennement grandes, classes 4 et 5, ont un nombre conséquent de coquilles à moitié remplies et remplies de matières (tableau A3-5). Les grandes coquilles de MGs de classes de volumes et d'aires d'ouverture maximales, sont très souvent à moitié ou complètement remplies de matières (tableau A3-5 et A3-5bis).

Le taux de remplissage est différent suivant le volume et la taille de l'aire d'ouverture des coquilles, celles de petits volumes et de petite aire d'ouverture ont moins tendance à se remplir de matières que celles ayant un gros volume et une grande ouverture, lesquelles sont plus souvent vides que les autres (tableau A3-10 - Khi-deux de Pearson = 271,5 - dl = 8 - $p < 0,0001$ pour les classes de volumes ; tableau A3-11 - Khi-deux de Pearson = 300,5 - dl=12 - $p < 0,0001$ pour les classes d'aires d'ouverture). Les particules de terre, de sable et d'humus ont une certaine taille et des matières comme des feuilles mortes peuvent aussi boucher temporairement l'entrée des coquilles empêchant leur remplissage. Une coquille avec un gros volume et une grande ouverture est donc sans doute plus facile à remplir et son ouverture plus difficilement obstruable.

Les aires Ilhéus-BA-Typhlo-meire, Ilhéus-BA-CEPEC Sol, Ilhéus-BA-CEPEC Erythrina, Ilhéus-BA-CEPEC Murraya, Itororó-BA, Buerarema-BA, Barrolândia-BA et Itambé-BA-OO sont dominées par les coquilles vides (fig. A3-7¹⁰⁰ - tableau A3-12), notamment parce que les coquilles de petits volumes et de petites aires d'ouverture y sont aussi les plus fréquentes (tableau A3-8 et A3-9). Les aires de cacaoyères « derruba total » à

¹⁰⁰ Les figures A3-3, A3-4, A3-5 et A3-8 ont été placées après les références bibliographiques, à la fin de cette annexe.



ombrage d'*Erythrina* (Ilhéus-BA-CEPEC Sol, Ilhéus-BA-CEPEC *Erythrina* et l'aire Ilhéus-BA-CEPEC *Murraya* sont celles avec le plus faible indice de Shannon et le plus fort indice de dominance de Simpson (tableau A3-12). Les aires Ilhéus-BA-Typhlo-meire, Buerarema-BA, Barrolândia-BA et Itambé-BA-OO sont composées en majorité de coquilles vides, mais aussi d'une bonne partie de coquilles à moitié remplies et les indices de Shannon et de dominance de Simpson sont respectivement plus et moins élevés que ceux des aires précédemment citées (tableau A3-12). Le taux de coquilles des classes de volumes 3 à 5 et d'aires d'ouverture 3 à 7 y sont aussi généralement plus grands (tableau A3-8 et A3-9). Itambé-BA-OO est toutefois une exception dans ce groupe puisque ces types de coquille n'y ont pas un fort taux alors que celles de volumes et d'aires d'ouverture de classe 1 représentent plus de 80% des coquilles collectées (tableau A3-8 et A3-9). La présence d'un nombre conséquent de coquilles à moitié remplies dans cette aire peut s'expliquer par la composition sableuse de la partie superficielle du sol. Le sable rentre sans doute plus facilement dans les coquilles que la terre ou l'humus. A Itororó-BA même s'il y a un certain nombre de coquilles des classes de volumes 3 à 5 et d'aires d'ouverture 3 à 7 (tableau A3-8 et A3-9), le nombre de coquilles remplies de matières est faible (fig. A3-7 - tableau A3-12), les principaux morphotypes de cette aire, Asp et Hsp ne sont pas ceux dont les coquilles se remplissent le mieux (tableau A3-5). Dans l'aire Ilhéus-BA-Première les coquilles vides et celles remplies de matières sont en nombres égaux, son indice de Shannon des classes de remplissage est d'ailleurs le plus élevé et son indice de dominance de Simpson est le plus faible puisqu'il y a aussi un certain nombre de coquilles à moitié remplies (fig. A3-7 - tableau A3-12). Itambé-BA-MG et Itororó-BA-Cacao sont dominées par les coquilles de classes maximales de volumes et d'aires d'ouverture (tableau A3-8 et A3-9) et sont les seules aires où respectivement les coquilles à moitié remplies ou remplies sont les plus fréquentes et où les coquilles remplies de matières sont plus nombreuses que les vides, contrairement à toutes les autres aires (fig. A3-7 - tableau A3-12). Mais pour Itororó-BA-Cacao le remplissage des coquilles est assez homogène, son indice de Shannon est élevé et celui de dominance de Simpson est l'un des plus faibles (tableau A3-12). Tandis qu'Itambé-BA-MG est la seule aire avec une plus grande fréquence de coquilles à moitié remplies, ces indices de Shannon et de dominance de Simpson sont intermédiaires par rapports aux autres aires (tableau A3-12). Le morphotype MG y est dominant et comme pour Itambé-BA-OO, la partie superficielle du sol est sableuse et le sable semble visiblement mieux pénétrer dans les coquilles que la terre et l'humus. Pour les aires prises dans leur ensemble, les coquilles vides de toute matière prédominent et représentent plus de la moitié



de celles qui ont été récoltées et les coquilles pleines sont les moins nombreuses (fig. A3-7 - tableau A3-12). Ceci n'est pas étonnant puisque les coquilles de petits volumes et de petites aires d'ouverture de classe 1 et 2 représentent respectivement 75,2% et 69,2% des coquilles récoltées (tableau A3-8 et A3-9).

Les taux de remplissage des coquilles de chaque aire dépendent de sa composition en morphotypes. Le volume et la taille de l'ouverture de ces derniers ont une incidence sur la facilité de la coquille à se remplir de matières ou non. Les aires dominées par des morphotypes aux coquilles de petits volumes et de petites aires d'ouverture auront plus de coquilles vides.

Chaque aire a sa propre composition en morphotypes de macro-gastéropodes, qui ont chacun leurs caractéristiques, ce qui conditionne la diversité des aires en coquilles de classes de volumes, d'aires d'ouverture et de remplissage différentes, offrant un certain choix aux animaux conchicoles.

3.3. Les fourmis trouvées dans les coquilles d'escargot

Des 1531 coquilles récoltées, 341 étaient habitées par des fourmis, avec un taux moyen d'occupation de 22,7% ($\pm 14,8 - 5,0\%$ à 60,8%). Des fourmis de trois sous-familles (Ponerinae, Myrmicinae et Formicinae), 15 genres et 31 espèces ont été rencontrés, avec de deux à 15 espèces par aire. On a dénombré ainsi 9 genres et 18 espèces (58,1%) de Myrmicinae, la sous-famille traditionnellement la plus riche en espèces dans la Région Néotropicale, 5 genres et 11 espèces (35,5%) de Ponerinae et 1 genre et 2 espèces (6,4%) de Formicinae (tableau A3-13). Cependant, le nombre de nids est quasiment le même entre les Ponerinae et les Myrmicinae avec respectivement 173 (49,7%) et 172 nids (49,4%), contre seulement 3 nids (0,9%) de Formicinae. La majorité des espèces ont été rarement rencontrées puisque qu'elles occupaient un nombre réduit de coquilles (moins de cinq). Deux genres, celui de ponérines *Thaumatomyrmex* Mayr (Thaumatomyrmecini) représenté par trois espèces et celui de myrmicines *Wasmannia* Forel (Blepharidattini) avec seulement une espèce correspondent à 65,8% des coquilles habitées, soit 32% (109 nids) de *Thaumatomyrmex* sp.1 et 26,1% (89 nids) de *Wasmannia auropunctata* Roger qui sont les deux espèces les plus fréquemment rencontrées dans les coquilles, et 6,5% (22 nids) de *Thaumatomyrmex contumax* et 1,2% (4 nids) de *Thaumatomyrmex mutilatus*. Mais alors que *Thaumatomyrmex* sp.1 a été trouvée dans les coquilles dans toutes les aires exceptée Itororó-BA-cacao, *W. auropunctata* a



Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot abandonnées sur la communauté de fourmis

Tableau A3-13. Liste des espèces de fourmis et nombre de nids récoltés dans chaque aire explorée. Les lettres en exposant indique la présence de deux espèces dans une même coquille, avec les associations suivantes : ^a *Thaumatomyrmex* sp1 et *Anochetus simoni* ; ^b *Strumigenys gundlachi* et *Paratrechina* sp.1 ; ^c *Strumigenys elongata* et *Paratrechina* sp2 ; ^d *Odontomachus meinerti* et *Pheidole* sp1 ; ^e *Apterostigma* sp. complexe *pilosum* 1 et *Cyphomyrmex salvini* (association rencontrée deux fois); ^f *Strumigenys elongata* et *Odontomachus meinerti*.

Espèces	Sous-famille	Tribu	Ilhéus-BA- Première	Ilhéus-BA- -Typhlo- meire	Ilhéus-BA- -CEPEC- Sol	Ilhéus-BA- -CEPEC- -Erythrina	Ilhéus-BA- -CEPEC- Murraya	Itororó- BA- Cacao	Itororó- BA	Buerarema- BA	Barrolândia- BA	Itambé- BA-OO	Itambé- BA- MG	Nombre total de nids
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	Ponerinae	Thaumatomyrmecini	34	24 (a)	1	8	16	0	2	3	4	16	1	109
Anciens nids de <i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	Ponerinae	Thaumatomyrmecini	8	0	0	1	0	0	2	1	0	8	0	20
<i>Thaumatomyrmex</i> <i>contumax</i> Kempf, 1975	Ponerinae	Thaumatomyrmecini	6	0	1	3	5	0	3	4	0	0	0	22
Anciens nids de <i>Thaumatomyrmex</i> <i>contumax</i>	Ponerinae	Thaumatomyrmecini	4	1	0	0	1	0	3	2	0	0	0	11
<i>Thaumatomyrmex</i> <i>mutilatus</i> Mayr, 1887	Ponerinae	Thaumatomyrmecini	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	4
Anciens nids de <i>Thaumatomyrmex</i> <i>mutilatus</i>	Ponerinae	Thaumatomyrmecini	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
Anciens nids de <i>Thaumatomyrmex</i> spp.	Ponerinae	Thaumatomyrmecini	0	0	0	0	4	0	0	0	0	27	0	31
<i>Anochetus simoni</i> Emery, 1890	Ponerinae	Ponerini	4	3 (a)	0	0	0	5	1	1	2	0	0	16
<i>Odontomachus</i> <i>haematodus</i> Linnaeus, 1758	Ponerinae	Ponerini	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Odontomachus</i> <i>meinerti</i> Forel, 1905	Ponerinae	Ponerini	1	2	0	0	0	1 (d)	0	3 (f)	0	0	0	7
<i>Hypoponera</i> sp.1	Ponerinae	Ponerini	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Hypoponera</i> sp.2	Ponerinae	Ponerini	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	3
<i>Pachycondyla</i> <i>constricta</i> Mayr, 1884	Ponerinae	Ponerini	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5



Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot abandonnées sur la communauté de fourmis

Espèces	Sous-famille	Tribu	Ilhéus-BA- Première	Ilhéus-BA -Typhlo- meire	Ilhéus-BA -CEPEC- Sol	Ilhéus-BA -CEPEC -Erythrina	Ilhéus-BA- CEPEC- Murraya	Itororó- BA- Cacao	Itororó- BA	Buerarema- BA	Barrolândia- BA	Itambé- BA-OO	Itambé- BA- MG	Nombre total de nids
<i>Pachycondyla</i> sp. (cf. <i>venusta</i> Forel, 1912)	Ponerinae	Ponerini	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Pachycondyla harpax</i> Fabricius, 1804	Ponerinae	Ponerini	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2
<i>Wasmannia auropunctata</i> Roger, 1863	Myrmicinae	Blepharidattini	2	0	0	0	10	0	0	0	0	54	23	89
Anciens nids de <i>Wasmannia auropunctata</i>	Myrmicinae	Blepharidattini	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28	8	36
<i>Basiceros petiolatum</i> Mayr, 1887	Myrmicinae	Dacetini	8	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	11
<i>Basiceros rugiferum</i> Mayr, 1887	Myrmicinae	Dacetini	26	0	0	0	0	0	3	2	0	2	1	34
<i>Strumigenys elongata</i> Roger, 1863	Myrmicinae	Dacetini	2	0	0	0	0	1 (c)	0	1 (f)	0	0	0	4
<i>Strumigenys hinderburgi</i> Forel, 1915	Myrmicinae	Dacetini	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
<i>Strumigenys denticulata</i> Mayr, 1887	Myrmicinae	Dacetini	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Strumigenys xenognatha</i> Kempf, 1958	Myrmicinae	Dacetini	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Strumigenys gundlachi</i> Roger, 1962	Myrmicinae	Dacetini	0	0	0	1 (b)	0	0	0	0	0	1	0	2
<i>Cyphomyrmex transversus</i> Emery, 1894	Myrmicinae	Attini	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Cyphomyrmex salvini</i> Forel, 1899	Myrmicinae	Attini	0	0	0	0	0	2 (e, e)	0	0	0	0	0	2
<i>Apterostigma</i> sp. complexe <i>pilosum</i> 1	Myrmicinae	Attini	0	0	0	0	0	2 (e, e)	0	1	0	0	0	3
<i>Apterostigma</i> sp. complexe <i>pilosum</i> 2	Myrmicinae	Attini	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Crematogaster</i> sp.1	Myrmicinae	Crematogastrini	8	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	11



Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot abandonnées sur la communauté de fourmis

Espèces	Sous-famille	Tribu	Ilhéus-BA- Première	Ilhéus-BA -Typhlo- meire	Ilhéus-BA -CEPEC- Sol	Ilhéus-BA -CEPEC -Erythrina	Ilhéus-BA- CEPEC- Murraya	Itororó- BA- Cacao	Itororó- BA	Buerarema- BA	Barrolândia- BA	Itambé- BA-OO	Itambé- BA- MG	Nombre total de nids
<i>Crematogaster</i> sp.2	Myrmicinae	Crematogastrini	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2
<i>Pheidole</i> sp.1	Myrmicinae	Pheidolini	0	0	0	0	0	1 (d)	0	0	0	0	0	1
<i>Pheidole</i> sp.2	Myrmicinae	Pheidolini	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Solenopsis</i> sp.1	Myrmicinae	Solenopsidini	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Solenopsis</i> sp.2	Myrmicinae	Solenopsidini	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Paratrechina</i> sp.1	Formicinae	Plagiolepidini	1	0	0	1 (b)	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Paratrechina</i> sp.2	Formicinae	Plagiolepidini	0	0	0	0	0	1 (c)	0	0	0	0	0	1
Nombre total d'espèces de fourmis récoltées	32	Nombre d'espèces (de genres) [de sous-familles] de fourmis représentées dans les coquilles	15 (12) [3]	4 (4) [1]	2 (1) [1]	7 (4) [3]	3 (2) [2]	11 (9) [3]	4 (3) [2]	9 (7) [2]	4 (4) [2]	7 (6) [2]	4 (3) [2]	
Nombre total de morphotypes différents récoltés	12	Nombre de morphotypes de coquilles	9	8	4	7	6	4	10	9	4	8	3	
Nombre total de coquilles récoltées	1531	Nombre total de coquilles récoltées dans l'aire	378	114	40	157	51	74	87	99	37	397	97	
Nombre total de coquilles habitées par des fourmis	341	Nombre de coquilles habitées par des fourmis	105	30	2	15	31	16	9	19	8	79	27	Moyenne du % d'occupation des coquilles
		% d'occupation des coquilles	27,8	26,3	5,0	9,6	60,8	21,6	10,3	19,2	21,6	19,9	27,8	22,7
														Ecart type
														14,8



Tableau A3-14. Tableau récapitulatif des données de cette étude sur la myrmécofaune des coquilles et de quatre études sur la myrmécofaune des branchettes en Région Néotropicale.

Référence	Cette étude (1)	Jahyny B. données non publiées	Fowler (1993) (1)	Byrne (1994) (1)	Carvalho & Vasconcelos (2002)	Schütte et al. (2007) branches	Schütte et al. (2007) branchettes	Pereira et al. (2007)	
Structure récoltée	Coquilles d'escargot (taille \geq 1 cm)	Fruit de <i>Dipteryx panamensis</i> en décomposition sur la litière	Fruit de cacaoyer en décomposition sur la litière	Branchettes (longueur \leq 1,5 m)	Branchettes (diamètre \leq 5 cm)	Branches et rondins de 5,1 à 15cm de diamètre	Branchettes de 0,3 à 5cm de diamètre	Branchettes (diamètre entre 0,3 et 5 cm)	
Nombre de structures récoltées	1 531	816	100	non mentionné	3 706	63	1 337	2 715	
Fréquence (%) de structures occupées par des fourmis	22,7	31,5	38,0	6,4	16,8	44,4	3,3	2,0	
Nombre de genres (d'espèces) différents de fourmis récoltés	15 (31)	12 (18)	10 (13)	19 (32)	18 (70)	10 (20)	8 (19)	9 (13)	
Nombre de genres (d'espèces) [de nids]	Amblyoponinae	/	/	1 (1) [1]	1 (1) [1]	/	/	/	
	Cerapachyinae	/	1 (1) [4]	/	1 (1) [6]	/	/	/	
	Dolichoderinae	/	/	/	/	1 (1) [/]	1 (1) [/]	/	
	Ectatomminae	/	/	1 (2) [15]	/	1 (6) [35]	/	/	
	Formicinae	1 (2) [3]	1 (1) [5]	1 (1) [1]	3 (3) [14]	3 (9) [42]	2 (3) [/]	3 (6) [/]	2 (2) [3]
	Myrmicinae	9 (19) [172]	7 (12) [180]	7 (9) [20]	9 (22) [504]	7 (43) [501]	4 (10) [/]	4 (12) [/]	4 (8) [47]
	Ponerinae	5 (11) [173]	3 (4) [55]	1 (1) [2]	3 (3) [54]	5 (10) [42]	3 (6) [/]	/	2 (2) [3]
	Proceratiinae	/	/	/	1 (1) [2]	/	/	/	/
	Pseudomyrmecinae	/	/	/	/	1 (1) [2]	/	/	/
Localité de récolte	Bahia, Brésil	Heredia, Costa Rica (La Selva)	São Paulo, Brésil	Heredia, Costa Rica (La Selva)	Amazonas, Brésil	Rio de Janeiro, Brésil	Rio de Janeiro, Brésil	Rio de Janeiro, Brésil	



Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot abandonnées sur la communauté de fourmis

Biotope	Forêt Atlantique et cacaoyères	Forêt tropicale humide	Cacaoyère en région de Forêt Atlantique	Forêt tropicale humide	Forêt Amazonienne (floresta primaria de terra firme (non inondable))	Forêt Atlantique (sur une île proche du continent)	Forêt Atlantique	Forêt Atlantique et plantation d' <i>Eucalyptus</i>
Nombre de localités de récolte	11 aires de récoltes de plus d'1ha chacune (récolte non exhaustive) dans une zone de 9 000 km ²	Echantillonnage sous quatre arbres <i>Dipteryx panamensis</i>	une aire de 500 m ² (récolte non exhaustive)	3 plots de 5x5 m (récolte exhaustive)	2 fazendas distantes de 10km, 18 transects de 200m dans chacune d'elles, 20 points de 4 m ² dans chaque transect (récolte exhaustive)	3 parcelles distantes de 200 m, 4 sous-parcelles de 20x2 m dans chacune d'elles (récolte exhaustive)	3 parcelles distantes de 200 m, 10 sous-parcelles de 1 m ² dans chacune d'elles (récolte exhaustive)	60 parcelles de 1 m ² distantes de 10 m, 30 en forêt et 30 en plantation d' <i>Eucalyptus</i> (récolte exhaustive)
Surface de litière échantillonnée	> 11 ha	quelques m ² autour de chaque arbre	500 m ²	75 m ²	2 880 m ²	480 m ²	30 m ²	60 m ²
Notes	nombre de coquilles par m ² non répertorié	/	100 fruits choisis dans 500 m ² d'une cacaoyère	7,4 branchettes colonisées par m ² et 115,2 branchettes disponibles par m ² - 11 branchettes (3,2%) avec le nid de deux espèces différentes	0,2 branchettes colonisées par m ² et 6,2 branchettes disponibles par m ² - 19 espèces (27,1%) avec plus de 10 nids dans les branchettes	1,4 branchettes et 0,2 branches colonisées par m ² et 44,6 branchettes et 0,1 branches disponibles par m ² - 23 espèces de fourmis sur les 29 récoltées font leur nid dans les branches ou les branchettes	1,6 branchettes colonisées par m ² en forêt, 0,2 par m ² en plantation d' <i>Eucalyptus</i> et 45,25 branchettes disponibles par m ²	

(1) Les fourmis fourrageant dans la structure (généralement une seule ouvrière récoltée) ne sont pas prises en compte dans l'analyse.



été trouvée dans seulement quatre des onze aires échantillonnées. *Thaumatomyrmex* sp.1 représente 37,9% ($\pm 22,9\%$ - 3,7% à 80%) des nids où elle a été récoltée. Elle a été trouvée en sympatrie locale avec *T. mutilatus* à Itambé-BA et avec *T. contumax* dans les autres aires.

Il y a en moyenne 5 genres (de 1 à 12) et 6-7 espèces (de 2 à 15) différents de fourmis dans les coquilles par aire (tableau A3-13). Les genres sont représentés par 1, 2 ou 3 espèces.

Ce sont 32,7 et 31,5 genres et 77,3 et 66,2 espèces de fourmis qui sont récoltés en moyenne dans les échantillonnages de la litière de fragments de Forêt Atlantique et de différents types de cacaoyères de la région sud-est de l'état de Bahia (Campiolo et al. 2001). Un sixième des genres et 1/10^{ème} des espèces de fourmis de la litière utilisent donc les coquilles d'escargot pour nidifier. Ce qui n'est peut-être pas si peu si on considère que les autres endroits pour nidifier sont plus nombreux ou plus volumineux entre le sol, les branchettes, les troncs et les souches, les feuilles, les fruits (voir Kaspari 2000) et aussi que de nombreuses espèces nidifiant en milieu arboricole viennent fourrager dans la litière et peuvent donc être récoltées lors de l'échantillonnage à l'aide de Winkler.

Trois sous-familles, Ponerinae, Myrmicinae et Formicinae, sont représentées dans les coquilles sur les 11¹⁰¹ que compte la région sud-est de l'état de Bahia (collection du CPDC) et alors que des espèces de huit à neuf¹⁰² sous-familles différentes sont régulièrement récoltées à partir de l'échantillonnage de la litière dans des aires de cacaoyères ou de forêts autour du CEPEC (Ilhéus, BA) (Delabie & Fowler 1995 ; Majer et al. 1997 ; Delabie & Nascimento 1998 ; Delabie et al. 2000c, 2007)¹⁰³. Ces trois sous-familles sont les mieux représentées en nombre de genres et d'espèces dans les échantillonnages de la myrmécofaune de la litière de la région (*e.g.* : Delabie et al. 2000c). Dans les fruits de cacaoyer récoltés dans une cacaoyère dans le sud-est du Brésil, ce sont quatre sous-familles (Ectatomminae, Formicinae, Myrmicinae, Ponerinae) qui ont été trouvées (Fowler 1993) et ce sont quatre sous-familles (Ceropachyinae, Formicinae, Myrmicinae, Ponerinae) qui ont été récoltées dans les fruits de *Dipteryx panamensis* (Pittier) Record & Mell (Plantae, Fabales, Fabaceae) en décomposition sur la litière d'une forêt tropicale humide au Costa Rica (Jahyny B. données non publiées)

¹⁰¹ Amblyoponinae, Cerapachyinae, Ecitoninae, Ectatomminae, Dolichoderinae, Formicinae, Heteroponerinae, Myrmicinae, Ponerinae, Proceratiinae et Pseudomyrmecinae.

¹⁰² Amblyoponinae, Cerapachyinae, Ecitoninae, Ectatomminae, Dolichoderinae, Formicinae, Myrmicinae, Ponerinae et Pseudomyrmecinae.

¹⁰³ Les données ont été ré-analysées avec le catalogue des Formicidae de Bolton et al. (2006).



(tableau A3-14)¹⁰⁴. Dans les branchettes, ce sont six sous-familles (Amblyoponinae, Cerapachyinae, Formicinae, Myrmicinae, Ponerinae, Proceratiinae)¹⁰⁵ qui sont représentées dans une forêt tropicale humide au Costa Rica (Byrne 1994), six aussi (Amblyoponinae, Ectatomminae, Formicinae, Myrmicinae, Ponerinae, Pseudomyrmecinae) en Forêt Amazonienne, dans le nord-ouest du Brésil (Carvalho et Vasconcelos 2002), trois (Formicinae, Myrmicinae, Ponerinae) (Pereira et al. 2007a) et quatre (Dolichoderinae, Formicinae, Myrmicinae, Ponerinae) en Forêt Atlantique, dans le sud-est du Brésil (Schütte et al. 2007) (tableau A3-14). Les sous-familles Formicinae, Myrmicinae et Ponerinae sont donc aussi celles le plus souvent récoltées dans les branchettes et les fruits au niveau de la litière, les autres sous-familles ne sont le plus souvent représentées que par un genre, une espèce et généralement 1-2 nids (occurrences) et on ne retrouve pas non plus d'espèce de la sous-famille Ecitoninae (tableau A3-14). Et il y a sans doute aussi une surestimation du nombre de sous-familles, de genre et d'espèces nidifiant réellement dans les branchettes et les fruits puisque le détail de la composition du nid n'est pas souvent donné et que la seule l'occurrence d'un individu de n'importe quelle espèce justifie son inclusion dans la liste. Schütte et al. (2007) font bien remarquer que sur 29 espèces récoltées, seules 23 font leur nid dans les branchettes mais ils n'en donnent pas le détail. Les sous-familles Formicinae, Myrmicinae et Ponerinae récoltées dans les coquilles d'escargot correspondent donc à celles qui avaient le plus de probabilité de s'y trouver puisqu'elles sont aussi les mieux représentées en nombre de genres et d'espèces dans les échantillonnage de la myrmécofaune de la litière de la région (e.g. : Delabie et al. 2000c) et l'absence de nid dans les coquilles d'escargot des espèces des autres sous-familles n'est pas étonnante. Il est ainsi peu probable que les espèces de la sous-famille Ecitoninae nidifient dans les coquilles à cause du très grand nombre d'individus constituant chaque colonie de leur mode de vie souterrain pour la plupart et nomade avec la simple formation de bivouacs comme nid. Pour les Amblyoponinae, les espèces des genres *Amblyopone* Erichson et *Prionopelta* Mayr présentes dans l'état de Bahia ne sont pas fréquentes et nidifient plus dans le sol ou les troncs d'arbres morts couchés sur la litière. De nombreuses espèces des sous-familles Pseudomyrmecinae et Dolichoderinae ont un mode de vie arboricole et leurs nids se situent dans les arbres. Cependant des colonies de plusieurs espèces de ces

¹⁰⁴ Les comparaisons ne sont effectuées qu'avec les résultats d'études en Région Néotropicale sur l'utilisation par les fourmis, pour nidifier, de structures creuses au niveau de la litière.

¹⁰⁵ La sous-famille Pseudomyrmecinae n'a pas été prise en compte puisqu'un seul individu a été récolté et l'espèce auquel il appartient ne peut donc pas être considérée comme utilisatrice des branchettes sur la litière.



trois sous-familles, vivant au niveau de la litière ou arboricoles, ont été récoltées dans des branchettes au niveau de la litière (Delabie J.H.C. com. pers.) et on aurait donc pu aussi les rencontrer dans les coquilles. Les sous-familles Cerapachyinae, Heteroponerinae et Proceratiinae sont représentées par seulement quelques espèces dans la région, et celles-ci sont rarement récoltées par les techniques d'échantillonnage classiques. Pour les Ectatomminae de la région, les espèces du genre *Ectatomma* Smith F. sont de grande taille (caractéristique générale du genre) et forment des colonies populeuses vivant dans le sol ; celles du genre *Typhlomyrmex* Mayr nidifient pour la plupart dans le sol ou dans les troncs d'arbres morts couchés sur la litière pour *Typhlomyrmex rogenhoferi* Mayr (Lacau et al. 2008) ; par contre l'absence de nid dans les coquilles d'espèces du genre *Gnamptogenys* Roger est étonnante puisqu'elles sont de taille similaire à certaines espèces récoltées dans les coquilles et que plusieurs espèces nidifient dans d'autres structures creuses sur la litière comme les branchettes et les fruits en décomposition (voir Lattke 1990 ; Fowler 1993 ; Pratt 1994 ; Carvalho & Vasconcelos 2002 ; obs. pers. forêts tropicales humides au Brésil et au Costa Rica). La raison peut être que les *Gnamptogenys* nidifient mais chassent aussi directement dans les branchettes, rondins et troncs, qui représentent des zones de fourragement pour ces fourmis, contrairement aux coquilles. Et c'est sans doute pour la même raison qu'on ne retrouve que peu d'espèces du genre *Pheidole* Westwood dans les coquilles, alors que c'est pourtant un genre hyper-divers et très présent au niveau de la litière (Wilson 2003). Mais il est aussi possible que peu d'espèces de fourmis de la litière et du sol soient capables de s'adapter à la nidification dans les coquilles dont le microclimat interne est trop changeant puisqu'il suit les fluctuations journalières de températures et d'humidité du milieu dans lequel celles-ci se trouvent (sur la litière, dans la litière ou dans le sol) (obs. pers. sur des coquilles vides placées à l'ombre), comme c'est le cas pour la nidification entre les feuilles (Black 1987), un autre type de nidification au niveau de la litière. Le peu de connaissances sur l'histoire naturelle de la plupart des espèces récoltées dans la litière ne nous permet que d'étudier quelques autres cas d'absence de certains genres dans les coquilles. Si on compare avec les données de Delabie et al. (2000c) sur la myrmécofaune de la litière des cacaoyères autour du CEPEC : parmi les Myrmicinae, on ne retrouvera sans doute pas les espèces des genres *Acropyga* Roger et *Tranopelta* Mayr dans les coquilles, ces espèces sont en effet connues pour nidifier



exclusivement dans le sol¹⁰⁶ et la première espèce est associée à des cochenille Pseudococcidae (Insecta, Hemiptera, Sternorrhyncha, Coccoidea) qui vivent sur les racines des plantes pour en prélever la sève (Delabie & Fowler 1993, 1995 ; obs. pers.) ; parmi les Formicinae il est étonnant de ne pas retrouver des espèces du genre *Camponotus* Mayr nidifier dans les grosses coquilles de MG alors que des bouts de colonies (le plus souvent des ouvrières avec des cocons et des grosses larves) sont très souvent récoltés dans les fruits de cacaoyer en décomposition tombées sur la litière des cacaoyère de la CEPLAC d'Ilhéus (BA, Brésil) (Delabie et al. 1991 ; Majer et al. 1994 ; obs. pers.) ; et parmi les Ponerinae, on constatera l'absence du genre *Leptogenys* Roger, peut-être que les cavités en cul-de-sac avec une seule ouverture ne sont pas appropriées pour le mode de fuite rapide et tous azimuts de ces fourmis.

Le nombre de genres et d'espèces de Myrmicinae est supérieur à celui de Ponerinae, cependant, en nombre de nids, les coquilles d'escargot abritent autant de nids de ces deux sous-familles, alors que dans les études sur les branchettes et les fruits, il y a souvent dix fois plus de nids de Myrmicinae que de Ponerinae (tableau A3-14). C'est sans doute l'une des grandes caractéristiques de la myrmécofaune conchicole.

Des nids ou individus d'espèces des genres *Basiceros* Schulz, *Cyphomyrmex* Mayr et *Thaumatomyrmex* Mayr récoltés dans cette étude avaient déjà été trouvés de manière anecdotique dans des coquilles en Région Néotropicale : *Basiceros petiolatum*, avait été rencontrée utilisant une coquille de la Forêt Atlantique de l'état de São Paulo au Brésil (Emery 1894) alors que *B. balzani*, voisine de *B. rugiferum* (Brown & Kempf 1960), l'autre espèce de *Basiceros* récoltée dans cette étude, a été trouvée dans une coquille en Colombie (Brown & Kempf 1960). Les espèces de ce genre nidifient et fourragent dans le bois pourri, dans la litière, dans le sol et même dans les épiphytes (Brown & Kempf 1960 ; Longino 1999a, 1999b, 1999c) et les coquilles d'escargot semblent donc être des structures creuses usuelles de nidification pour certaines espèces de ce genre.

Quelques nids de deux espèces du genre *Cyphomyrmex* appartenant au groupe *rimosus*, *C. salvini* et *C. transversus*, ont été récoltés dans des coquilles tout comme *C. rimosus*, qui avait déjà été observées les utilisant comme site de nidification à Cuba (Weber 1941, 1969). Les *Cyphomyrmex* élaborent les nids les plus simples parmi les fourmis Attini (Myrmicinae) et utilisent souvent des structures creuses préexistantes au niveau du sol et de la litière (Weber 1958, 1969), dont font partie les coquilles d'escargot.

¹⁰⁶ Un nid de *Tranopelta* a toutefois été trouvé dans un fruit de cacaoyer en décomposition sur la litière (Fowler 1993).



Ces dernières ne sont toutefois qu'une option pour les espèces de ce genre vu le peu de nids qui y ont été récoltés.

Deux colonies de *Pachycondyla harpax* Fabricius ont été trouvées dans des coquilles, c'est une fourmi qui fait ses nids généralement dans le sol (obs. pers.), et justement ces coquilles étaient pleines de terre. Une espèce à la nidification terricole peut donc aussi tirer avantage des coquilles remplies de terre.

Pour le genre *Thaumatomyrmex* Mayr, en deux occasions une femelle avait déjà été trouvée dans une coquille d'escargot : une de *T. cochlearis* à Cuba (Creighton 1928) et une d'une espèce non déterminée, *Thaumatomyrmex* sp.1 ou *T. contumax*, dans la même zone de récolte que cette étude (Delabie et al. 2000a).

Les différents genres sont représentés seulement par quelques unes de leurs espèces, le genre *Thaumatomyrmex* fait exception avec trois espèces connues dans la région dans les aires de collectes et toutes sont conchicoles. Et la récolte de *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. mutilatus* dans les mêmes aires à Itambé-BA indique que ces deux espèces peuvent effectivement se trouver en sympatrie après avoir été récoltées dans des localités proches (Delabie et al. 2000a¹⁰⁷).

Pour les genres *Basiceros* et *Thaumatomyrmex* dont deux espèces utilisent de manière conséquente les coquilles dans une aire, il y a une différence de taille entre ces paires d'espèces. Ainsi *Basiceros petiolatum* mesure de 3,3 à 3,5 mm alors que *Basiceros rugiferum* ne fait que 2,0 à 2,5 mm (Brown & Kempf 1960) et *Thaumatomyrmex* sp.1 mesure 2,7 mm contre 4,1 mm pour *T. contumax* et 4,1-4,2 mm pour *T. mutilatus* (Itambé) avec lesquelles elle a été récoltée en sympatrie (voir annexe 2).

Les espèces *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex contumax*, *Wasmannia auropunctata*, *Basiceros petiolatum*, *Basiceros rugiferum* et *Crematogaster* sp.1 sont considérées comme des espèces conchicoles puisqu'au moins cinq nids et anciens nids ont été trouvés dans les coquilles dans une même aire. *Thaumatomyrmex mutilatus* est aussi considérée comme conchicole, c'est une espèce moins fréquente que *Thaumatomyrmex* sp.1 avec laquelle elle a été trouvée en sympatrie mais six nids et anciens nids ont tout de même été trouvés au total dans les deux aires d'Itambé-BA qui appartiennent à la même chaîne de montagne. Le fait qu'une seule aire (Itambé-BA) ait été échantillonnée dans la zone de distribution de cette espèce explique aussi que moins de ses nids aient été trouvés en comparaison aux autres espèces de ce genre. Le genre

¹⁰⁷ L'individu récolté à Jussari (Table 2) et identifié comme *Thaumatomyrmex mutilatus* Mayr appartient en fait à l'espèce *Thaumatomyrmex contumax* Kempf.



Thaumatomyrmex peut être considéré comme le genre conchicole par excellence : au moins une de ses espèces a, à chaque fois, été trouvée dans les coquilles des aires de récolte et il y a même une aire (Ilhéus-BA-CEPEC Sol) où ce sont les seules fourmis récoltées dans les coquilles (tableau A3-13).

Les espèces *Anochetus simoni* (16 nids dans six aires différentes), *Odontomachus meinerti* (sept nids dans quatre aires) et *Pachycondyla constricta* (cinq nids dans deux aires) (tableau A3-13) peuvent être considérées comme des conchicoles occasionnelles, alors que les 21 autres espèces de fourmis récoltées qui n'utilisent que rarement les coquilles ne sont pas considérées comme telles.

La récolte des coquilles d'escargot dans les différentes aires n'a pas été exhaustive. Le nombre de coquilles par m² ne peut ainsi pas être estimé, cependant il est largement, en moyenne, inférieur à une coquille par m², même si à certains endroits, notamment sous les arbres, on peut trouver 3-4 coquilles voire plus dans un m². Dans les forêts où les escargots sont présents, le nombre de coquilles dans une aire est sans doute toujours inférieur à celui de branchettes. Mais le taux d'occupation des coquilles par les fourmis doit sans doute être souvent supérieur à celui des branchettes. La surface échantillonnée étant différente pour chaque étude (tableau A3-14), une étude comparative plus approfondie de la myrmécofaune des coquilles et des branchettes dans une même aire serait souhaitable. Le taux le plus élevé d'occupation des branchettes a été mis en évidence au cours de l'étude pour laquelle la surface échantillonnée a été la plus grande : dans 2 880 m² de litière échantillonnés exhaustivement, Carvalho & Vasconcelos (2002) ont trouvé que 16,8% des branchettes contenaient des fourmis. Ce chiffre est assez proche des 22,7% obtenu en moyenne pour les coquilles pour 11 aires d'au moins 10 000 m² chacune. Il est donc possible qu'un échantillonnage à vaste échelle des branchettes avec de nombreux prélèvements de quelques mètres carrés seulement, puisse donner une meilleure idée de leur fréquence d'occupation. Les coquilles d'escargot n'auraient alors pas une plus grande fréquence d'occupation à cause de leur « rareté » ou de leurs caractéristiques par rapport aux branchettes. Les fruits qui sont des structures moins fréquentes que les branchettes, moins constantes dans le temps et qui sont éparpillés dans le milieu sous forme de patches, ont comme les coquilles d'escargot un taux supérieur d'occupation à celui des branchettes (tableau A3-14).

Hormis quelques cas d'absence, il n'y a pas de réelle surprise dans les coquilles d'escargot : toutes les fourmis récoltées dans les coquilles l'ont aussi été avec les Winkler



(collection du CPDC). Même si les coquilles ne passent pas les mailles du tamis du Winkler, l'action mécanique du brassage pratiqué pour tamiser permet certainement d'éjecter quelques individus de leur coquille et de les faire tomber dans la litière tamisée qui subira la suite du processus d'extraction des animaux qui y sont présents. Il est donc normal que la myrmécofaune des coquilles d'escargot soit conforme à celle qui est récoltée dans les échantillonnages de la litière et à celle qui nidifie dans cette strate de l'écosystème, pour les espèces dont on connaît un peu l'histoire naturelle. On ne retrouve quasiment que les espèces de la litière, quelques espèces associées au sol et aucune espèce arboricole. Il existe généralement une stratification verticale marquée avec des espèces spécialistes dans chaque strate (e.g. : Lynch 1981 ; Longino & Nadkarni 1990 ; Delabie et al. 2007). *Odontomachus haematodus* est ainsi l'unique espèce en commun entre cette étude sur les fourmis récoltées dans les coquilles d'escargot et l'étude sur l'occupation de nids additionnés construits avec des tiges sèches de bambou accrochés dans les arbres d'une cacaoyère de la CEPLAC d'Ihéus (Cobb et al. 2006). Des fourmis arboricoles auraient toutefois pu être rencontrées dans les coquilles puisque certaines espèces nidifient dans des branchettes en décomposition au niveau de la litière. Cependant, les branchettes peuvent constituer leur site de nidification dans les arbres, alors que les coquilles d'escargot ne s'y rencontrent pas, sauf peut-être celles des gastéropodes qui vivent sur des plantes épiphytes ou au niveau des sols suspendus qui retiendront leur coquille à leur mort.

Dix espèces de fourmis, de sept genres, sur les 31 récoltées forment le groupe des fourmis conchicoles de la région d'étude.

3.3.1. Formes d'utilisation des coquilles d'escargot par les fourmis

Quatre fondations de colonies par trois espèces de fourmis ont été trouvées dans les coquilles (tableau A3-15). Les 79 colonies complètes avec une gyne, des ouvrières et du couvain, qui occupaient les coquilles, appartiennent à trois sous-familles de neuf genres et de 16 espèces différentes sur les 31 récoltées. Les 135 nids de fourmis sans gyne, mais avec gamergates, appartiennent à trois espèces du genre *Thaumatomyrmex* (tableau A3-15). Cent quatorze nids, de deux sous-familles, de quatre genres et de cinq espèces, contenaient uniquement du couvain de dernier stade, les grosses larves et les nymphes (nues ou enfermées dans un cocon selon les espèces), dont 88 nids de la myrmicine *Wasmannia auropunctata* et le reste, soit 26 nids de ponérines, dont 15 d'*Anochetus simoni* (tableau A3-15). Les coquilles qui contiennent ces nids sont le plus souvent vides de toute autre matière, hormis celles



Tableau A3-15. Nombre de nids de chaque espèce de fourmis pour les différentes structures sociales.

Espèces	Fondation (gyne + quelques ouvrières + couvain)	gamergate(s) + ouvrières + couvain	Gyne + ouvrières + couvain	ouvrières + couvain	ouvrières + grosses larves + nymphes ou cocons	que des ouvrières	Nombre total de nids
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	0	109	0	0	0	0	109
<i>Thaumatomyrmex contumax</i>	0	22	0	0	0	0	22
<i>Thaumatomyrmex mutilatus</i>	0	4	0	0	0	0	4
<i>Anochetus simoni</i>	0	0	0	0	15	1	16
<i>Odontomachus haematodus</i>	2	0	0	0	1	0	3
<i>Odontomachus meinerti</i>	0	0	0	0	7	0	7
<i>Hypoponera</i> sp.1	0	0	0	1	0	0	1
<i>Hypoponera</i> sp.2	0	0	0	0	3	0	3
<i>Pachycondyla constricta</i>	0	0	2	3	0	0	5
<i>Pachycondyla</i> sp. (cf. <i>venusta</i>)	0	0	1	0	0	0	1
<i>Pachycondyla harpax</i>	0	0	0	2	0	0	2
<i>Wasmannia auropunctata</i>	0	0	1	0	88	0	89
<i>Basiceros petiolatum</i>	0	0	11	0	0	0	11
<i>Basiceros rugiferum</i>	0	0	34	0	0	0	34
<i>Strumigenys elongata</i>	0	0	4	0	0	0	4
<i>Strumigenys hinderburgi</i>	0	0	1	0	0	1	2
<i>Strumigenys denticulata</i>	0	0	2	0	0	0	2
<i>Strumigenys xenognatha</i>	0	0	1	0	0	0	1
<i>Strumigenys gundlachi</i>	1	0	1	0	0	0	2
<i>Cyphomyrmex transversus</i>	0	0	4	0	0	0	4
<i>Cyphomyrmex salvini</i>	0	0	0	2	0	0	2
<i>Apterostigma</i> sp. complexe <i>pilosum</i> 1	0	0	0	3	0	0	3
<i>Apterostigma</i> sp. complexe <i>pilosum</i> 2	0	0	0	1	0	0	1
<i>Crematogaster</i> sp.1	0	0	11	0	0	0	11
<i>Crematogaster</i> sp.2	0	0	2	0	0	0	2
<i>Pheidole</i> sp.1	0	0	0	1	0	0	1
<i>Pheidole</i> sp.2	1	0	0	0	0	0	1
<i>Solenopsis</i> sp.1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Solenopsis</i> sp.2	0	0	1	0	0	0	1
<i>Paratrechina</i> sp.1	0	0	2	0	0	0	2
<i>Paratrechina</i> sp.2	0	0	0	1	0	0	1
	4	135	79	14	114	2	348



d'Itambé-BA avec des *W. auropunctata*, dont beaucoup étaient pleines ou à moitié remplies. Parmi les espèces dont des nids ne contenant que quelques ouvrières et des immatures des dernier stades ont été rencontrés, seule l'espèce *W. auropunctata* est aussi représentée par un nid « mère » avec gyne, ouvrières et couvain. Quatorze nids contenant des espèces appartenant à trois sous-familles, de six genres et de huit espèces et deux nids de deux sous-familles, étaient composés respectivement d'ouvrières seules avec du couvain de tous les stades ou uniquement de quelques ouvrières (tableau A3-15).

Les fourmis utilisent donc les coquilles à des étapes différentes du cycle de la colonie, de la fondation à la maturation des nymphes. Les fourmis présentes dans les coquilles avaient formé un nid et n'étaient donc pas en train de fourrager dans la coquille. Celle-ci n'est pas une zone de fourragement comme peuvent l'être les souches et les troncs ou même les branchettes couchés sur la litière (e.g. : Wilson 1959) dans lesquelles vivent de nombreux animaux chassés par les fourmis carnivores. Parmi les fondations observées, deux appartiennent à la ponérine *Odontomachus haematodus* dans des coquilles du morphotype OS relativement petites pour cette grande espèce de fourmis (10 mm de longueur totale du corps (sans les mandibules)). Elles ne pourront donc certainement pas abriter la colonie à un stade de développement plus avancé. Les coquilles sont pour cette espèce une option temporaire dans son cycle de vie. Certaines espèces de fourmis peuvent ainsi choisir les coquilles pour initier leur colonie, elles l'abandonneront lorsque le nombre d'individus sera devenu trop grand pour tenir dans la coquille ou lorsqu'un autre site de nidification plus adéquat aura été trouvé.

Tous les nids récoltés avec gyne sont monogynes (une seule gyne) comme le sont la majorité de ceux rencontrés dans les branchettes en Amazonie (Carvalho & Vasconcelos 2002). Les coquilles sont des structures creuses solides et pérennes dans lesquelles la fourmi pourra effectuer l'ensemble de son cycle colonial sans avoir à changer de lieu de nidification si la coquille est de taille suffisante pour accueillir la colonie mûre. Selon certains auteurs, l'un des syndromes adaptatifs de la polygynie serait la spécialisation à nidifier dans des sites de nidification très éphémères qui obligent la colonie à déménager souvent (Hölldobler & Wilson 1977, 1990 p. 212-213 ; mais voir Yamaguchi 1992 ; Herbers 1986b ; Bourke & Heinze 1994 ; Bourke & Franks 1995 section 8.4 ; Foitzik & Heinze 1998). La polygynie est parfois aussi associée chez certaines espèces au nombre limité ou à la rareté de sites de nidification ainsi qu'à l'espace interne réduit offert ou à la compétition pour l'accès à cette ressource (Herbers 1986a, 1986b ; Hölldobler &



Wilson 1990 p. 213 ; Byrne 1994 ; Heinze & Foitzik 2009) ce qui n'est donc peut-être pas le cas dans les aires explorées pour les coquilles. Mais la monogynie qui semble la règle parmi les espèces conchicoles à peut-être plus à voir avec la fréquence des espèces monogynes chez les Formicidae qu'à une meilleure adéquation entre la monogynie et l'usage des coquilles contrairement à la polygynie. Les trois quarts des espèces de fourmis seraient en effet monogynes (Heinze & Foitzik 2009). Pour les espèces de *Basiceros*, les colonies des deux espèces récoltées sont toujours monogynes mais la présence de femelle ergatoïde n'a pas été vérifiée alors qu'elle existe chez certaines espèces du genre (Brown & Kempf 1960). Si les espèces avec gyne récoltées sont toutes monogynes, certains nids des espèces sans gyne du genre *Thaumatomyrmex* peuvent, eux, avoir plus d'une reproductrice (gamergate) (voir chapitre 5).

De nombreux nids ne contenaient que des ouvrières, des grosses larves, sans doute de dernier stade, et des nymphes nues ou dans leur cocon suivant l'espèce. Ces nids appartiennent à des colonies plurinidales¹⁰⁸. La plurinidie observée chez les genres de Ponerinae *Anochetus*, *Odontomachus* et *Pachycondyla* a déjà été rencontrée chez d'autres espèces néotropicales des les deux derniers genres (*e.g.* : Ehmer & Hölldobler 1995 ; Orivel et al. 1997 ; voir Denis et al. 2006)¹⁰⁹. Elle a aussi fréquemment été constatée dans les populations de *W. auropunctata* qui peut former des nids assez simples, des agrégations, même entre deux feuilles d'arbre sur la litière, dans lesquels on trouvera un groupe d'ouvrières isolé, des ouvrières et du couvain ou bien des gynés avec des ouvrières et du couvain (*e.g.* : Clark et al. 1982 ; Chácon de Ulloa & Cherix 1990 ; obs. pers. Ilhéus, BA, Brésil).

Les œufs, les larves et les nymphes requièrent certaines conditions optimales de température et d'hygrométrie pour se développer. Beaucoup de fourmis ne créent pas leur propre microclimat mais sont sans cesse à la recherche des meilleures conditions en modifiant la position du nid (*e.g.* : Lévieux 1972). La colonie tout entière peut ainsi avoir

¹⁰⁸ Une colonie plurinidale est une colonie dont les individus qui la composent sont répartis dans des nids séparés spatialement et ne formant pas un tout plus ou moins bien délimité. Un nid est toute structure creuse, naturelle ou formée par les fourmis, dans laquelle celles-ci se sont regroupées pour y être protégées, y élever les immatures et/ou y apporter la nourriture. Il peut être constitué de plusieurs cavités qui doivent être connectées par des couloirs et former un tout plus ou moins bien délimité. Si plusieurs femelles reproductrices sont présentes dans la colonie, elles se trouvent toutes dans le même nid : le nid « mère », les autres nids sans reproductrice sont des nids « satellites ». Une colonie est constituée d'individus, au minimum deux, de la même espèce ou non, vivants ensemble dans un ou plusieurs nids et dont les femelles reproductrices se trouvent toutes dans le même nid. Le terme « nid » pourra aussi être utilisé pour se référer à sa composition en individus de fourmis (*e.g.* : un nid composé d'une gyne, d'ouvrières et de couvain).

¹⁰⁹ La plurinidie observée chez les espèces récoltées dans les coquilles correspond au terme anglais « polydomy » utilisé dans ces études.



besoin de se déplacer vers un autre nid, situé souvent à un autre échelon de la strate verticale de l'écosystème, dont les conditions internes seront meilleures, surtout chez les espèces qui vivent dans des milieux où les saisons sont marquées (e.g. : Léviéux 1972 ; voir Jones & Oldroyd 2007). Cependant, chez plusieurs espèces, notamment de milieu tempéré, les immatures sont simplement déplacés durant la journée vers les chambre, du même nid, dont la température est optimale (voir Jones & Oldroyd 2007). Les ouvrières de fourmis séparent souvent les différentes catégories de couvain en tas et chez certaines espèces, les nymphes sont placées dans des endroits plus secs du nid que les larves et les œufs (Le Masne 1953), l'enveloppe des cocons est même parfois utilisée pour tapisser les parois de la cavité où sont les nymphes afin de la rendre plus sèche (Hölldobler & Wilson 1986a ; Peeters et al. 1994 ; Pratt 1994 ; obs. pers. sur *Hypoponera* spp. du Brésil et du Costa Rica). Les nymphes peuvent aussi être transférées vers un autre nid dans un type différent de structure creuse où elles sont gardées par quelques ouvrières (il y a souvent beaucoup plus de nymphes que d'ouvrières à les garder). Au Japon, des nids avec des cocons d'*Amblyopone silvestrii* Wheeler ont ainsi été récoltés avec quelques ouvrières dans des branchettes creuses sur la litière, alors que le reste de la colonie se trouve dans le sol (Masuko 1987). Les branchettes sont utilisées durant l'été pour « la production de cocons » (Masuko 1987). Plusieurs espèces de fourmis semblent faire de même (obs. pers. sur *Paratrechina longicornis* Latreille et *Camponotus* spp. au Brésil), notamment les espèces à nidification terricole dont les ouvrières amènent les nymphes en surface (Le Masne 1953) et dont c'est peut-être l'une des caractéristiques. C'est sans doute cette stratégie qui est adoptée par plusieurs espèces utilisatrices de coquilles, puisque le nid « mère » de la colonie plurinidale, avec la ou les femelles reproductrices¹¹⁰, de ces espèces dont des nids ne contenant que quelques ouvrières et du couvain des derniers stades ont été récoltés, ne se rencontre que très rarement dans les coquilles (un seul cas). A Itambé-BA, plusieurs nids de *W. auropunctata* contenant des gynes désailées, des ouvrières et du couvain ont été trouvés sous l'écorce et dans le bois de branches et de troncs couchés sur la litière, alors que les coquilles d'escargot ne contenaient que des nids avec des ouvrières et des immatures des derniers stades. Aucun nid dans une coquille contenant gynes, ouvrières et couvain n'a été récolté près d'un autre de la même espèce contenant des ouvrières et du couvain, les colonies plurinidales ne semblent donc pas utiliser les coquilles à la fois comme nid mère et comme nid

¹¹⁰ Une reproductrice est considérée ici comme une femelle (gyne ou ouvrière) produisant d'autres femelles, ce terme ne désignera donc pas ici les femelles qui ne produisent que des mâles.



satellite. Une colonie de fourmis peut établir plusieurs nids proches dans différents fruits et branchettes qui sont souvent concentrés dans un même endroit (sous l'arbre qui les a produits) (e.g. : Alloway et al. 1982 ; Carvalho & Vasconcelos 2002), cela ne semble donc pas pouvoir être le cas pour les coquilles qui sont peut-être trop dispersées dans le milieu pour que plusieurs puissent être utilisées par une colonie plurinidale.

La température et l'hygrométrie à l'intérieur des coquilles d'escargot suivent exactement les fluctuations journalières du milieu ambiant. Les fourmis peuvent donc rechercher dans les coquilles d'escargot sur et dans la litière, des conditions particulières de température et d'hygrométrie pour le développement des nymphes, différentes de celles, plus stables et moins extrêmes, rencontrées notamment dans le sol (voir Lévieux 1972 ; O'Neill 2001 p. 106-108 ; obs. pers.) ou les branchettes (Wilson 1959), mais aussi, un substrat minéral sur lequel doivent se développer moins de pathogènes que sur le bois ou le sol, s'ils sont humides. Il est possible que durant la nuit, généralement plus fraîche, les ouvrières ramènent les nymphes dans le nid mère, pour les transporter de nouveau dans la coquille le jour suivant. Quant à l'utilisation des coquilles comme nids satellites spécialisés dans la production de nouvelles gynes en dehors du contrôle des femelles reproductrices (e.g : Snyder & Herbers 1991 ; Denis et al. 2007), elle n'a pas trouvé exemple parmi les fourmis conchicoles puisque aucune larve ou nymphe de gyne n'a été trouvé dans ces nids satellites.

Ce n'est peut-être pas la recherche de plus d'espace qui poussent les colonies plurinidales à faire un nid satellite dans une coquille, mais la recherche d'un lieu idéal, au microclimat favorable, pour la maturation des nymphes. Les coquilles pourraient servir d'incubateur, de nid maturateur de nymphes.

3.3.2. Limite de l'espace interne de la coquille pour les fourmis

Hormis quelques cas, la coquille pouvait toujours contenir largement plus du double d'individus composant le nid. Toutes les colonies de fourmis se trouvaient au fond de la coquille, notamment les reproductrices et le couvain. Cependant, dans deux cas, la coquille était plus ou moins remplie de terre et une colonie d'*Anochetus simoni* (ouvrières et cocons) de Buerarema, une de *Thaumatomyrmex* sp.1 (colonie complète) d'Ilhéus-BA-CEPEC Murraya ont été trouvées dans une coquille de MG dans des cavités creusées dans la terre au milieu de la coquille et à proximité de l'entrée.

Les coquilles ont un volume déterminé, il n'y a pas de possibilité d'augmenter leur espace interne après la mort du mollusque constructeur, mais la majorité des fourmis



récoltées dans les coquilles ont des ouvrières de taille inférieure à 5 mm et/ou le nombre d'individus composant le nid au stade de développement atteint par la colonie (par exemple la fondation) est assez petit pour que tous puissent se loger dans la coquille où ces fourmis ont élu domicile. Donc, comme pour les branchettes et les fruits de cacaoyer, la taille des colonies n'est pas forcément limitée par le volume de la cavité (Fowler 1993 ; Carvalho & Vasconcelos 2002). Surtout, elles peuvent utiliser plusieurs de ces structures proches pour former une colonie plurinidale lorsque la taille de la colonie augmente et que l'espace interne devient limité (*e.g.* : Stuart 1985 ; Byrne 1994), mais cette stratégie a montré ses limites pour le cas particulier d'une espèce vivant dans les domaties des feuilles d'une myrmécophyte (Fonseca 1993), ou alors elles peuvent changer de site de nidification et en choisir un plus grand (*e.g.* : Thomas 2002 ; Dornhaus et al. 2004). Ce n'est pas étonnant si l'on considère que les sites de nidification disponibles au niveau de la litière et dont le volume interne est souvent limité, ont pu avoir des implications évolutives sur l'histoire de vie et la taille des colonies des espèces de fourmis occupant cette strate des forêts tropicales (Wilson 1959 ; Hölldobler & Wilson 1990 p. 160 ; Byrne 1994). Ces fourmis se sont adaptées à cet habitat et sont à même de choisir les structures creuses qui leur sont adéquates (*e.g.* : Herbers & Banschbach 1995 ; Pratt & Pierce 2001 ; Visscher 2007 ; Robinson et al. 2009) et de les modifier suivant leurs besoins et leurs capacités (*e.g.* : Pratt & Pierce 2001 ; Aleksiev et al. 2007a).

Pour les espèces de plus de 5 mm, trois nids d'*Odontomachus haematodus*, une fourmi de 10 mm ont été trouvés dans l'aire Ilhéus-BA-Première : deux fondations dans des coquilles d'OS de classes de volumes 2 et 3 et un nid de maturation avec des ouvrières et des cocons dans un MG de classe de volume 5. Cinq nids d'ouvrières et cocons d'une autre *Odontomachus*, *O. meinerti*, dont les ouvrières font 7 mm de long, ont été récoltés : un nid dans une coquille de Spp&Rsp de classe 2 de volumes avec deux ouvrières et quelques cocons à Ilhéus-BA-Première, un nid dans la coquille d'un MGJ de volume de classe 5 à Itororó-BA-Cacao, trois nids à Buerarema-BA, deux dans un MG de volume de classe 5 et un dans un juvénile de MG de volume de classe 3 et deux nids dans l'aire Ilhéus-BA-Typhlo-meire dans des coquilles d'OS de classes de volumes 2 ; *Pachycondyla constricta*, une fourmi d'environ 7 mm de longueur avec trois nids à Ilhéus-BA-Première, deux avec gyne, ouvrières et couvain et un avec seulement des ouvrières et du couvain, tous les trois dans des coquilles de MG de classe de volume 5 et deux nids d'ouvrières et couvain dans l'aire Ilhéus-BA-Typhlo-meire dans des coquilles



d'OS de classes de volumes 2 ; *Pachycondyla* cf. *venusta* 5 mm, à Itororó-BA-Cacao, un nid avec gyne, ouvrières et couvain dans une coquille de MG de classe de volume 5 remplie de terre ; *Pachycondyla harpax* 8,5 mm dans l'aire Buerarema BA, deux nids d'ouvrières et couvain, l'un dans une coquille d'AB de classe 3 de volume et l'autre dans une coquille de MG de classe de volume 5. Il n'y a pas non plus de problème d'espace pour ces grandes espèces de fourmis puisqu'elles occupent des coquilles de gros volume ou alors le stade de la colonie (fondation) ou la particularité de la composition du nid (nid maturateur) n'exigent pas d'occuper un grand espace. Les coquilles peuvent être la structure creuse idéale dans laquelle initier une colonie pour certaines fourmis comme *O. haematodus*, elles l'abandonneront lorsque le nombre d'individus sera devenu trop grand pour tenir dedans. L'espace interne des coquilles n'est pas un facteur limitant pour des fourmis dont le mode de vie est déjà adapté à l'occupation et l'exploitation de la litière des forêts tropicales.

3.3.3. Des coquilles abritant plus d'une espèce de fourmi

Dans sept coquilles les nids de deux espèces différentes ont été trouvés (tableau A3-13) soit 0,5% de toutes les coquilles récoltées et 1,4% de celles occupées par des fourmis. Quelques ouvrières d'*Anochetus simoni* ont été trouvées dans la coquille de *Mirinaba erythrosoma* dans laquelle une colonie de *Thaumatomyrmex* sp.1 (femelles et couvain) avait fait son nid. Par deux fois une colonie d'*Apterostigma* sp. complexe *pilosum* et une de *Cyphomyrmex salvini* ont été rencontrées dans la même coquille de *Megalobulimus gummatum* avec une racine ramifiée à l'intérieur. Les deux espèces avaient des ouvrières et du couvain en plus d'au moins un champignon, mais le degré d'association entre elles n'a pas pu être étudié. Par deux fois aussi, une espèce de Dacetini a été trouvée dans la même coquille qu'un nid de *Paratrechina* sp., une espèce plus grande. Et par deux fois encore, *Odontomachus meinerti* (ouvrières et cocons), une grande espèce, partageait sa coquille avec une espèce beaucoup plus petite. Pour trois de ces quatre cas, la coquille est d'un grand volume (classe 5) et la terre offre une barrière inter-coloniale : à Itororó-BA-Cacao dans une coquille de MG remplie de terre, pour *Pheidole* sp.1 (ouvrières et couvain) et *Odontomachus meinerti* (ouvrières et cocons) et pour *Strumigenys elongata* (colonie complète) et *Paratrechina* sp.2 (ouvrière et couvain) ; à Buerarema-BA dans une coquille de MG remplie de terre et de racines, entre *Strumigenys elongata* (colonie complète) et *Odontomachus meinerti* (ouvrières et cocons). Le quatrième cas est différent parce que c'est uniquement une gyne de *Strumigenys gundlachi* qui a été trouvée près de l'entrée dans une coquille de S&Rsp vide de matières et qui



contenait déjà une colonie de *Paratrechina* sp.1 à Ilhéus-BA-CEPEC Erythrina. Comme il s'agit d'une gyne seule il est probable qu'elle ne soit entrée dans cette coquille que pour y trouver un refuge temporaire avant de poursuivre sa recherche d'un lieu adéquat pour nidifier.

En dehors des trois cas particuliers cités ci-après, lorsque deux espèces de fourmis nidifient dans la même coquille celle-ci est toujours d'un grand volume et remplie de terre. L'espace interne de la coquille doit être suffisant pour que les nids des deux espèces puissent s'y développer indépendamment et la terre est sans doute un matériau nécessaire pour délimiter l'espace de chaque nid spécifique. Comme il y a un certain nombre de coquilles disponibles, qu'il n'y a donc pas forcément de limitation du nombre de sites de nidification, et comme à chaque fois l'une des espèces est plus petite que l'autre, il peut s'agir de cas de lestobiose : une petite espèce nidifie dans les murs du nid construit par une autre espèce plus grande et ses ouvrières entrent furtivement dans les chambres de celles-ci pour se nourrir des restes, voler de la nourriture ou s'attaquer au couvain (Forel 1901 ; Wheeler 1910 p. 427). Il existe peu d'études relatant le partage d'un même site de nidification par plusieurs espèces de fourmis. Parmi celles qui utilisent des structures sur la litière, on peut en retrouver plusieurs dans la même branchette (e.g. : Byrne 1994). Dans 100 fruits de cacao tombés au sol et en voie de décomposition, il n'y a qu'une seule espèce de fourmis par fruit (Fowler 1993) alors même que le volume disponible est supérieur à celui des coquilles et qu'il y a souvent plusieurs trous d'accès à l'intérieur du fruit. Pour les fruits du *Dipteryx panamensis*, 1,2% abritent deux espèces de fourmis, cela représente 3,9% des fruits colonisés (Jahyny B. données non publiées). C'est légèrement plus que pour les coquilles. Les espèces forment généralement leur nid à chaque bout de la cosse ovale, où les fourmis accèdent par le trou formé par l'animal qui a extrait la graine, sur le côté en position centrale et/ou à chaque bout du fruit ; ou bien dans certains cas, le nid est dans le bois de l'endocarpe¹¹¹. Les deux bouts de l'endocarpe sont le plus souvent ouverts lorsque deux colonies de fourmis sont présentes dans la cosse et qu'il n'y a pas d'ouverture sur le côté (Jahyny B. données non publiées). En dehors des cas de lestobiose, un accès direct au nid, sans avoir à passer trop près du nid de l'autre colonie, semble être une condition *sine qua non* pour avoir deux colonies distinctes dans une même structure creuse. Le partage de certains types de sites de nidification, comme une pierre sur le sol, peut toutefois être plus fréquent (voir Robinson 2008).

¹¹¹ Aucune colonie mixte, avec le mélange des membres de chaque espèce, n'a été récoltée.



Le cas des ouvrières d'*Anochetus simoni* trouvées dans la même coquille que *Thaumatomyrmex* sp.1 correspond à une usurpation de coquille. Les *A. simoni* se trouvaient au fond de la coquille et dévoraient une nymphe de *Thaumatomyrmex* sp.1 dont les femelles étaient près de l'entrée de la coquille avec des immatures dans les mandibules. Le cas des *Apterostigma* sp. et *Cyphomyrmex salvini*, des fourmis cultivatrices de champignons, correspond certainement à un nouveau cas de parabiose, voire de mutualisme entre deux Attini inférieures. Par deux fois ces deux espèces ont été rencontrées dans la même coquille du morphotype MG avec une racine ramifiée à l'intérieur, elles avaient des ouvrières et du couvain en plus d'un ou plusieurs champignons, mais le degré d'association entre elles n'a pas pu être étudié. Lors du triage de ces coquilles, tous les individus étaient morts et en voie de décomposition, il n'est pas exclu que des gynes de ces espèces aient été présentes au milieu des ouvrières. La première parabiose entre ces deux genres d'Attini basales a été décrite récemment d'Amazonie (Brésil) (Sanhudo et al. 2008), elle impliquait une colonie d'*Apterostigma urichii* Forel et une de *Cyphomyrmex faunulus* Wheeler trouvée dans une branchette en décomposition. Sanhudo et al. (2008) suggèrent que la présence de sites de nidification favorables peut être limitée et que certaines fourmis, qui ne rentrent pas en compétition pour les ressources alimentaires, pourraient partager le même nid surtout si elles forment de petites colonies et ne peuvent pas défendre efficacement le site de nidification. Pourtant, à Itororó-BA-Cacao où a été récoltée cette association, les coquilles de MG sont à presque 70% vides et les sites de nidification ne sont sans doute pas un facteur limitant. Ce nouveau cas dans la Forêt Atlantique, montre que ce type d'association entre deux Attini basales des genres *Apterostigma* et *Cyphomyrmex*, n'est pas rare, pourrait avoir une origine ancienne et ne serait donc pas forcément fortuit.

Les coquilles peuvent donc abriter des associations intéressantes entre fourmis d'espèces différentes, de la parabiose au mutualisme. Mais la présence de plus d'une espèce dans une même coquille reste plutôt anecdotique, l'unique entrée et la structure interne de la coquille ne doit pas faciliter la cohabitation de deux colonies, alors qu'elles peuvent aussi représenter des sites de nidification limités devant donc être défendus.



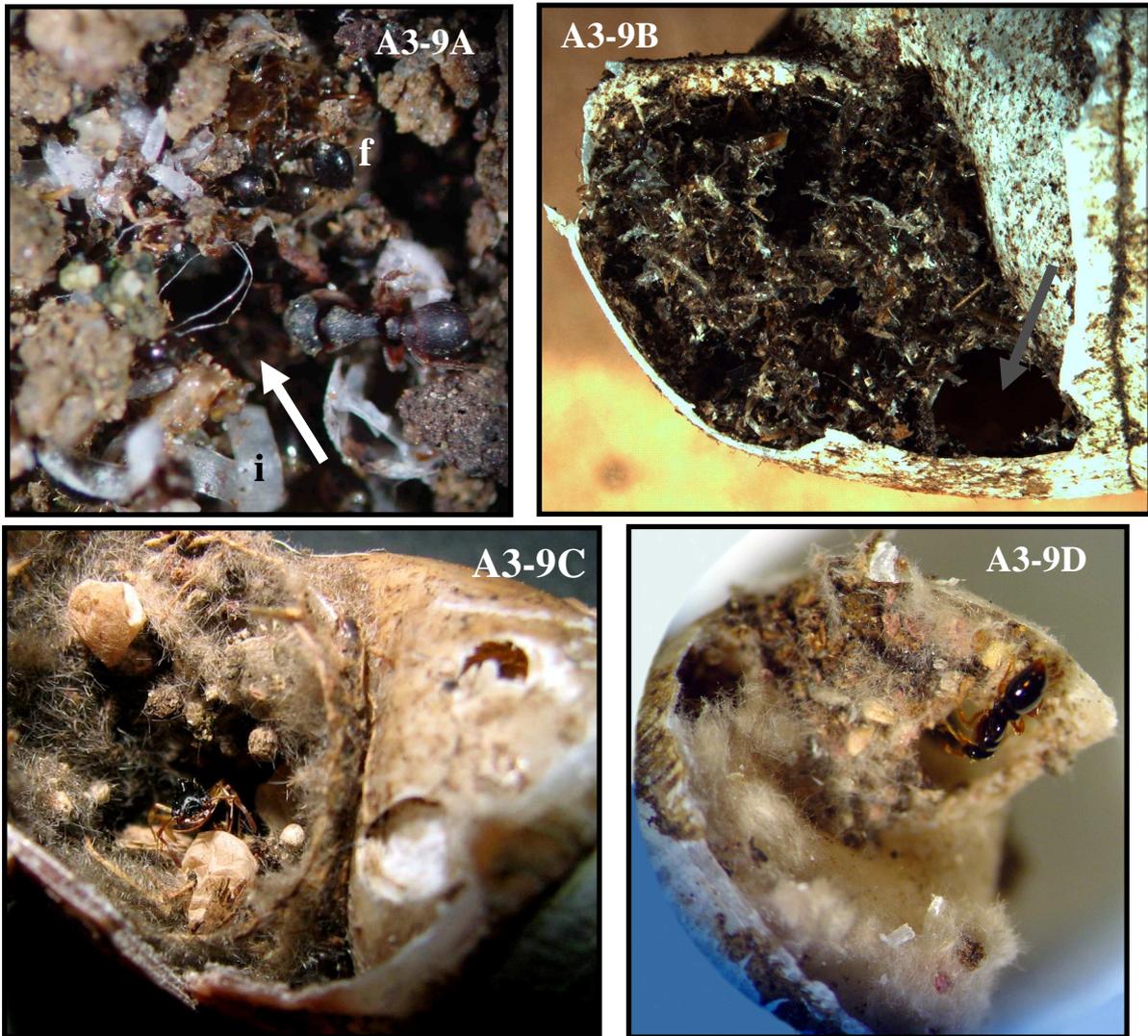


Figure A3-9A. Entrée (flèche blanche), creusée dans la terre qui bouche l'ouverture de la coquille, d'un nid de *Basiceros rugiferum* entourée d'abdomens de fourmis (f), de bouts d'exosquelette d'Isopoda (i) et de restes d'autres arthropodes, une des ouvrières de la colonie marche en direction de cette unique entrée. Le nid était dans une coquille de morphotype OS récoltée dans l'aire Ilhéus-BA-Première.

Figure A3-9B. Mur constitué de restes d'arthropodes et fabriquée par les ouvrières d'une colonie de *Wasmannia auropunctata* qui l'ont placé un peu après l'ouverture de la coquille de morphotype NC&OO et qui ont laissé une unique petite entrée circulaire (flèche grise) afin de pénétrer à l'intérieur de la coquille pour s'y protéger (aire Itambé-BA-OO).

Figure A3-9C. Mur construit par des femelles de *Thaumatomyrmex contumax* à partir de trichomes de *Penicillata*, de plusieurs cocons de cette fourmi et de divers débris, il est situé au milieu de la coquille de morphotype MG récoltée à Itapetinga (BA, Brésil), une femelle de cette *Thaumatomyrmex* sort de l'unique entrée.

Figure A3-9D. Mur construit par des femelles de *Thaumatomyrmex* sp.1 à partir de trichomes de *Penicillata* et de divers débris, il est situé à l'intérieur d'une coquille de morphotype NC&OO récolté dans l'aire Itambé-BA-OO, des touffes de trichomes caudaux de *Penicillata* forme un tapis épais sur la paroi interne de la partie de la spire juste avant le mur.



3.3.4. Indices de présence de certaines espèces de fourmis ou traces d'anciennes occupations

Trois genres ont l'entrée de leur nid tout à fait caractéristique qui trahit leur présence dans la coquille. Les espèces de *Basiceros* disposent des fragments d'arthropodes sur le côté externe de la terre qui bouche l'ouverture de la coquille et sont donc visibles sans avoir à ouvrir la coquille (fig. A3-9A). *Wasmannia auropunctata* fait de même, mais elle se sert de ces fragments d'arthropodes pour construire une cloison, voire obstruer la coquille ; elle y agglomère aussi les exuvies de ses larves et de ses nymphes (fig. A3-9B). Le mur est plus ou moins loin de l'ouverture de la coquille suivant la taille de la colonie de *W. auropunctata* qui se trouve toujours dans le fond de la coquille. Le contenu du nid des nids de *Thaumatomyrmex* spp. est composé des trichomes de leur proie typique : des Penicillata (Myriapoda, Diplopoda), mélangés à des morceaux de bois, de feuilles, excréments d'Isopoda (Crustacea, Malacostraca) et de la terre, pour former des murs, des barrières et des tapis sur les parois à l'intérieur de la coquille (fig. A3-9C et A3-9D). Les autres espèces de fourmis trouvées dans les coquilles d'escargot ne semblent pas construire de structure particulière à l'intérieur. Le transport et l'extraction du contenu de la coquille peuvent toutefois détruire ces structures, elles ne seront donc pas analysées ici.

Grâce aux traces trouvées dans les coquilles, il est parfois possible de déterminer si une coquille vide a été utilisée et abandonnée par une espèce de fourmi. Mais seuls les anciens nids de *W. auropunctata* (seulement pour Itambé) et de *Thaumatomyrmex* spp. peuvent être formellement identifiés. La présence de trichomes de Penicillata dans une coquille prouve sans doute possible son ancienne utilisation par une colonie de *Thaumatomyrmex* puisque c'est le seul genre rencontré dans les coquilles qui se nourrit de Penicillata dans les localités étudiées. La couleur et la taille des cocons vides présents dans le nid permettent de séparer facilement les anciens nids des espèces de *Thaumatomyrmex* formant les deux groupes sympatriques : cocons petits et jaune chez *Thaumatomyrmex* sp.1 (18 anciens nids) et plus grands et d'une couleur beige-marron chez *T. contumax* (11 anciens nids) ou aussi plus grands mais de couleur beige chez *T. mutilatus* (2 anciens nids). Toutefois, pour 45 anciens nids de *Thaumatomyrmex*, l'espèce n'a pas pu être déterminée. A Itambé où de nombreux nids de *W. auropunctata* ont été trouvés, les restes de proies et les exuvies larvaires et des nymphes trahissent formellement l'ancienne utilisation de la coquille par cette fourmi.

Six des dix espèces de fourmis conchicoles, appartenant à trois genres et dominantes dans les coquilles d'escargot, *Thaumatomyrmex* sp.1, *T. mutilatus*, *T.*



contumax, *Wasmannia auropunctata*, *Basiceros petiolatum* et *B. rugiferum*, construisent des structures particulières à l'entrée et/ou à l'intérieur de la coquille. Pour les espèces du genre *Thaumatomyrmex*, les murs, barrières et tapis construits à partir des trichomes de leurs proies *Penicillata*, associées à divers débris, sont disposés dans la coquille et représentent la défense passive de leur nid (voir chapitre 4). La plupart des matériaux utilisés ont été apportés dans la coquille. Pour les *Basiceros*, les fragments d'arthropodes disposés sur la terre qui bouche la coquille et tout autour de l'unique entrée d'accès à la cavité où se trouve la colonie, peuvent constituer un nouveau modèle de défense passive. Ils sont déposés autour de l'entrée et ne servent donc pas à la construire puisqu'ils sont disposés sur la matière (généralement de la terre) qui bouche l'ouverture de la coquille. Ils pourraient alors former un leurre ou un répulsif olfactif pour éviter la prédation notamment par certaines fourmis comme les légionnaires, famille des *Ecitoninae*, qui seraient attirées par l'odeur¹¹² que la colonie émet et qui imprègne de plus en plus le substrat du nid plus les fourmis passent du temps au même endroit (McGlynn et al. 2004¹¹³). L'odeur des restes d'arthropodes pourraient masquer celle du nid des *Basiceros* et même être dissuasive ou répulsive en libérant un parfum qui éloigne les fourmis légionnaires. Certaines abeilles *Meliponini* et *Euglossini* (Hymenoptera, Apoidea, Apidae) utiliseraient cette technique en enduisant leur nid avec du skatole¹¹⁴ dans ce but, mais aussi en collectant et en stockant des excréments d'animaux, pour établir ainsi l'odeur caractéristique d'une aire fraîchement explorée par les fourmis légionnaires (voir Roubik 1989, p. 220)¹¹⁵ que celles-ci éviteront afin de ne pas passer deux fois au même endroit et maximiser ainsi leur fourragement. L'hypothèse de leurre n'est peut-être pas la plus plausible, en effet certaines espèces du genre *Blepharidatta* Wheeler (Myrmicinae, *Blepharidattini*) disposent aussi les restes de divers arthropodes autour de l'entrée du nid situé cette fois dans le sol, mais cela ne semble pas perturber les fourmis légionnaires qui peuvent attaquer les nids, alors que ça attire des

¹¹² L'odeur des proies est sans doute importante pour leur détection par les fourmis légionnaires, mais aucune étude n'a été réalisée jusqu'à présent pour mettre cela en évidence (Gotwald 1995 p. 120 ; McGlynn 2007).

¹¹³ Voir McGlynn 2007 pour une nouvelle analyse du rôle de l'odeur de la colonie de l'espèce qui joue le rôle de proie des fourmis légionnaires : les fourmis *Aphaenogaster araneoides* Emery (Myrmicinae) changeraient fréquemment de nid pour que la propre odeur de la colonie, qui imprègne de plus en plus le substrat du nid plus les fourmis passent du temps au même endroit, ne vienne pas masquer l'odeur caractéristiques des fourmis légionnaires qui s'approcheraient du nid, empêchant la détection rapide de ces dernières ce qui aurait permis de fuir efficacement. Le changement de nid ne serait donc plus pour éviter qu'il soit repéré, mais pour mieux détecter les prédateurs.

¹¹⁴ Plusieurs espèces de fourmis légionnaires produisent cette substance qui leur donne une odeur fétide typique et qui est l'un des composants de la phéromone de piste (voir Hölldobler & Engel 1978 ; Krell 1999).

¹¹⁵ Cela reste toutefois à démontrer puisque ça n'a pas été testé.



arthropodes qui sont chassés par les ouvrières de *Blepharidatta* placées en embuscade pour les chasser (Diniz et al. 1998). Cependant, chez *Basiceros* les restes d'arthropodes sont placés exactement au niveau de l'entrée, formant même parfois une petite cheminée, alors que chez *Blepharidatta* ils sont placés autour, à quelques millimètres ou centimètres de l'ouverture du nid. Le comportement des *Basiceros* et des *Blepharidatta* est toutefois très proche. Celles-ci appartiennent toutes deux à la même sous-famille, celle des Myrmicinae, mais à deux tribus différentes, Dacetini et Blepharidattini respectivement, il peut s'agir d'un cas de convergence éthologique. Quant à *Wasmannia auropunctata*, les ouvrières construisent généralement un seul mur avec des restes d'arthropodes pour cloisonner la coquille afin d'adapter la taille de la cavité à la taille de la colonie qui sera ainsi protégée dans le fond de la coquille. Les fourmis ont cette capacité d'adapter la cavité de nidification à la taille de la colonie (e.g. : Pratt & Pierce 2001 ; Aleksiev et al. 2007a). Contrairement aux espèces de *Thaumatomyrmex* et de *Basiceros* qui sont des espèces au mode de vie cryptique et non dominantes, *W. auropunctata* est une espèce, qui même si elle n'est pas dominante dans les forêts primaires de son aire d'origine, peut l'être localement et supplanter les autres espèces dans la région de cette étude et notamment dans les milieux perturbés et les cacaoyères (Delabie 1988 ; Majer et al. 1994 ; Medeiros et al. 1995 ; Delabie et al. 2007 ; voir aussi Orivel et al. 2009). Ce doit être le cas à Itambé-BA (forêt secondaire avec exploitation du bois et incursions de bovidés (Vertebrata, Mammalia, Ruminantia, Bovidae)), mais aussi dans la zone de cacaoyères de la CEPLAC d'Ilhéus où ont été plantés les arbres exotiques du genre *Murraya* (Ilhéus-BA-CEPEC *Murraya*)¹¹⁶. Même s'il lui a été trouvé un prédateur spécialisé efficace, une fourmi légionnaire, *Neivamyrmex compressinodis* Borgmeier en Guyane Française (Ecitoninae, Ecitonini) (Le Breton et al. 2007), *W. auropunctata* reste une espèce qui a une certaine défense active, les colonies sont populeuses et les ouvrières sont très agressives, et ont donc la capacité de défendre leurs ressources. Le mur fabriqué à partir de restes d'arthropodes sert sans doute plus à adapter la taille de la cavité à celle de la colonie, à maintenir plus constant le climat interne de la coquille et à ajuster la taille de l'entrée du nid à celle des ouvrières. Cette fourmi a de plus plusieurs stratégies de nidification et les coquilles sont le plus souvent utilisées uniquement pour la maturation des nymphes, la partie de la colonie avec les reproductrices se trouve sûrement dans une structure mieux protégée et cachée.

¹¹⁶ *Wasmannia auropunctata* est considérée comme dominante dans ces aires aux vues du nombre de ses nids qui y ont été récoltés.



Parmi les six espèces de fourmis conchicoles les plus représentées dans les coquilles (77,3% des nids récoltés), cinq intègrent à la coquille une défense passive (*Thaumatomyrmex* et *Basiceros*) et la dernière est une espèce potentiellement dominante (*W. auropunctata*). Le mode de vie conchicole chez les fourmis, la nidification dans une cavité pérenne en cul-de-sac avec une grande et unique ouverture, est donc peut-être dépendant d'une bonne capacité de défense, passive et/ou active, de la part des fourmis qui le pratiquent. Plusieurs fourmis légionnaires appartenant à la sous-famille Ecitoninae sont présentes dans la région d'étude et ont certainement un impact non négligeable sur les fourmis conchicole. Ces fourmis se caractérisent par un comportement de chasse en groupe massif et un mode de vie nomade¹¹⁷ (Wilson 1958 ; Gotwald 1982, 1988, 1995). Elles explorent chaque cavité sur leur passage (obs. pers.) et ont un certain impact, direct ou indirect, sur la faune notamment d'insectes, d'arachnides et autres invertébrés (e.g. : Otis et al. 1986 ; Vieira & Höfer 1998 ; voir Gotwald 1995). Certaines espèces, comme *Eciton burchellii* Westwood (Ecitoninae, Ecitonini) fourragent au niveau de la litière et sont des prédateurs généralistes (obs. pers. ; voir Gotwald 1995 p. 36). Les animaux conchicoles de la région d'étude sont sans doute plus exposées aux raides de ces fourmis qu'à la prédation par d'autres animaux insectivores importants tels certains reptiles et mammifères, pour lesquels la coquille constitue un obstacle à la capture de la proie. Une même aire de la CEPLAC d'Ilhéus peut être explorée plusieurs fois dans l'année par des fourmis légionnaires telles *E. burchellii* et *Labidus* sp. (Ecitoninae, Ecitonini) (obs. pers.), les raides de l'ensemble des espèces de la communauté de fourmis légionnaire peuvent être en effet très fréquents en forêt tropicale (Kaspari & O'Donnell 2003). Parmi les fourmis, qui font partie des invertébrés les plus chassés par les fourmis légionnaires (voir Gotwald 1995), certaines ont développé des stratégies de défense spécifique contre leurs attaques (voir Gotwald 1995 ; McGlynn 2007) pour faire face à cette menace constante. L'utilisation des coquilles semble requérir certaines adaptations spécifiques qui sont liées à la défense du nid. L'absence de certains genres de fourmis dans les coquilles est peut-être due à leur incapacité à protéger ce type de site de nidification.

3.3.5. Réutilisation des coquilles par les fourmis

Vingt-sept cas de réutilisation de l'ancien nid d'une espèce par une autre et un cas d'occupation successive d'une coquille par trois espèces différentes ont été identifiés. La

¹¹⁷ Une brève discussion sur les caractéristiques des fourmis légionnaires est exposée dans l'annexe 4.



majorité provient d'Itambé-BA (25 cas). Seize colonies de *W. auropunctata* ont été trouvées dans d'anciens nids de *Thaumatomyrmex* spp. contre une colonie de *T. mutilatus* occupant un ancien nid de *W. auropunctata*. Huit coquilles avaient des traces d'occupation à la fois de *W. auropunctata* et de *Thaumatomyrmex* sp. L'une de ces coquilles abritait une colonie d'*Hypoponera* sp.2. Une colonie d'*Anochetus simoni* a été trouvée dans un ancien nid de *T. contumax* à Buerarema-BA et une autre à Ilhéus-BA-Typhlo-meire.

Une même coquille peut être utilisée par plusieurs espèces de fourmis successivement, soit après son abandon par la première espèce, soit après usurpation de la coquille par une autre colonie de fourmis. Ces deux évènements sont fréquents dans la communauté des fourmis utilisatrices de branchettes (e.g. : Brian 1952 ; Yamaguchi 1992) et devraient l'être d'autant plus parmi celle des coquilles dont la durée de vie est probablement supérieure à celle des branchettes. Les fourmis peuvent sans doute compléter au moins un cycle de vie de la colonie dans une coquille qui doit donc rester un temps suffisant dans le milieu. Le nombre de nids réutilisés est toutefois certainement largement sous-estimé puisque toutes les fourmis ne laissent pas de traces claires d'utilisation ou celles-ci peuvent disparaître peu à peu, que les coquilles restent plusieurs années dans le milieu sans souffrir trop de dommages (obs. pers.) et que de nombreuses espèces de fourmis de la litière sont connues pour changer fréquemment de nids (Smallwood 1982 ; Byrne 1994 ; Peeters 1997 ; Foitzik & Heinze 1998). Le plus grand nombre de cas de réutilisation de coquille a été trouvé dans les aires d'Itambé-BA. C'est sans doute dû au fait que les espèces prédominantes dans les coquilles de cette localité, *W. auropunctata* et *Thaumatomyrmex* spp. laissent des traces de leur présence identifiables dans les coquilles, contrairement à la plupart des autres espèces de fourmis conchicoles. Ou alors, les coquilles présentent dans cette localité qui reçoit moins de 700 mm de pluies annuelles subissent peut-être moins les effets de l'érosion et subsistent plus longtemps dans le milieu où elles s'accumulent.

3.3.6. Caractéristiques et partition des coquilles d'escargot occupées par des fourmis

Morphotypes. Les différents morphotypes de coquilles ne sont pas présents avec la même abondance dans le milieu et leur taux d'occupation par les fourmis n'est pas proportionnel à leur fréquence dans trois aires sur 11 : Ilhéus-BA-Typhlo-meire, Ilhéus-BA-



CEPEC Erythrina et Itororó-BA-Cacao (fig. A3-3¹¹⁸). A Ilhéus-BA-Typhlo-meire les sept coquilles des morphotypes P&Spp et Msp sont toutes occupées par des fourmis ; à Ilhéus-BA-CEPEC Erythrina quatre des cinq coquilles des trois morphotypes les plus rares mais aussi les plus gros récoltés dans cette aire, AB, MG et Rspp, sont occupées par des fourmis ; et à Itororó-BA-Cacao seules les coquilles MG et MGJ abritent des fourmis (fig. A3-3).

Les morphotypes ont un taux moyen d'occupation de 22,9% ± 9,3% (tableau A3-16). Les morphotypes AB, Lspp et OS ont le plus fort taux d'occupation (>30%) mais le taux d'occupation des autres morphotypes est tout de même supérieur à 20% sauf pour Hspp et Asp qui sont peu utilisés par les fourmis (tableau A3-16).

Tableau A3-16. Détails, à partir des données cumulées de toutes les aires de récolte, de l'occupation par les fourmis des différents morphotypes de coquilles récoltés.

Morphotypes	Nombre total de coquilles récoltées	Nombre de coquilles habitées par des fourmis	Pourcentage de chaque morphotype	Pourcentage de coquille avec fourmis pour chaque morphotype
Hspp	206	11	13,5	5,3
Asp	23	2	1,5	8,7
Lspp. (LC et LS)	65	21	4,2	32,3
S&Rspp	196	42	12,8	21,4
Bsp	33	7	2,2	21,2
P&Spp	25	6	1,6	24
Rspp	69	13	4,5	18,8
OS	190	62	12,4	32,6
NC&OO	377	85	24,6	22,5
AB	8	3	0,5	37,5
Msp	29	7	1,9	24,1
MGs	310	82	20,2	26,5
Total	1531	341	Moyenne	22,9
			Ecart type	9,3

Volumes. Le taux d'occupation par les fourmis des différentes classes n'est pas proportionnel à la fréquence de chaque classe pour quatre aires sur 11 : Ilhéus-BA-Typhlo-meire, Ilhéus-BA-CEPEC Erythrina, Itororó-BA et Itororó-BA-Cacao (fig. A3-4). A Ilhéus-BA-Typhlo-meire, six des sept coquilles des classe 3 et 4 sont occupées alors que les classes des extrêmes (1 et 5) ne le sont que faiblement ; à Ilhéus-BA-CEPEC Erythrina quatre des cinq coquilles des classes 3 et 5 sont occupées, alors que la classe 1 qui représente presque 75% des coquilles récoltées a un taux d'occupation inférieur à 5% ; à Itororó-BA la classe 1, celle avec le plus grand nombre de coquilles, a un faible taux d'occupation alors que la classe

¹¹⁸ Les figures A3-3, A3-4, A3-5 et A3-8 ont été placées après les références bibliographiques, à la fin de cette annexe.



5 avec cinq fois moins de coquilles a un taux d'occupation trois fois supérieur ; à Itororó-BA-Cacao seules les coquilles de la classe 5 abritent des fourmis (fig. A3-4¹¹⁹).

Alors qu'elle représente quasiment 50% des coquilles récoltées, la classe 1 de volumes a le taux d'occupation par les fourmis le plus faible (<20%). Pour les autres classes le nombre de coquilles habitées est supérieur à 25% (tableau A3-17). Les classes de volumes 3 et 4, les moins bien représentées (moins de 5% des coquilles), ont le plus fort taux d'occupation. Cependant, le nombre d'espèces différentes de fourmis dans une classe est le plus bas chez ces deux là (tableau A3-17). Les classes 2 et 5, la deuxième plus petite et la plus grande, ont le plus grand nombre d'espèces différentes alors même que le nombre de coquilles récoltées rentrant dans ces classes de volumes est bien inférieur à celui de la classe 1 (tableau A3-17).

Tableau A3-17. Nombre total (%) de coquilles dans chaque classe de volumes et nombre total (%) de coquilles occupées par des fourmis pour chaque classe (données cumulées de toutes les aires de récolte).

Classes de volumes	Total (%) (ensemble des aires)	Nombre (%) de coquilles occupées par des fourmis et nombre d'espèces de fourmis [x]
1	709 (46,3%)	125 (17,6%) [11]
2	442 (28,9%)	114 (25,8%) [16]
3	40 (2,6%)	12 (30,0%) [9]
4	34 (2,2%)	10 (29,4%) [3]
5	306 (20,0%)	80 (26,1%) [23]
Nombre total de coquilles récoltées	1531	341

Aire d'ouverture. Le taux d'occupation par les fourmis des différentes classes n'est pas proportionnel à la fréquence de chaque classe pour quatre aires sur 11 : Ilhéus-BA-Typhlo-meire, Ilhéus-BA-CEPEC Erythrina, Itororó-BA et Itororó-BA-Cacao (fig. A3-5). Dans ces aires, les classes avec le plus faible nombre de coquilles ont aussi le plus bas taux d'occupation. A Ilhéus-BA-Typhlo-meire, les classes les moins bien représentées en nombre de coquilles ont un fort taux d'occupation ; à Ilhéus-BA-CEPEC Erythrina, les quatre coquilles des classes 4 et 7 sont occupées par les fourmis, alors que la classe 1 qui représente presque 80% des coquilles récoltées a un taux d'occupation inférieur à 5% ; à Itororó-BA, trois classes parmi les moins bien représentées en nombre de coquilles sont vides, et la classe 1, celle avec le plus de coquilles, a un taux d'occupation assez faible ; et à Itororó-BA-Cacao seule les coquilles de la classe 7 abritent des fourmis (fig. A3-5).

Même constat que pour les classes de volumes, la classe 1 d'aires d'ouverture à le plus bas taux d'occupation (tableau A3-18). Le nombre d'espèces de fourmis est aussi le plus bas

¹¹⁹ Les figures A3-3, A3-4, A3-5 et A3-8 ont été placées après les références bibliographiques, à la fin de cette annexe.



pour les classes les moins bien représentées en nombre de coquille et ce sont les classes 2 et 7, la deuxième plus petite et la plus grande, qui abritent le plus de fourmis différentes bien que ce soit la classe 1 qui représente 50% des coquilles récoltées (tableau A3-18).

Tableau A3-18. Nombre (%) de coquilles dans chaque classe d'aires d'ouverture et nombre total (%) de coquilles occupées par des fourmis pour chaque classe (données cumulées de toutes les aires de récolte).

Classes d'aires d'ouverture	Total (%) (ensemble des aires)	Nombre (%) de coquilles occupées par des fourmis et nombre d'espèces de fourmis [x]
1	777 (50,8%)	140 (18,0%) [13]
2	281 (18,4%)	80 (28,5%) [15]
3	46 (3,0%)	10 (21,7%) [6]
4	63 (4,1%)	14 (22,2%) [7]
5	32 (2,1%)	11 (34,4%) [6]
6	13 (0,8%)	3 (23,1%) [2]
7	319 (20,8%)	83 (26,0%) [23]
Nombre total de coquilles récoltées	1531	341

Dans la plupart des aires de récolte la fréquence d'occupation par les fourmis des coquilles des différents morphotypes, classes de volumes et d'aires d'ouverture n'est pas statistiquement différente, les fourmis occupent donc pareillement les diverses catégories de coquilles qui leur sont proposées. Cependant, certains morphotypes sont moins utilisés par les fourmis et il arrive que dans plusieurs aires les morphotypes ou les classes les moins représentés soient sur-occupés. Il y a peut-être un effet de la rareté dans ce cas. Des expérimentations, comme l'augmentation par exemple du nombre de coquilles des catégories sous-représentées, pourraient déterminer si la sur-occupation résulte ou non d'une réelle préférence pour ce type de coquille. Ce phénomène doit correspondre à celui trouvé chez une communauté de fourmis utilisant des structures ligneuses sur la litière, qui a été détecté à partir de l'occupation de nids artificiels ajoutés sur la litière et dont certains pourraient être limités ou alors être préférés par les fourmis parce qu'ils sont peut-être plus adéquats (Friedrich & Philpott 2009).

Deux morphotypes sont particulièrement peu utilisés : Hsp qui est présent dans toutes les aires et Asp trouvé uniquement à Itororó-BA. Ces morphotypes sont particuliers, ils sont les moins utilisés par les fourmis et aucun autre invertébré que ces insectes n'y a été trouvé. Ils font partie des plus petites coquilles, faisant au plus 1 cm pour le premier et 2,5 cm pour le deuxième, le volume pouvant dépasser tout juste le millilitre. Ce sont les deux seuls taxons récoltés qui ne font pas parti des Pulmonata. Ils appartiennent respectivement aux Neritimorpha et aux Caenogastropoda qui ont la particularité de posséder un opercule. L'opercule sert à boucher l'ouverture de la



coquille et protège ainsi la tête et le pied une fois ceux-ci rétractés dans la coquille (Checa & Jimenez-Jimenez 1998). Le petit volume offert par ces deux morphotypes ainsi que l'opercule qui peut empêcher et retarder l'utilisation de la cavité interne de la coquille en l'obstruant, même après la mort de son constructeur, peuvent être les causes de la sous-exploitation de ce type de coquille. Aucune puppe de Diptera n'a été trouvée à l'intérieur de ces coquilles, ce qui peut indiquer qu'à la mort du mollusque, l'opercule peut effectivement bloquer l'accès à son corps un temps suffisant pour qu'il ne soit plus intéressant pour que les femelles de Diptera y pondent leurs œufs. La forme de l'ouverture - grande par rapport à la coquille - et de la cavité interne - une seule chambre après un large couloir - des coquilles de Hspp ne sont peut-être pas non plus très adéquates, notamment en termes de défense, pour les fourmis.

Lorsque les aires sont prises dans leur ensemble, le taux d'occupation par les fourmis des divers morphotypes et des classes de volumes et d'aires d'ouverture, est différent, mais lorsqu'on retire de l'analyse globale les morphotypes Hspp et Asp, la distribution des nids de fourmis dans les morphotypes et ces deux classes est proportionnelle à leur fréquence ($p = 0,4713$ pour les morphotypes, $p = 0,7758$ pour les classes de volumes et $p = 0,6194$ pour les classes d'aires d'ouverture). Tous les morphotypes de coquilles ne doivent peut-être pas être traités de la même manière.

Pour l'analyse du volume, les coquilles de classes de volumes 1, dont font partie celles de Hspp et Asp, sont les plus fréquentes mais ont le taux d'occupation par les fourmis le plus bas, le contraire des classes de volumes 3 et 4 dont le taux d'occupation est le plus élevé alors qu'elles sont les plus rares, la raison pour laquelle on y trouve toutefois le moins d'espèces de fourmis différentes. Une cavité de volume inférieur au millilitre est peut-être trop limitée pour la plupart des espèces de fourmis conchicoles de la région, mais est aussi plus difficile à localiser que des coquilles plus grosses. Un millilitre est sans doute le volume inférieur limite d'occupation. Les coquilles de petit volume sont quand même bien utilisées et la différence n'est pas si grande avec celles de plus gros volumes, notamment lorsque les données des morphotypes particuliers Hspp et Asp sont retirées de l'analyse. Le taux de coquilles de volumes de classe 1 occupées par les fourmis remonte ainsi à 23,2% lorsqu'on retire ces deux morphotypes. Les caractéristiques des autres types de coquille de volume inférieur au millilitre, notamment Bsp, Lspp et NC&OO, sont peut-être moins contraignantes ou plus en adéquation avec l'utilisation de la coquille comme site de nidification par les fourmis,



elles n'ont ainsi pas d'opercule, elles ont plus d'un tour de spire et/ou une étroite ouverture. Les fourmis évitent plusieurs types de coquilles mais pourraient les occuper dans certains cas : dans l'aire d'Ilhéus-CEPEC Murraya où moins de 7% des coquilles appartiennent à une classe de volumes supérieure à 2, les espèces *Thaumatomyrmex* sp.1 et *W. auropunctata* utilisent ainsi plus de 40% des coquilles de Hspp et plus de 60% des coquilles de classe de volumes 1 sont occupées. Certaines espèces de fourmis sont donc capables de s'adapter à des coquilles de petits volumes, même si elles ont une préférence pour des coquilles plus grandes. Le volume des coquilles est un facteur important dans la structuration de la guildes des fourmis conchicoles, mais il ne semble toutefois pas être limitant pour elles, chacune s'adaptant suivant ses besoins.

Pour ce qui est de la taille de l'aire d'ouverture, elle est toujours assez grande pour que les fourmis pénètrent dans la coquille. Si de la matière l'obstrue, les fourmis sont capables d'y percer un tunnel et de former une cavité pour avoir accès à l'intérieur. Si aucune matière n'est présente dans la coquille, des fourmis telles *Thaumatomyrmex* spp. et *W. auropunctata* construisent un ou plusieurs murs, avec une ou des ouvertures à partir de divers matériaux exogènes. Le mur est placé de telle sorte que tous les membres du nid puissent se trouver entre lui et le fond de la coquille. Il pourra être avancé ou reculé suivant les variations de taille de la colonie comme le font d'autres fourmis occupant des structures creuses (Aleksiev et al. 2007a), alors que certaines se contentent de réduire l'entrée d'accès à la cavité par une étroite ouverture (Pratt & Pierce 2001). S'il n'y a pas de matériau dans la coquille, la fabrication d'un mur exige d'aller en chercher à l'extérieur, ce qui a forcément un coût (voir Aleksiev et al. 2007b). Les *Thaumatomyrmex* spp. et *W. auropunctata* utilisent, elles, des matériaux provenant de la colonie même, sans surcoût : les trichomes de leurs proies pour *Thaumatomyrmex* spp. et des restes de proies et la mue des larves et des nymphes pour *W. auropunctata*.

Remplissage. Pour le taux de remplissage des coquilles, il y a généralement plus de coquilles vides que remplies de matière (fig. A3-8¹²⁰). Le taux d'occupation par les fourmis des différentes classes n'est proportionnel à la fréquence de chaque classe que pour quatre aires sur 11 : Ilhéus-BA-CEPEC Sol, Ilhéus-BA-CEPEC Erythrina, Ilhéus-BA-CEPEC Murraya et Itambé-BA-OO (fig. A3-8). Dans cinq aires sur les sept dans lesquelles le taux d'occupation n'est pas proportionnel, les coquilles remplies de matières sont plus, en relation

¹²⁰ Les figures A3-3, A3-4, A3-5 et A3-8 ont été placées après les références bibliographiques, à la fin de cette annexe.



à leur fréquence, utilisées par les fourmis. Lorsque les aires sont prises dans leur ensemble, les coquilles remplies de matières sont les moins nombreuses mais elles ont un taux de colonisation supérieur à ceux des coquilles vides et de celles à moitié remplies (tableau A3-19). Les premières abritent aussi le plus grand nombre d'espèces de fourmis différentes, alors que dans les coquilles vides, pourtant les plus nombreuses, on trouve quasiment deux fois moins d'espèces de fourmis différentes (tableau A3-19).

Tableau A3-19. Nombre (%) de coquilles dans chaque classe de remplissage et nombre (%) de coquilles occupées par des fourmis pour chaque classe (données cumulées de toutes les aires).

Classes de remplissage	Total (%) (ensemble des aires)	Nombre (%) de coquilles occupées par des fourmis et nombre d'espèces de fourmis [x]
vide	851 (55,6%)	159 (18,7%) [11]
à moitié remplie	410 (26,8%)	91 (22,2%) [18]
remplie	270 (17,6%)	91 (33,7%) [21]
Nombre total de coquilles récoltées	1531	341

Contrairement aux analyses des morphotypes, des classes de volumes et d'aires d'ouverture, dans la majorité des aires, le taux d'occupation des coquilles des différentes classes de remplissage n'est pas proportionnel à leur fréquence et c'est bien souvent la classe des coquilles remplies de matières qui est sur-occupée. Il en est de même lorsque les aires sont prises dans leur ensemble, le taux d'occupation par les fourmis des classes de remplissage, est différent, même lorsqu'on retire de l'analyse globale les morphotypes Hsp et Asp ($p = 0,0014$). La plupart des fourmis semblent préférer les coquilles remplies de matières et le taux de remplissage est donc un facteur important de leur utilisation. Les fourmis ont besoin d'un microclimat spécial pour se développer de manière optimale. Comme écrit plus haut, les conditions de température et d'hygrométrie à l'intérieur de la coquille vide, suivent les fluctuations journalières du milieu dans lequel celle-ci se trouve. Ce microclimat instable peut être un facteur limitant pour les fourmis de la litière (Black 1987). La présence de matières dans la coquille, entre l'entrée et la colonie au fond, peut offrir des conditions microclimatiques plus constantes et favorables en servant de tampon thermique et hygrométrique, mais aussi en offrant une meilleure protection. En manipulant la matière, déjà présente dans la coquille, de la terre souvent, les fourmis peuvent ajuster la taille de l'entrée d'accès à la cavité où se trouve la colonie. La colonie se trouve généralement dans le fond de la coquille dont la matière en aura été retirée par les fourmis si elle en occupait l'espace.

Les coquilles remplies de terre ont un plus fort taux d'occupation et plus d'espèces de fourmis, cela résulte sans doute du fait qu'il y a un plus grand nombre de fourmis



adaptées à la nidification terricole ou dans des structures creuses au microclimat stable, qu'à des sites de nidification non naturellement protégés qui subissent des fluctuations journalières de température et d'hygrométrie. La nidification dans les coquilles vides est liée aux contraintes de son microclimat interne et de sa défense, auxquelles toutes les espèces de fourmis ne peuvent s'adapter. La construction d'un mur de protection contre les prédateurs, parasites ou compétiteurs et/ou pour maintenir un microclimat constant dans la coquille a en effet un coût (voir Aleksiev et al. 2007b).

3.3.7. Comparaison de l'utilisation des coquilles d'escargot entre les différentes espèces de fourmis d'une aire et analyse du chevauchement de niche

La partition des coquilles entre les différentes espèces de fourmis a pu être étudiée pour les aires Ilhéus-BA-Première, Ilhéus-CEPEC-Murraya et Itambé-BA-OO. Pour les autres aires, le nombre d'espèces de fourmis avec plus de cinq nids localisés n'était pas suffisant.

3.3.7.1. Ilhéus-BA-Première.

A Ilhéus-BA-Première, les genres de fourmis *Thaumatomyrmex* Mayr et *Basiceros* Schulz, chacun représenté par deux espèces, occupent à eux deux 70,5% des coquilles, soit 74 nids trouvés (tableau A3-13). Huit et quatre anciens nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 et de *Thaumatomyrmex contumax* ont aussi été récoltés. *Crematogaster* sp.1 avec huit nids et le groupe des 10 autres espèces¹²¹ avec 23 nids au total ont été inclus dans l'analyse de partition des coquilles avec les quatre espèces des deux premiers genres.

3.3.7.1.1. Ilhéus-BA-Première, morphotypes.

Les morphotypes sont utilisés dans des proportions statistiquement différentes par les deux espèces de *Thaumatomyrmex* (les anciens nids ont été inclus dans cette analyse) (fig. A3-10). *Thaumatomyrmex* sp.1 n'a été trouvée dans aucune coquille de MG ou MGJ et *T. contumax* n'occupe que trois morphotypes de coquilles sur les 10 présents.

La comparaison du choix des différents morphotypes entre les espèces de fourmis, en utilisant l'indice de Morisita-Horn, montre un certain chevauchement et peu de choix différents entre la plupart des paires d'espèces (tableau A3-20A). L'indice de Morisita-Horn des morphotypes est ainsi uniquement faible entre les deux espèces du genre *Thaumatomyrmex* (tableau A3-20A) et ces espèces montrent une différence significative du choix des morphotypes dans lesquels elles nidifient, que les anciens nids soient inclus ou non dans l'analyse (tableau A3-21). *T. contumax* a utilisé cinq coquilles de MGJ et aucune de

¹²¹ Ce groupe sera nommé par la suite « groupe des autres espèces ».



S&Rsp, contre respectivement aucune et 11 coquilles pour *Thaumatomyrmex* sp.1 (fig. A3-10). Il n'y a pas d'autres différences d'utilisation des morphotypes entre les autres espèces (tableau A3-21). Entre *T. contumax* et *B. rugiferum* le test est toutefois seulement légèrement non significatif (tableau A3-21) avec aussi un faible indice de Morisita-Horn, tout juste supérieur à 0,5 (tableau A3-20A), traduisant un faible chevauchement dans l'utilisation des morphotypes. Les coquilles de S&Rsp représentent notamment une coquille sur trois de celles utilisées par *B. rugiferum* contre aucune utilisée pour *T. contumax* (fig. A3-10).

Tableau A3-20A. Chevauchement de niche (Indice de Morisita-Horn) pour les morphotypes (partie droite et en haut) et les classes de volumes (partie gauche et en bas) entre les espèces de fourmis de l'aire Ilhéus-BA-Première dont plus de cinq nids ont été récoltés.

Note pour les tableaux A3-20A et A3-20B : les valeurs sont mises en gras pour les paires espèces avec une différence significative pour la catégorie comparée ($p < 0,05$, test du χ^2) (tableau A3-21).

tableau A3-20A

	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 nids et anciens nids	<i>Thaumatomyrmex</i> <i>contumax</i>	<i>T. contumax</i> nids et anciens nids	<i>Basiceros</i> <i>petiolatum</i>	<i>Basiceros</i> <i>rugiferum</i>	<i>Crematogaster</i> sp.1	
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1			0,426		0,794	0,894	0,751	Morphotypes
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 nids et anciens nids				0,419				
<i>Thaumatomyrmex</i> <i>contumax</i>	0,841*				0,848	0,584	0,823	
<i>T. contumax</i> nids et anciens nids		0,846						
<i>Basiceros</i> <i>petiolatum</i>	0,918		0,87			0,838	0,933	
<i>Basiceros</i> <i>rugiferum</i>	0,981		0,87		0,966		0,7	
<i>Crematogaster</i> sp.1	0,887		0,935		0,971	0,945		
	Classes de volumes							

* La différence est légèrement non significative ($p=0,0622$).

Tableau A3-20B. Chevauchement de niche (Indice de Morisita-Horn) pour les classe d'aires d'ouverture (partie droite et en haut) classes de remplissage (partie gauche et en bas) entre les espèces de fourmis de l'aire Ilhéus-BA-Première dont plus de cinq nids ont été récoltés.

tableau A3-20B

	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 nids et anciens nids	<i>Thaumatomyrmex</i> <i>contumax</i>	<i>T. contumax</i> nids et anciens nids	<i>Basiceros</i> <i>petiolatum</i>	<i>Basiceros</i> <i>rugiferum</i>	<i>Crematogaster</i> sp.1	
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1			0,536		0,767	0,875	0,688	Classes d'aires d'ouverture
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 nids et anciens nids				0,417				
<i>Thaumatomyrmex</i> <i>contumax</i>	0,999				0,868	0,648	0,806	
<i>T. contumax</i> nids et anciens nids		0,982						
<i>Basiceros</i> <i>petiolatum</i>	0*		0			0,842	0,929	
<i>Basiceros</i> <i>rugiferum</i>	0*		0		1		0,68	
<i>Crematogaster</i> sp.1	0,196		0,178		0,711	0,711		
	Classes de remplissage							

* *Thaumatomyrmex* sp.1 n'utilise que des coquilles vides contrairement à *Basiceros* *petiolatum* et *O. rugifera*.



Tableau A3-21. Comparaisons statistiques de l'utilisation des différentes catégories de coquilles entre les espèces de fourmis de l'aire Ilhéus-BA-Première dont au moins cinq nids ou anciens nids ont été récoltés. La case est grisée lorsque le test statistique est significatif au seuil 5%.

Caractéristiques des coquilles		Morphotypes			Volume			Aire d'ouverture			Remplissage		
		Test de Fisher	dl	p	Test de Fisher	dl	p	Test de Fisher	dl	p	Test de Fisher	dl	p
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 (nids + anciens nids)	<i>Thaumatomyrmex contumax</i> (nids + anciens nids)	18,7	7	0,0010	9,9	4	0,0223	16	6	0,0025	3,8	2	0,1228
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	<i>Thaumatomyrmex contumax</i>	13,4	7	0,0149	8,2	4	0,0622	11,6	6	0,0439	0,6	1	0,8500
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	<i>Basiceros rugiferum</i>	10,5	8	0,1325	5,1	4	0,2278	8,2	6	0,1407	(1)		
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	<i>Basiceros petiolatum</i>	7,9	7	0,2979	7,4	4	0,0746	7,9	6	0,1626	(1)		
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	Groupe des autres espèces de fourmis	31,6	8	<0,0001	29,9	4	<0,0001	31,4	6	<0,0001	49,6	2	<0,0001
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1	<i>Crematogaster</i> sp.1	8,4	7	0,2396	8,6	4	0,0364	8,9	6	0,0993	24,85	2	<0,0001
<i>Thaumatomyrmex contumax</i>	<i>Crematogaster</i> sp.1	2,4	4	1,0000	1,9	4	0,8601	4	6	1	9,5	2	0,0047
<i>Thaumatomyrmex contumax</i>	<i>Basiceros petiolatum</i>	2,4	4	1,0000	3,0	3	0,4965	3,2	5	1	(1)		
<i>Thaumatomyrmex contumax</i>	<i>Basiceros rugiferum</i>	7,5	4	0,0571	5,7	4	0,1772	10,5	5	0,0229	(1)		
<i>Thaumatomyrmex contumax</i>	Groupe des autres espèces de fourmis	11,8	5	0,0098	4,2	3	0,1916	5	4	0,2799	16	2	<0,0001
<i>Basiceros petiolatum</i>	<i>Basiceros rugiferum</i>	6,1	5	0,2660	2,3	4	0,5661	5,3	4	0,2263	(2)		
<i>Basiceros petiolatum</i>	Groupe des autres espèces de fourmis	13	6	0,0101	4,5	3	0,1882	5,7	4	0,1766	6,4	2	0,0241
<i>Basiceros rugiferum</i>	Groupe des autres espèces de fourmis	25,5	6	<0,0001	18,1	4	0,0001	21,2	4	<0,0001	18,6	2	<0,0001
<i>Crematogaster</i> sp.1 vs	<i>Basiceros petiolatum</i>	1,2	4	1,0000	1,2	2	1,0000	2	5	1,0000	4,8	2	0,0769
<i>Crematogaster</i> sp.1	<i>Basiceros rugiferum</i>	7,8	5	0,1077	2,6	3	0,3198	8,9	5	0,0592	11,8	2	0,0015
<i>Crematogaster</i> sp.1	Groupe des autres espèces de fourmis	11,1	6	0,0053	4	3	0,2533	7,8	5	0,1095	0,5	2	1

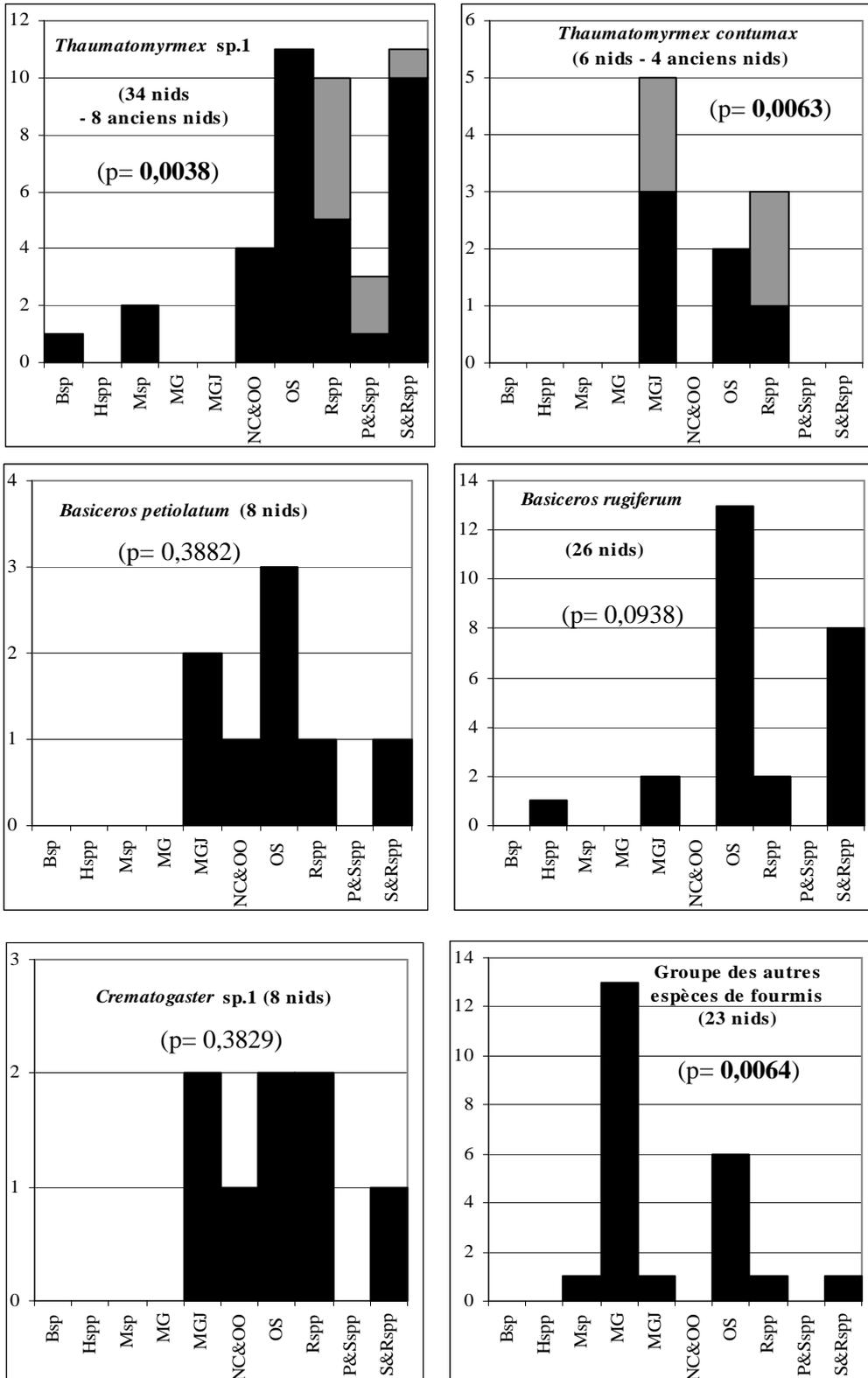
(1) *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Thaumatomyrmex contumax* n'utilisent que des coquilles vides, le contraire de *Basiceros rugiferum* et *Basiceros petiolatum*. (2) les deux espèces n'utilisent que des coquilles vides.



Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot abandonnées sur la communauté de fourmis

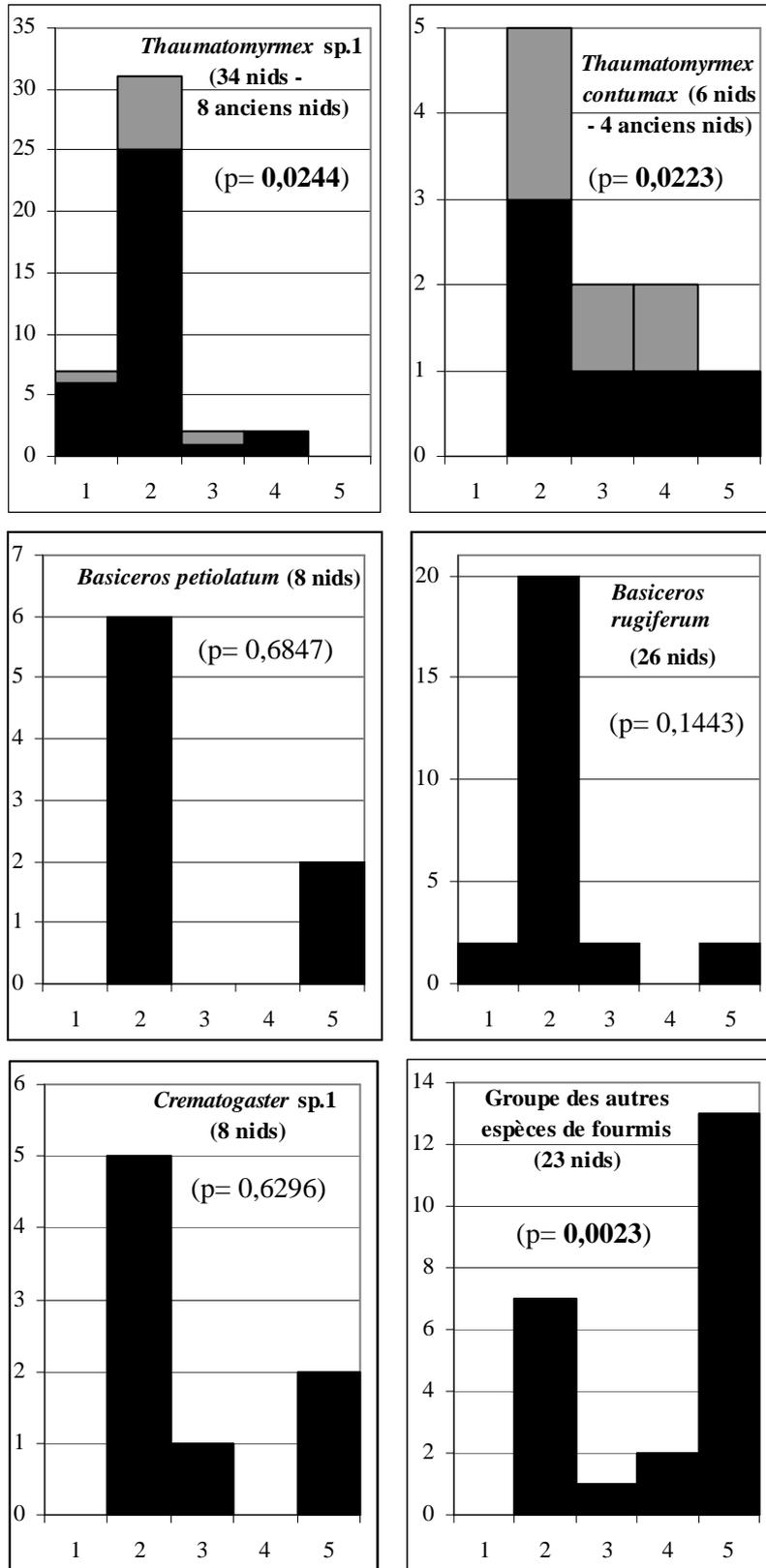
Figure A3-10. Distribution des nids de *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex contumax*, *Basiceros petiolatum* et *Basiceros rugiferum* récoltés dans les différents morphotypes de coquilles de l'aire Ilhéus-BA-Première.

Note : pour les figures A3-10 à A3-13, les barres noires représentent le nombre de nids, les barres grises, celui des anciens nids. La valeur statistique « p » du test exact de Fisher (utilisé pour analyser statistiquement la répartition des nids de l'espèce de fourmis dans les différents morphotypes ou les différentes classes de volumes, d'aires d'ouverture ou de remplissage, en fonction de la fréquence de ces morphotypes ou classes dans l'aire de récolte étudiée) est indiquée entre parenthèses, elle est mise en gras lorsqu'elle est inférieure au seuil de 5%.



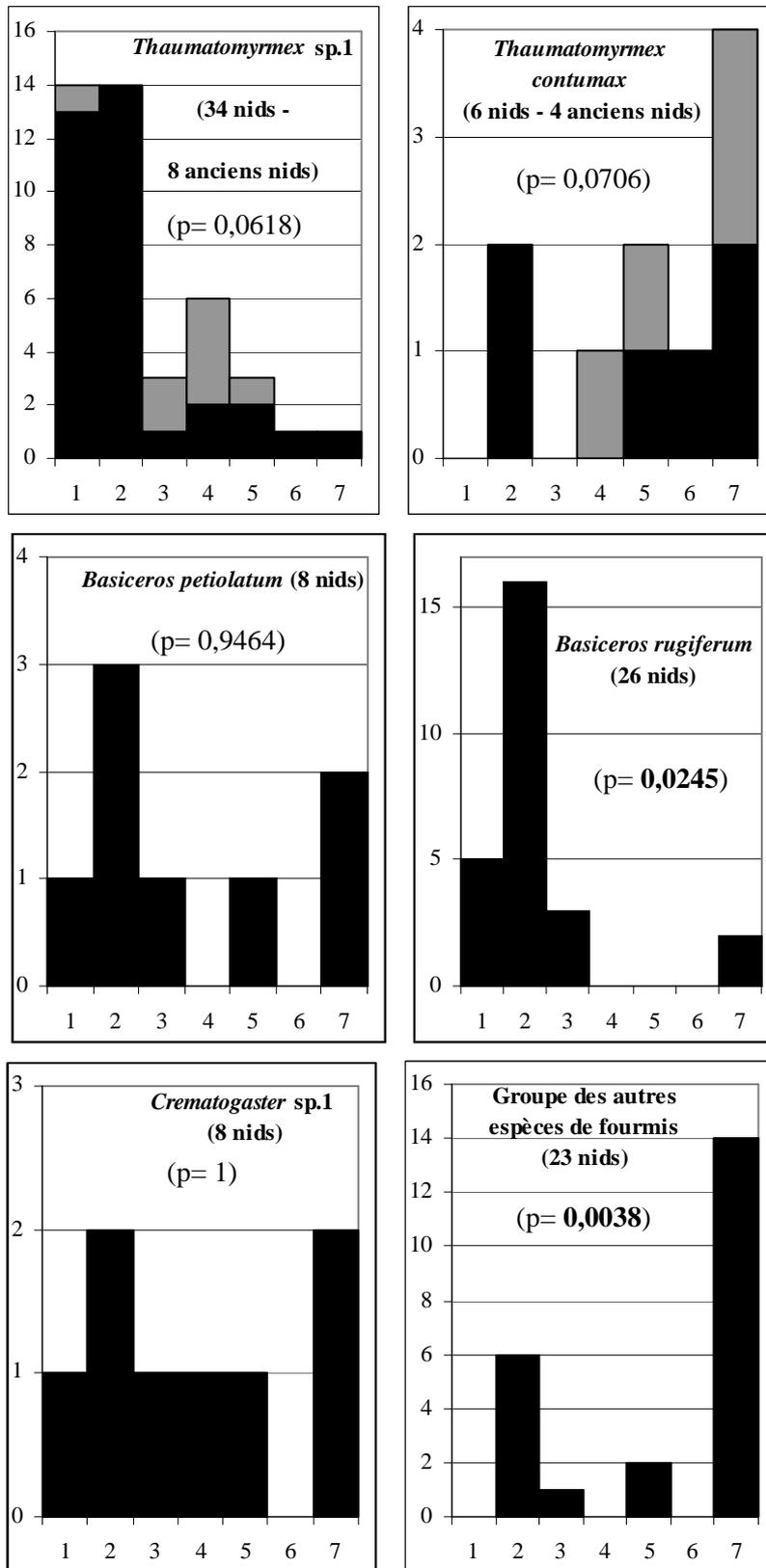
Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot abandonnées sur la communauté de fourmis

Figure A3-11. Distribution des nids récoltés de *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex contumax*, *Basiceros petiolatum* et *Basiceros rugiferum* dans les différentes classes de volumes des coquilles de l'aire Ilhéus-BA-Première.



Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot abandonnées sur la communauté de fourmis

Figure A3-12. Distribution des nids récoltés de *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex contumax*, *Basiceros petiolatum* et *Basiceros rugiferum* dans les différentes classes d'aire d'ouverture des coquilles de l'aire Ilhéus-BA-Preière.



3.3.7.1.2. Ilhéus-BA-Première, volume

La classe des volumes des coquilles utilisées est importante de nouveau pour les deux espèces du genre *Thaumatomyrmex* (fig. A3-11). *Thaumatomyrmex* sp.1 préfère les coquilles de petits volumes et *T. contumax*, utilise quatre coquilles de classe 3 et 4 alors qu'elles sont les moins nombreuses dans l'aire de récolte.

Les indices de Morisita-Horn de toutes les paires d'espèces comparées sont tous supérieurs à 0,8 (tableau A3-20A) ce qui indique que le chevauchement dans l'utilisation des différentes classes de volumes est grand. Cela vient sans doute du fait que les fourmis n'ont le choix qu'entre 5 classes, alors qu'elles ont le choix entre 10 morphotypes et 7 classes d'aires d'ouverture, et la plupart des espèces n'ont pas de préférence marquée pour telle ou telle classe de volumes. La paire d'espèces *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax* a l'indice de Morisita-Horn le plus faible, bien qu'il soit supérieur à 0,8 (tableau A3-20A). La différence quant à l'utilisation des différentes classes de volumes entre ces deux espèces est significative seulement si les anciens nids sont inclus dans l'analyse, sinon la différence est légèrement non significative (tableau A3-21) ; Il y a aussi une différence significative entre *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Crematogaster* sp.1 même si l'indice de Morisita-Horn est proche de 0,9 (fig. A3-11 - tableau A3-20A et A3-21). *Thaumatomyrmex* sp.1 habite proportionnellement plus de coquilles de volume inférieur que les deux autres espèces. Il n'y a pas de différence entre les autres paires d'espèces.

3.3.7.1.3. Ilhéus-BA-Première, aire d'ouverture

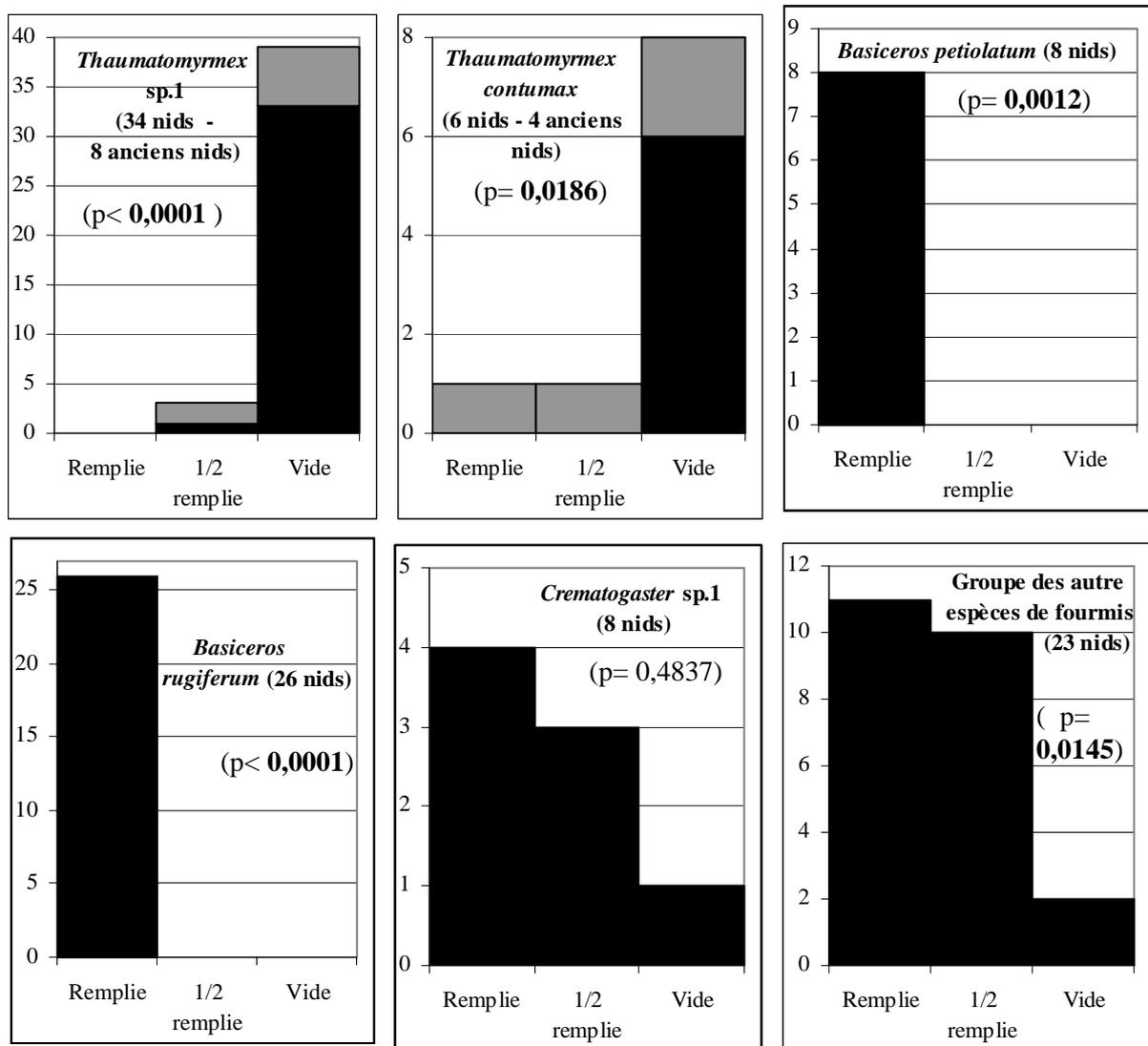
L'espèce *B. rugiferum* semble avoir une préférence pour les coquilles ayant une petite aire d'ouverture, la différence n'est que légèrement non significative pour *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax* dont le choix irait plus vers les coquilles avec une petite aire d'ouverture pour la première et vers une grande pour la seconde espèce (fig. A3-12). Les deux autres espèces restantes utilisent les différentes classes d'aires d'ouverture dans des proportions équivalentes (fig. A3-12).

La comparaison du choix des différents morphotypes entre les espèces de fourmis, en utilisant l'indice de Morisita-Horn, montre un certain chevauchement, seul un des indices est inférieur à 0,5, mais il n'y en a toutefois qu'un qui est supérieur à 0,9 (tableau A3-20B). Il y a moins de chevauchement que pour les morphotypes et les classes de volumes (tableau A3-20A et A3-20B). L'indice de Morisita-Horn des morphotypes est ainsi faible entre les deux espèces du genre *Thaumatomyrmex*, il est surtout inférieur à 0,5 lorsque les nids et anciens nids sont pris en compte (tableau A3-20A) et ces espèces montrent une différence significative du choix



des classes d'aires d'ouverture des coquilles dans lesquelles elles nidifient, que les anciens nids soient inclus ou non dans l'analyse (tableau A3-21). *Thaumatomyrmex* sp.1 habite proportionnellement plus de coquilles que *T. contumax* qui a notamment utilisé cinq coquilles de MGJ qui ont une grande ouverture (fig. A3-12 - tableau A3-21). On retrouve la même différence entre *B. rugiferum* et *T. contumax* (fig. A3-12 - tableau A3-21) dont l'indice de Morisita-Horn est moyen (tableau A3-20B). Alors qu'entre *B. rugiferum* et *Crematogaster* sp.1 le test est seulement légèrement non significatif (tableau A3-21) avec un indice de Morisita-Horn aussi assez moyen (tableau A3-20B).

Figure A3-13. Distribution des nids récoltés de *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex contumax*, *Basiceros petiolatum* et *Basiceros rugiferum* dans les différentes classes de remplissage de la coquilles de l'aire Ilhéus-BA-Première.



3.3.7.1.4. Illéus-BA-Première, remplissage

Les catégories de remplissages sont utilisées dans des proportions statistiquement différentes par les deux espèces de *Thaumatomyrmex* qui occupent plus de coquilles vides, et par les deux espèces de *Basiceros* qui n'habitent que dans des coquilles pleines de terre (fig. A3-13). Les quelques nids de *Crematogaster* sp.1 sont répartis dans les trois classes de remplissage et les proportions ne sont pas statistiquement différentes (fig. A3-13).

Les groupes d'espèces des genres *Thaumatomyrmex* et *Basiceros* s'opposent donc quant à l'utilisation de coquilles suivant la classe de remplissage, entre les paires d'espèces homogénéiques les différences sont non significatives (fig. A3-13 – tableau A3-21) et les indices de Morisita-Horn sont proches de 1 (tableau A3-20B), tout le contraire entre les paires d'espèces hétéro-généiques (fig. A3-13 – tableau A3-20B et A3-21). *Crematogaster* sp.1 diffère des autres espèces, hormis de *Basiceros petiolatum* avec laquelle le test est légèrement non significatif, elle utilise proportionnellement plus de coquilles à moitié remplies que les autres espèces (fig. A3-13 - tableau A3-21). L'indice de Morisita-Horn entre *Crematogaster* sp.1 et les espèces de *Thaumatomyrmex* est très faible puisque ces dernière utilise beaucoup de coquilles vides, très peu de coquilles à moitié remplies et aucune remplie (fig. A3-13 – tableau A3-20B). L'indice de Morisita-Horn entre *Crematogaster* sp.1 et les espèces de *Basiceros* est supérieur à 0,7 : les *Basiceros* occupent exclusivement les coquilles remplies et *Crematogaster* sp.1 les utilise plus que les autres classes de remplissage (fig. A3-13 – tableau A3-20B).

Les deux espèces du genre *Thaumatomyrmex* n'occupent donc que des coquilles vides. Cependant, pour les anciens nids de *T. contumax*, un était dans une coquille à moitié remplie de matières et un autre dans une avec de la terre, mais ces coquilles ont pu se remplir de matières après l'abandon de leur abandon par la colonie. Et on a donc le contraire pour les deux espèces du genre *Basiceros* qui n'utilisent que des coquilles remplies de matières. Les espèces de ces deux genres évitent donc systématiquement certaines catégorie de coquille et une nouvelle analyse de l'utilisation des différentes classes de volumes (test exact du khi-deux) a donc été faite, en retirant les coquilles remplies de matières pour les espèces de *Thaumatomyrmex*¹²² ou celles vides et à moitié remplies pour les espèces de *Basiceros*. Elle montre que les espèces du premier genre n'utilisent pas les classes de volumes de la même manière ($p= 0,0231$ pour *Thaumatomyrmex* sp.1 (nids et anciens nids) et $p= 0,009$ pour *T. contumax* (nids et anciens nids)), contrairement aux espèces du second genre qui occupent sans choix marqué les coquilles des différentes classes de volumes ($p= 0,9535$ pour *B. petiolatum* et $p= 0,1597$ pour

¹²² Un ancien nid de *Thaumatomyrmex contumax* se trouvait dans une coquille avec de la terre à l'intérieur, il n'a donc pas été pris en compte (la coquille a pu se remplir après son abandon).



B. rugiferum). Cela ne diffère pas de l'analyse effectuée sans l'élimination des catégories systématiquement évitées.

3.3.7.1.5. Le groupe des autres espèces de fourmis

Le groupe des autres espèces présente une différence significative pour l'utilisation des morphotypes, des classes de volumes, d'aires d'ouverture et de remplissage (fig. A3-10, A3-11, A3-12 et A3-13). Treize nids au total sur les 23 récoltés, appartenant à huit des dix espèces constituant ce groupe, ont été trouvés dans les coquilles du morphotype MG (fig. A3-10) qui ont le plus gros volume et la plus grande aire d'ouverture et qui sont plus susceptibles d'être remplies de matières. Sept et six des nids étaient respectivement dans des coquilles remplies ou à moitié remplies de matières. Les espèces de ce groupe n'utilisent quasiment pas de coquilles vides (2) (fig. A3-13).

La différence quant à l'utilisation des différents morphotypes est significative entre ce groupe de 10 espèces et chacune des cinq espèces dont plus de cinq nids et anciens nids ont été trouvés dans les coquilles (tableau A3-21), puisque les espèces du premier groupe utilisent de nombreuses coquilles de morphotype MG, contre aucune pour le second (fig. A3-10). Pour la classe de volumes et d'aires d'ouverture, il n'y a une différence qu'avec les espèces *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Basiceros rugiferum* (tableau A3-21), ces deux espèces utilisant très peu de coquilles de gros volume et avec une grande aire d'ouverture par rapport à celles de petit volume et d'aire d'ouverture (fig. A3-11 et A3-12). Pour les classes de remplissage, il n'y a pas de différence significative uniquement avec *Crematogaster* sp.1 (tableau A3-21) qui utilise plus de coquilles remplies mais aussi un bon nombre de coquilles à moitié remplies et peu de coquilles vides, alors que les deux espèces de *Thaumatomyrmex* n'utilisent quasiment que des coquilles vides et le contraire pour les deux du genre *Basiceros* (fig. A3-13).

Cinq espèces de fourmis sur les 15 récoltées, sont considérées comme conchicoles dans l'aire Ilhéus-BA-Première. Parmi elles, seule *Crematogaster* sp.1 ne montre aucune différence quant à l'utilisation des différentes catégories de coquilles. Les deux paires d'espèces des genres *Thaumatomyrmex* et *Basiceros* se rencontrent dans certains types de coquilles et présentent des choix particuliers, notamment de morphotypes, de volumes et de taux remplissage avec une nette préférence pour les coquilles vides¹²³ pour le premier genre, et essentiellement de taux remplissage pour le second dont les espèces n'utilisent

¹²³ Aucun nid des espèces de *Thaumatomyrmex* n'a été trouvé dans des coquilles remplies de matières dans les aires où elles ont été récoltées.



que des coquilles remplies de matières¹²⁴. Les espèces du genre *Thaumatomyrmex* possèdent des mandibules longues, effilées et arquées et une denture formée de trois longues dents effilées et arquées qui ne sont pas adaptées à l'excavation, le contraire des mandibules de *Basiceros*. Pour le genre *Thaumatomyrmex*, le choix de la catégorie de remplissage dépend donc de ses capacités liées à ses caractéristiques morphologiques. Pour le genre *Basiceros* il pourrait s'agir d'éviter la compétition avec les espèces de *Thaumatomyrmex*, ou bien là aussi résulter d'une préférence liée à un mode de vie général des espèces de ce genre. La biologie des espèces de *Basiceros* est mal connue, des nids ont déjà été récoltés dans des coquilles (Emery 1894 ; Brown & Kempf 1960), mais ces espèces nidifient généralement dans le bois en décomposition au niveau de la litière ou dans des cavités dans le sol près de la surface (e.g. : Mann 1922 ; Wilson 1956 ; Brown & Kempf 1960 ; Wilson & Brown 1984 ; Wilson & Hölldobler 1986 ; Longino 1999a, 1999b, 1999c ; obs. pers. sur *Basiceros* spp.). Les espèces de ce genre font parties de la faune au mode de vie cryptique de la superficie du sol et les femelles portant des soies spéciales sur lesquelles des particules de sol s'accumulent favorisant ainsi le camouflage de l'individu (Hölldobler & Wilson 1986b). Il n'est donc pas étonnant de les trouver dans les coquilles remplies de matières puisqu'elles sont bien adaptées à ce milieu.

Les genres *Basiceros* et *Thaumatomyrmex* qui dominant dans les coquilles de l'aire Ilhéus-BA-Première, sont représentés par une paire d'espèces de taille différente : *Basiceros petiolatum* mesure de 3,3 à 3,5 mm et jusqu'à 5,5 mm pour la gyne, alors que *Basiceros rugiferum* ne fait que 2,0 à 2,5 mm et jusqu'à 3 mm pour la gyne (Brown & Kempf 1960) ; *Thaumatomyrmex* sp.1 mesure 2,7 mm contre 4,1 mm pour *Thaumatomyrmex contumax* (voir annexe 2). Les nids de chaque paire d'espèces sont de la même taille et l'espace vital nécessaire à la grande espèce doit être supérieur.

Pour les deux espèces de *Thaumatomyrmex*, certains indices faibles de Morisita-Horn et la différence de distribution dans les morphotypes, les classes de volumes et d'aires d'ouverture, donc le choix de certains types de coquilles particuliers, suggèrent la présence d'une adaptation éthologique pour éviter la compétition et mener à une

¹²⁴ Les deux espèces du genre *Basiceros* ont aussi été récoltées dans les coquilles remplies de matières dans toutes les aires où elles ont été trouvées, Itororó-BA, Buerarema-BA, Itambé-BA-OO et Itambé-BA-MG. *Basiceros rugiferum* a toutefois été trouvée cinq fois dans des coquilles à moitié remplies de matières : deux fois dans des coquilles de Hspp dont juste l'entrée était bouchée avec de la terre, alors que la colonie de cette fourmi remplissait entièrement le reste de la coquille ; et trois fois dans les coquilles coniques allongées de NC&OO dont l'espace interne devient de plus en plus étroit plus on va vers le fond de la coquille. Ce sont toutes des coquilles de classes de volumes 1 dont la colonie occupait au moins la moitié du volume, et les matières, le volume restant, donc au maximum l'autre moitié de la coquille.



différentiation de la niche entre ces deux espèces de taille différente. *Thaumatomyrmex* sp.1 utilise des coquilles de faible volume et petite aire d'ouverture et semble éviter celles de gros volume notamment les MG. Trois nids ont bien été rencontrés dans des coquilles de MG, mais le nid était soit dans un nid en terre abandonné de guêpe solitaire, soit dans une cavité formée dans de la terre à l'intérieur de la coquille (voir chapitre 3). Quant à la grande espèce *T. contumax*, elle occupe préférentiellement les grosses coquilles et celles de volume intermédiaire avec une grande aire d'ouverture. On retrouve cela pour l'aire Buerarema-BA dans laquelle cinq des six nids et anciens nids de cette espèce ont été trouvés dans des coquilles de MG (classes 5 de volumes et 7 d'aires d'ouverture), alors que les quatre nids récoltés de *Thaumatomyrmex* sp.1 étaient dans des coquilles au maximum de classes 2 de volumes et d'aires d'ouverture. *T. contumax* semble de plus éviter les coquilles de classe de volume 1, même si elle peut les utiliser dans certaines circonstances, comme celles de *Leiostracus coxiranus* (LC) dans l'aire Ilhéus-BA-CEPEC Murraya, où il y a très peu de coquille de classe supérieure à la 2. Mais la taille de la colonie ne pourra certainement pas dépasser plus de 3-4 individus (imagos avec cocons et/ou grosses larves) dans ce type de coquille. Cette espèce n'occupe pas non plus les coquilles de type héliciforme plane dont le tube interne est étroit, la seule où elle a été rencontrée est une coquille de Psp&Ssp de grande taille (3,3 cm) (voir chapitre 3) qui sont moins étroites que les Ssp&Rsp mais qui sont aussi moins nombreuses quelles dans les aires de récolte. Ce type de coquille est sans doute trop étroit pour que les *T. contumax* y évoluent avec assez d'aisance, notamment pour manipuler les grandes catégories de couvain. Quant à *Thaumatomyrmex* sp.1, elle n'est peut-être pas capable de s'adapter aux grandes coquilles dont le tube hélicoïdal interne a un trop gros diamètre jusqu'au fond de la coquille pour qu'elle puisse y mettre en place un mur de protection et délimiter la cavité où sera la colonie, contrairement à *T. contumax* qui est presque deux fois plus grande et qui réussit à ériger de grands (même par rapport à sa taille, fig. A3-9C) murs de trichomes et de débris dans le fond de la coquille où s'est réfugiée la colonie. Le facteur limitant l'installation de *Thaumatomyrmex* sp.1 peut être sa capacité à construire une barrière dans le fond du nid pour protéger la colonie, alors que les coquilles de volumes différents peuvent aussi présenter des microclimats distincts, influençant le choix des espèces de fourmis.

L'utilisation différentielle des sites de nidification suivant le volume des structures creuses occupées, a été décrite chez deux autres espèces de fourmis, cette fois de genres



différents et de milieu tempéré, la grande espèce occupe en majorité celles de plus grand volume, contrairement à la petite espèce (Herbers & Banschbach 1995). Les sites de nidification sont une ressource limitée dans le milieu où ces espèces ont été récoltées et cette limitation pourrait expliquer le partage de cette ressource et aurait façonné la structure des communautés de ces fourmis (Herbers & Banschbach 1995).

Que la plus grande espèce choisisse des coquilles de plus grand volume paraît intuitif, pourtant, dans l'aire Ilhéus-BA-Première, les deux espèces de *Basiceros* sont aussi de taille différente mais elles ne choisissent pas un type de coquille particulier par rapport à l'autre espèce de cette paire homo-générique, même si *B. petiolatum* a une préférence pour les coquilles avec une petite aire d'ouverture. Ces deux espèces n'utilisent que les coquilles remplies de matières, elles forment de petites colonies monogynes de quelques dizaines d'ouvrières. La petite espèce du genre *Basiceros*, *B. rugiferum* n'a pas le problème de protection de *Thaumatomyrmex* sp.1 puisqu'elle creuse sa propre cavité et l'unique ouverture qui y donne d'accès, dans la matière qui remplit la coquille¹²⁵. Elle peut donc occuper les grandes coquilles puisqu'elle y creusera la cavité adaptée à la taille de la colonie et ça doit être pour cela qu'elle n'a pas de préférence marquée pour un type de coquille contrairement à la petite espèce du genre *Thaumatomyrmex*. La taille de la coquille serait plus un facteur limitant pour la grande espèce, *B. petiolatum*. Les colonies dépassant un certain nombre d'individus ne peuvent pas occuper les coquilles de petit volume, surtout que la gyne de cette espèce, qui fait plus de 5 mm (Brown & Kempf 1960) occuperait au moins la moitié de la coquille à elle seule si elle arrivait à y pénétrer, et alors qu'une colonie de *B. rugiferum* remplit déjà les trois quarts d'une coquille de classe de volume 1. La surpopulation¹²⁶ a en effet un impact négatif sur la colonie (Kelly 1973) ou du moins l'espace social a une grande importance pour les insectes sociaux, alors que la surpopulation a des effets sur le comportement des individus de la colonie et l'utilisation de l'énergie (Cao & Dornhaus 2008)¹²⁷.

L'absence de différence dans l'utilisation des coquilles par les deux espèces de *Basiceros* peut indiquer que les coquilles remplies de matières ne sont pas une ressource limitante dans le milieu surtout que près de 65% d'entre elles sont disponibles. C'est

¹²⁵ Il est probable que les coquilles soient déjà remplies de matières avant leur occupation par les *Basiceros* qui ne doivent apporter d'autres matériaux en plus que si c'est nécessaire.

¹²⁶ La surpopulation correspond à une trop forte densité d'individus dans un espace limité. Elle a été créée expérimentalement dans les études de Kelly (1973) et Cao & Dornhaus (2008).

¹²⁷ Ces auteurs ont écrit que même si on peut supposer que la surpopulation a un effet négatif sur la valeur sélective de la colonie, cela demande à être testé. Mais ils ne citent pas Kelly (1973), ça leur aurait donné des arguments en ce sens.



peut-être différent pour les coquilles vides que les deux espèces de *Thaumatomyrmex* occupent exclusivement mais différemment suivant leur morphotype, leur volume et leur aire d'ouverture, même si 70% d'entre elles sont disponibles. Les deux espèces de *Thaumatomyrmex* évitent certaines coquilles, elles en utilisent d'autres préférentiellement, pour lesquelles elles sont plus adaptées et elles ne semblent pas exclure l'autre espèce des coquilles. Chaque espèce possède un nombre conséquent de coquilles disponibles de la catégorie que l'autre espèce évite et le nombre de coquilles n'est sans doute pas un facteur limitant. La cohabitation de ces deux espèces dans le même milieu est donc possible en ce qui concerne les sites de nidification. Cependant, la coquille d'escargot est le site de nidification principal pour *Thaumatomyrmex* sp.1 et *T. contumax* (voir chapitre 3) alors que cela ne semble qu'une option pour les espèces du genre *Basiceros*. La compétition, qui peut exister même si la ressource n'est pas limitante dans le milieu lorsque les deux espèces qui l'utilisent se nuisent en la recherchant (Birch 1957), pour les coquilles entre les deux *Thaumatomyrmex* doit donc être plus forte qu'entre les deux *Basiceros*.

Dans l'aire de récolte Ilhéus-BA-Première, les espèces les plus présentes dans les coquilles se distinguent principalement par la catégorie préférée de remplissage de la coquille. Les deux espèces du genre *Thaumatomyrmex* occupent une grande majorité de coquilles vides et aucune coquille remplie de matières. Ceci est tout le contraire des deux espèces du genre *Basiceros*, alors que *Crematogaster* sp.1 et « le groupe des autres espèces » utilisent autant de coquilles remplies qu'à moitié remplies et très peu de coquilles vides. En dehors des espèces du genre *Thaumatomyrmex*, seulement trois nids ont été trouvés dans des coquilles vides. Le fait que les autres espèces préfèrent les coquilles remplies de matières ou à moitié remplies confirme ce que a été écrit plus haut lors de l'analyse globale sur le taux de remplissage : la plupart des espèces de fourmis sont certainement plus habituées à vivre dans des structures où elles subissent peu de fluctuations hygrométriques et thermiques ou dans lesquelles elles peuvent toujours se déplacer vers les endroits optimums, mais aussi celles qui peuvent facilement les protéger sans qu'elles aient à fournir beaucoup d'efforts comme celui d'aller chercher à l'extérieur du nid les matériaux pour assurer la défense. Les *Thaumatomyrmex* ne sont donc sans doute pas un facteur limitant l'installation des autres espèces de fourmis dans les coquilles vides, mais celles ne sont tout simplement pas capables de s'adapter à ce type



de structure creuse dont les contraintes d'utilisation doivent être différentes de celles des structures généralement utilisées par les fourmis au niveau de la litière et du sol.

Beaucoup de nids du groupe des autres espèces ont été trouvés dans les coquilles du morphotype MG qui n'ont pas été utilisées par les cinq espèces considérées comme conchicoles dans cette aire. Les MG ont les coquilles au plus gros volume et à la plus grande aire d'ouverture, pourtant la plupart des espèces de ce groupe pouvaient vivre dans des coquilles bien plus petites. C'est comme si les espèces conchicoles représentaient un facteur limitant de l'installation des autres espèces dans les coquilles et que ces dernières évitaient les coquilles les plus utilisées par les premières. Même si le nombre de coquilles ne semble pas limitant dans cette aire, les différentes espèces peuvent en effet se nuire lors de la recherche de cette ressource, entraînant une compétition entre elles. Cependant, ici, l'analyse de l'ensemble des aires montre que les coquilles du morphotypes MG sont les plus utilisées par les fourmis facultativement conchicoles de ces aires. Sur les 78 coquilles dans lesquelles ont été trouvés des nids des espèces de fourmis qui avaient moins de cinq nids dans l'aire (tous les nids de *Thaumatomyrmex* exclus), 39 (50%) étaient du morphotype MG. L'influence des espèces conchicoles sur l'utilisation des coquilles par les autres fourmis n'est sans doute pas si grande notamment dans les aires où elles sont peu nombreuses et dans lesquelles beaucoup de coquilles ne sont pas occupées. Le plus grand pourcentage d'occupation des coquilles MG par les fourmis facultativement conchicoles résulte sans doute plus de leurs besoins qu'à une recherche d'évitement des coquilles les plus occupées par les fourmis conchicoles.

3.3.7.2. Ilhéus-BA-CEPEC Murraya et Itambé-BA-OO

3.3.7.2.1. Ilhéus-BA-CEPEC Murraya

A Ilhéus-BA-CEPEC Murraya *Thaumatomyrmex*, avec deux espèces, et *W. auropunctata* sont les seuls à occuper des coquilles (tableau A3-13). *T. contumax* utilise dans des proportions statistiquement différentes les différents morphotype : elle n'occupe pas de coquille S&Rsp (fig. A3-14) pourtant le deuxième morphotype le plus abondant (tableau A3-4) ; ainsi que les classes d'aire d'ouverture : à cause des petits effectifs et de la présence d'un nid dans la classe 7 et de deux nids au maximum dans les autres (fig. A3-16). Pour les deux autres espèces, il n'y a pas de différence statistique dans l'utilisation des différents morphotypes et des différentes classes de volumes, d'aire d'ouverture et de remplissage (fig. A3-14 à A3-17).

Pour la comparaison interspécifique, *Thaumatomyrmex* sp.1 et *W. auropunctata* utilisent les mêmes types de coquilles (tableau A3-22). La seule différence dans l'utilisation des



coquilles suivant les quatre caractéristiques analysées, est entre *Thaumatomyrmex contumax* et *W. auropunctata* pour les morphotypes de coquilles habités, avec aucun nid de la seconde espèce rencontré dans les coquilles de MG, OS et Rspp (fig. A3-14 - tableau A3-22).

Figure A3-14. Distribution des nids récoltés de *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex contumax* et *Wasmannia auropunctata* dans les différents morphotypes de coquilles de l'aire Ilhéus-BA-CEPEC Murraya.

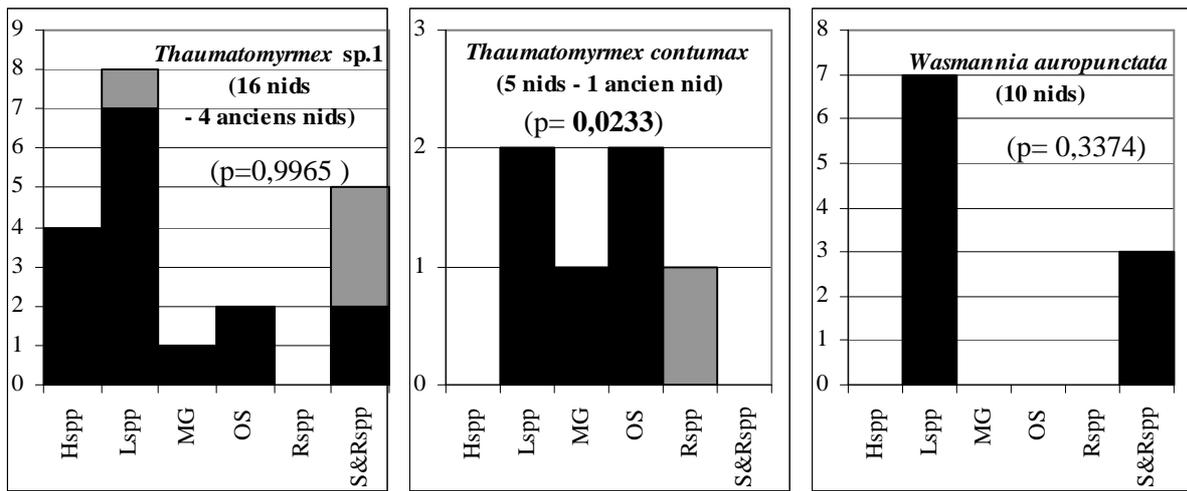


Figure A3-15. Distribution des nids récoltés de *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex contumax* et *Wasmannia auropunctata* dans les différentes classes de volume de coquilles de l'aire Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya.

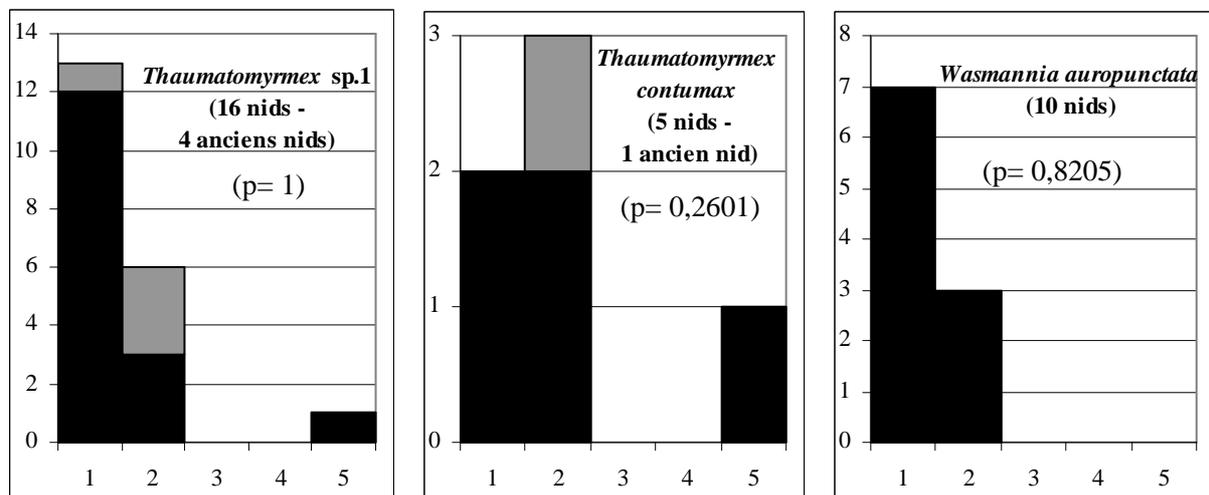


Figure A3-16. Distribution des nids récoltés de *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex contumax* et *Wasmannia auropunctata* dans les différentes classes d'aire d'ouverture des coquilles de l'aire Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya.

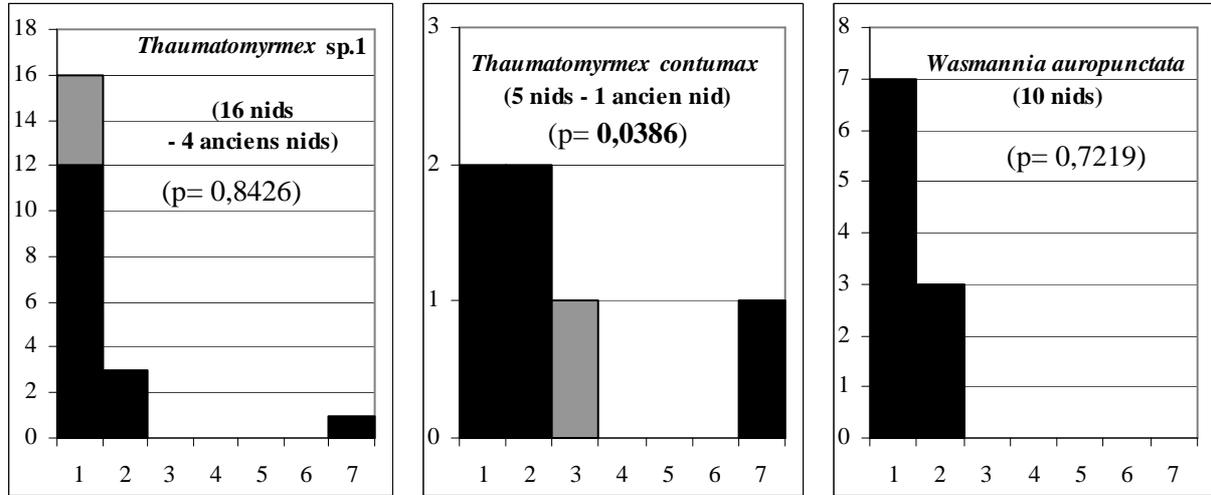


Figure A3-17. Distribution des nids récoltés de *Thaumatomyrmex* sp.1, *Thaumatomyrmex contumax* et *Wasmannia auropunctata* dans les différentes classes de remplissage des coquilles de l'aire Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya.

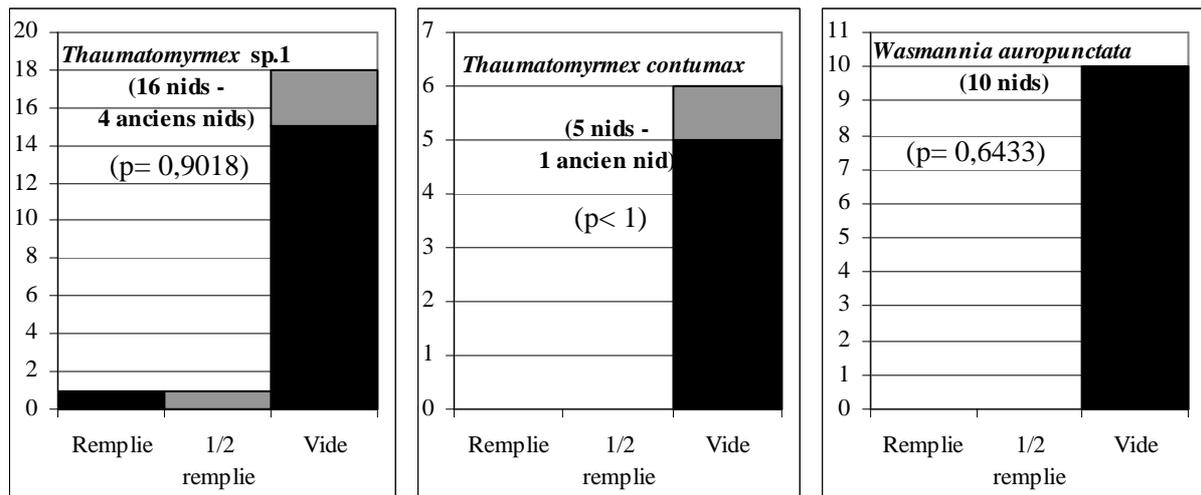


Tableau A3-22. Comparaisons statistiques de l'utilisation des différentes catégories de coquilles entre les espèces de fourmis de l'aire Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya dont au moins cinq nids ou anciens nids ont été récoltés. La case est grisée lorsque le test statistique est significatif au seuil 5%.

Caractéristiques des coquilles		Morphotypes			Volume			Aire d'ouverture			Remplissage		
Groupe de comparaison		Test de Fisher	dl	p	Test de Fisher	dl	p	Test de Fisher	dl	p	Test de Fisher	dl	p
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 (nids et anciens nids)	<i>Wasmannia auropunctata</i>	4	4	0,439	0,6	2	1	9,4	2	0,755	1,1	2	1
<i>Thaumatomyrmex</i> contumax (nids et anciens nids)	<i>Wasmannia auropunctata</i>	8	4	0,031	2,8	2	0,208	4	3	0,239	/	/	/
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 (nids et anciens nids)	<i>Thaumatomyrmex</i> contumax (nids et anciens nids)	7,4	5	0,112	2,6	2	0,2542	6,4	3	0,068	0,9	2	1



3.3.7.2.2. Itambé-BA-OO

A Itambé-BA-OO, seules les espèces *Thaumatomyrmex* sp.1 et *W. auropunctata* ont été trouvées dans plus de cinq coquilles (tableau A3-13). Les données des quatre autres espèces dont neuf nids ont été récoltés (tableau A3-13) ont été réunies pour former le groupe des autres espèces. Il n'y a une différence statistique dans l'utilisation des différentes catégories de coquille uniquement pour les classes de remplissage pour *Thaumatomyrmex* sp.1 et le groupe des autres espèces (fig. A3-18 à A3-21). *Thaumatomyrmex* sp.1 n'utilise quasiment pas de coquille à moitié remplie et aucune remplie de matière alors que le groupe des autres espèces utilisent proportionnellement plus de coquilles à moitié remplies alors que ce sont les coquilles vides qui dominant dans cette aire (tableau A3-12).

Figure A3-18. Distribution des nids récoltés de *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Wasmannia auropunctata* dans les différents morphotypes de coquilles de l'aire Itambé-BA-OO, les coquilles utilisées successivement par ces deux espèces n'ont pas été prises en compte.

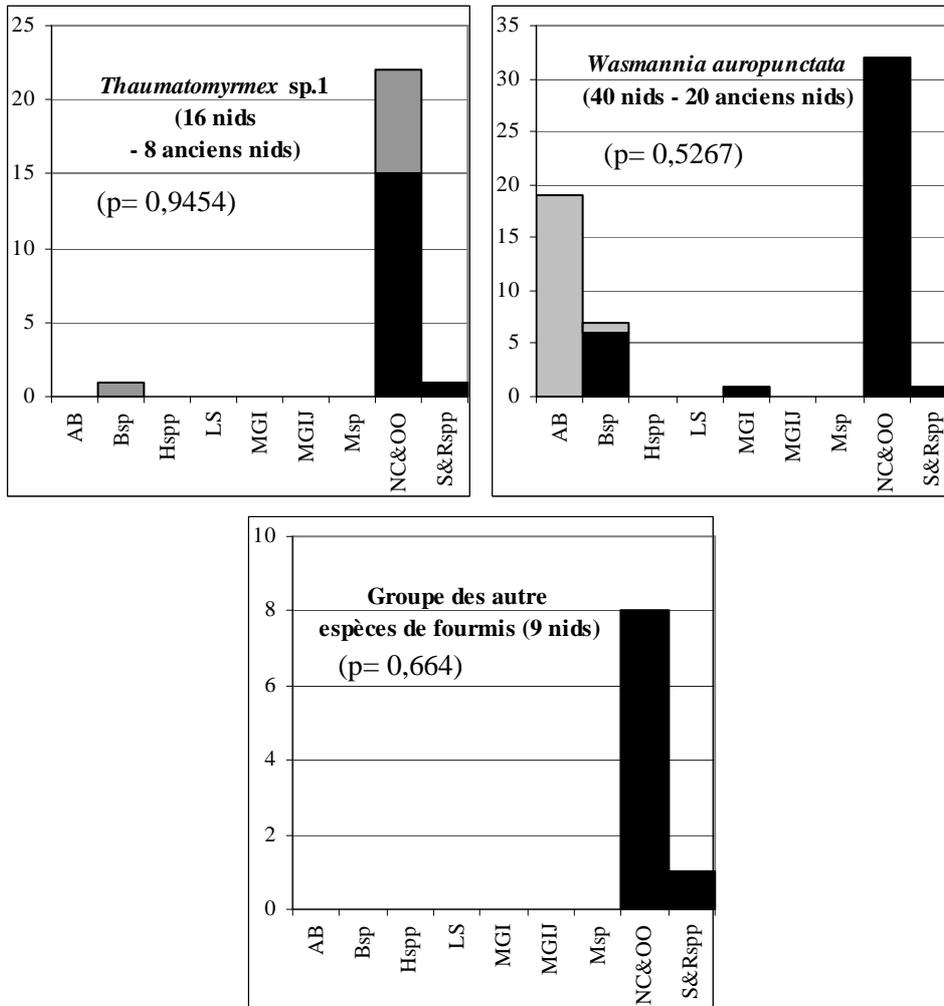


Figure A3-19. Distribution des nids récoltés de *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Wasmannia auropunctata* dans les différentes classes de volume des coquilles de l'aire Itambé-BA-OO, les coquilles utilisées successivement par ces deux espèces n'ont pas été prises en compte.

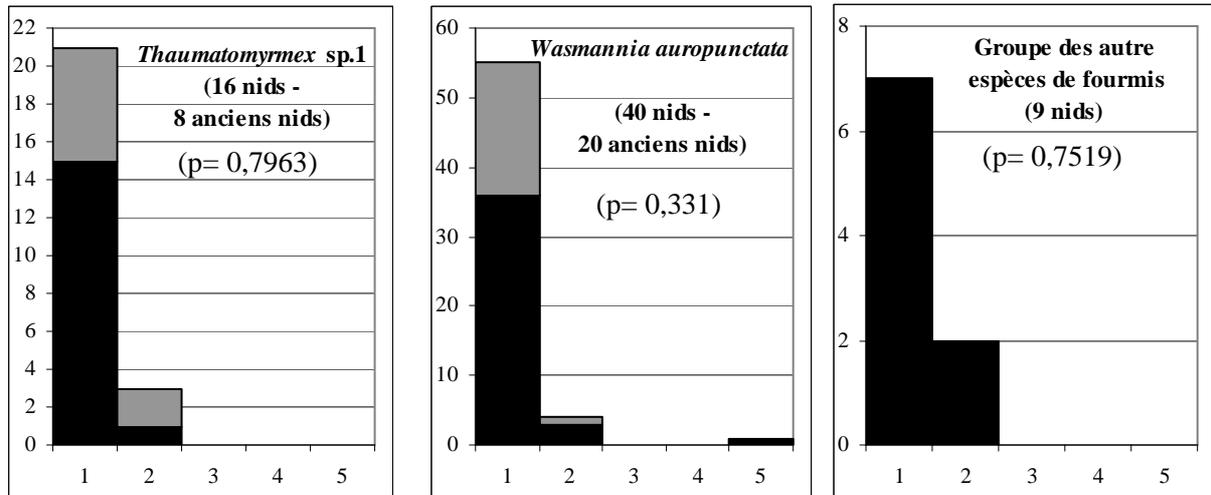


Figure A3-20. Distribution des nids récoltés de *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Wasmannia auropunctata* dans les différentes classes d'aire d'ouverture des coquilles de l'aire Itambé-BA-OO, les coquilles utilisées successivement par ces deux espèces n'ont pas été prises en compte.

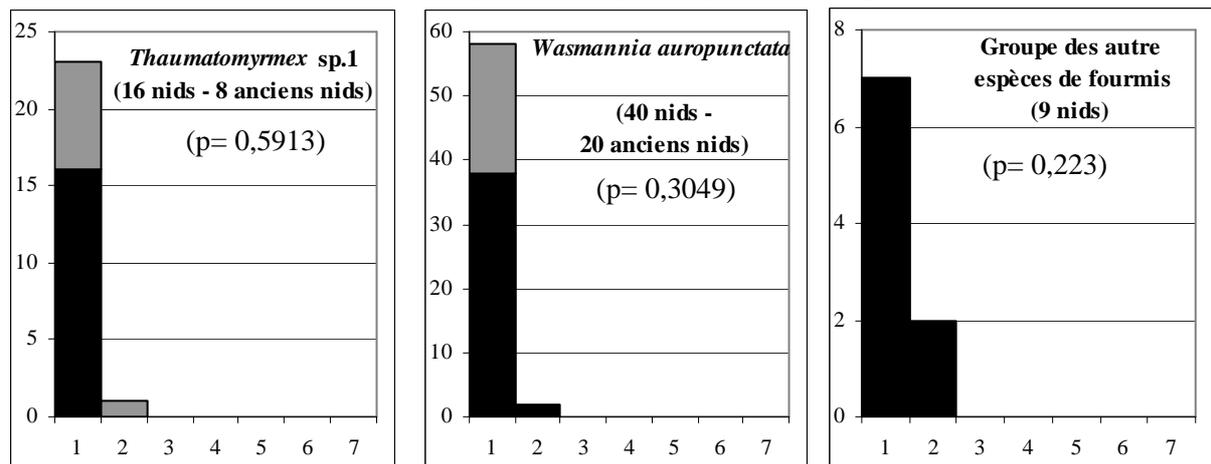
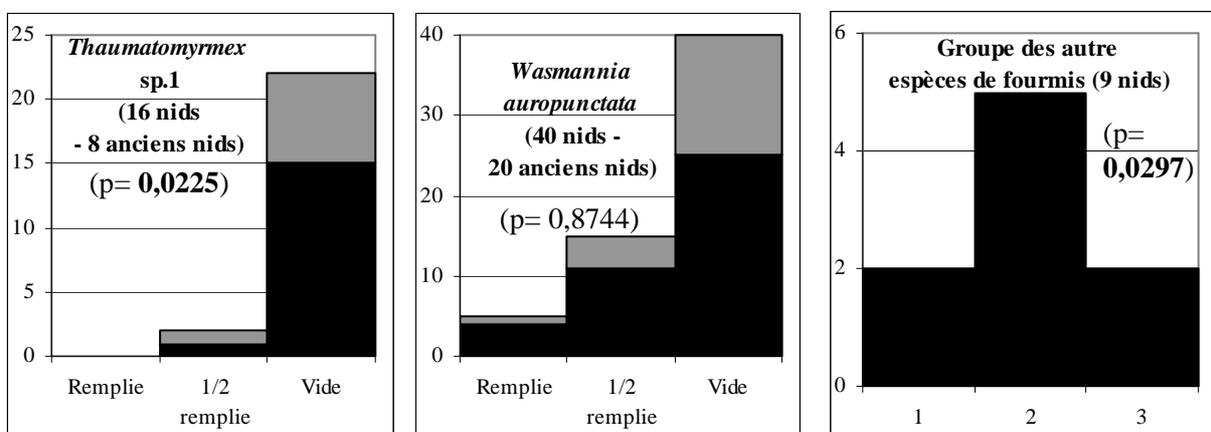


Figure A3-21. Distribution des nids récoltés de *Thaumatomyrmex* sp.1 et *Wasmannia auropunctata* dans les différentes classes de remplissage des coquilles de l'aire Itambé-BA-OO, les coquilles utilisées successivement par ces deux espèces n'ont pas été prises en compte. (Barres noires : nombre de nids - barres grises : nombre d'anciens nids).



Il n'y a pas de différence entre *Thaumatomyrmex* sp.1 et *W. auropunctata* dans l'utilisation des coquilles pour les quatre caractéristiques des coquilles analysées (fig. A3-18 à A3-21 - tableau A3-23). Il n'y a de différence statistiquement significative que pour la catégorie de remplissage entre le groupe des autres espèces, qui utilise proportionnellement plus de coquille à moitié remplies, contrairement à *Thaumatomyrmex* sp.1 et *W. auropunctata* (tableau A3-23).

Tableau A3-23. Comparaisons statistiques de l'utilisation des différentes catégories de coquilles entre les espèces de fourmis de l'aire Itambé-BA-OO dont au moins cinq nids ou anciens nids ont été récoltés. La case est grisée lorsque le test statistique est significatif au seuil 5%.

Caractéristiques des coquilles		Morphotypes			Volume			Aire d'ouverture			Remplissage		
		Test de Fisher	dl	p	Test de Fisher	dl	p	Test de Fisher	dl	p	Test de Fisher	dl	p
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 (nids et anciens nids)	<i>Wasmannia auropunctata</i> (nids et anciens nids)	1,6	3	0,672	1,3	2	0,576	0,3	1	1	5,2	2	0,064
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.1 (nids et anciens nids)	Groupe des autres espèces de fourmis	1,3	2	0,629	0,7	1	0,597	2,5	1	0,174	16,5	2	0,001
<i>Wasmannia auropunctata</i> (nids et anciens nids)	Groupe des autres espèces de fourmis	2,7	3	0,353	3,1	2	0,284	4,2	1	0,08	6,8	2	0,022

Dans les deux aires, les nids des espèces de *Thaumatomyrmex* sont composés d'au moins une femelle reproductrice accompagnée généralement d'autres femelles et d'immatrices (œufs, larves, nymphes dans leur cocon) de tous les stades et parfois de mâles. Ceux de *W. auropunctata* sont des nids de maturation pour les nymphes, il n'y a que des ouvrières, des grosses larves et des nymphes. Les trois espèces de *Thaumatomyrmex* sont conchicoles, alors que *W. auropunctata* ne devient conchicole que là où elle est dominante, dans ces deux aires ainsi que dans celle d'Itambé-BA-MG proche d'Itambé-BA-OO. En dehors de ces trois aires, elle n'a été trouvée utilisant des coquilles d'escargot que dans une autre localité (Ilhéus-BA-Première) (tableau A3-13).

Pour les deux aires dans lesquelles les coquilles sont dominées par *W. auropunctata* et *Thaumatomyrmex* sp.1, dans l'aire Ilhéus-BA-CEPEC Murraya, aucune autre espèce n'a été trouvée dans les coquilles alors que dans celle d'Itambé-BA-OO quatre autres espèces l'ont été, mais aucune n'est véritablement conchicole. L'absence d'autres fourmis dans la première aire vient peut-être du fait que c'est l'aire avec le moins de



coquilles disponibles, puisque seulement 40% le sont (tableau A3-13). Le nombre de coquilles remplies de matières, généralement celles qui sont préférées par les espèces qui utilisent les coquilles, en dehors de celles du genre *Thaumatomyrmex*, a aussi peut-être une certaine influence, puisque dans ces deux aires elles ne représentent que moins de 8% de toutes les coquilles récoltées (tableau A3-12). La présence de nombreux nids de *Thaumatomyrmex* sp.1 pourrait aussi expliquer l'absence des autres espèces. Cependant, c'est peu probable, car il s'agit d'une espèce qui évite les interactions interspécifiques, elle peut se faire usurper sa coquille qui peut être réutilisée par d'autres fourmis. Par contre *W. auropunctata* doit être un facteur plus crédible limitant l'installation d'autres fourmis dans les coquilles et doit influencer la composition en espèces de l'aire où elle est abondante. Son absence d'une aire ne signifiera toutefois pas qu'on y trouvera plus d'espèces de fourmis dans les coquilles, le même constat est fait pour les *Thaumatomyrmex*. *W. auropunctata* est une espèce qui peut être localement abondante dans les cacaoyères de la CEPLAC d'Ihéus (Delabie 1988 ; Majer et al. 1994 ; Medeiro et al. 1995 ; Delabie et al. 2007) et elle est connue dans ces plantations pour éliminer de son territoire les autres espèces de fourmis, notamment celles qui sont dominantes comme elle (exclusion mutuelle) (Delabie 1988 ; Majer et al. 1994). Il peut cependant exister une association positive entre certaines espèces de fourmis dont les ouvrières fourragent sur les cacaoyers et *W. auropunctata* quand elle y est présente (Majer et al. 1994 ; Souza et al. 2006). Cela peut correspondre en fait à un processus d'habituation de cette espèce dominante vis-à-vis d'une espèce moins compétitrice (voir Grangier et al. 2007). C'est ce qui pourrait se passer entre les espèces de *Thaumatomyrmex* et *W. auropunctata*. Ce serait un nouveau cas de tolérance, notamment de *Thaumatomyrmex* sp.1 (la plus abondante des espèces du genre dans ces aires) par les *W. auropunctata*, lié à un processus d'habituation, puisque ces espèces rentrent en compétition pour les sites de nidification et les proies : Collembola (Arthropoda, Hexapoda). La défense passive des *Thaumatomyrmex* peut aussi leur permettre de défendre avec efficacité leur site de nidification contre les *W. auropunctata*. La relation entre les espèces de ces deux genres doit être étudiée pour savoir quels sont les processus qui permettent leur cohabitation, et de comprendre dans quelle mesure les *Thaumatomyrmex* n'auraient pas une influence négative, et donc un contrôle, sur la population locale de *W. auropunctata*.

Contrairement à ce qui a été observé pour l'aire Ihéus-BA-Première, *Thaumatomyrmex* sp.1 ne présente pas de préférence de morphotypes, de classes de



volumes et d'aires d'ouverture dans les aires Ilhéus-BA-CEPEC Murraya et Itambé-BA-OO, puisqu'il y a beaucoup moins de choix dans ces aires. A Ilhéus-BA-CEPEC Murraya, les morphotypes prédominants (Hspp, Lspp et S&Rspp), soit 80% des coquilles récoltées (tableau A3-4), ont des coquilles qui ne rentrent que dans les classes 1 et 2 de volumes et d'aires d'ouvertures (tableau A3-5) qui concentrent plus de 90% des coquilles de cette aire (tableau A3-8 et A3-9). A Itambé-BA-OO, 95% des coquilles appartiennent aux classes de volumes 1 et 2 et d'aires d'ouverture 1 et 2 (tableau A3-8 et A3-9) notamment parce que cette aire est dominée par le morphotype NC&OO qui représente 84,1% des coquilles récoltées (tableau A3-4).

Pour l'aire Itambé-BA-OO, la différence d'utilisation des diverses catégories de coquille entre les espèces du groupe des autres espèces et *Thaumatomyrmex* sp.1 et *W. auropunctata* repose uniquement sur les classes de remplissage occupées. Même si les espèces de ce groupe utilisent proportionnellement plus de coquilles à moitié remplies, on trouve aussi des nids dans les coquilles vides et dans celles qui sont remplies de matières. Il est donc difficile de dire si elles évitent ou non les coquilles utilisées par les espèces conchicoles.

3.3.7.3. Notes

Anochetus simoni n'a jamais été récoltée plus de trois fois dans une aire, mais 16 nids ont tout de même été trouvés dans les aires de forêt tropicale humide et de cabruca, mais jamais dans les cacaoyères « derruba total » à ombrage d'*Erythrina*, ni dans la forêt semi-décidue (Itambé-BA-OO et Itambé-BA-MG) (Tableau A3-13). Onze nids l'ont été dans des coquilles de MG, deux dans des NC&OO (uniquement à Barrolândia), un dans un MGJ, un dans un Mspp et un dans un OS qui ne contenait que des ouvrières, contrairement aux autres dans lesquels une dizaine d'ouvrières prenaient soin d'autant de cocons et parfois de larves de derniers stades. Treize de ces nids ont été trouvés dans des coquilles appartenant à la classe 5 de volume contre 3 dans la classe 2, et pour l'aire d'ouverture, 13 nids ont été rencontrés dans la classe 7 contre 1 chacun pour les catégories 4 et 2. Cette espèce préfère donc les grandes coquilles pour que les nymphes abritées dans leur cocon puissent terminer leur maturation.

L'analyse de la distribution des fourmis conchicoles dans ces trois aires montre que chaque espèce a plus ou moins ses propres préférences marquées quant au choix des coquilles. Elles ne sont pas forcément une conséquence d'interactions de compétition avec d'autres espèces de fourmis, mais liées aux caractéristiques morphologiques de l'espèce et à ses adaptations aux sites de nidification présents de manière plus constante



au niveau de la litière et du sol, notamment les cavités dans le bois en décomposition ou dans le sol.

3.3.8. Diversité des différentes catégories de coquilles et diversité en espèces de fourmis utilisatrices de coquilles

Plusieurs études en écologie montrent que la diversité à un niveau engendre celle à d'autres niveaux (voir Armbrecht et al. 2004). L'une d'elles en Région Néotropicale sur les branchettes en décomposition au niveau de la litière a ainsi montré que la diversité en structures de ce type créer les conditions qui favorisent la diversité en fourmis de la litière (Armbrecht et al. 2004). Dans cette étude, réalisée dans une unique localité, il a été démontré expérimentalement qu'un ensemble de branchettes de plusieurs espèces d'arbres attire plus d'espèces de fourmis (qui y nidifient) qu'un ensemble mono-spécifique de branchettes. Les différents types de bois présentent des propriétés physiques et organoleptiques (microstructure) différentes, leur association peut les laisser plus secs et moins envahis par les champignons, leur donnant une plus grande durabilité (voir Morato & Martins 2006). Quant à la microstructure des cavités, elle a une influence sur leur occupation par différents groupes faunistiques (Salla et al. 2007). Dans notre étude sur les fourmis utilisatrices de coquilles d'escargot, les différentes aires sont trop hétérogènes entre elles et la méthode d'échantillonnage n'a pas été standardisée, et il n'est donc pas possible d'analyser l'impact réel de la diversité des différentes catégories de coquilles (morphotypes, volumes, aires d'ouverture, remplissage) sur la diversité des espèces de fourmis comme cela a pu être fait expérimentalement pour l'étude sur les branchettes (Armbrecht et al. 2004). En plus, la diversité des fourmis conchicoles doit d'abord dépendre de celle des fourmis de la litière dans l'aire concernée. Les différentes aires pourront être comparées entre elles après avoir évalué le nombre d'espèces de fourmis qui peuvent y utiliser les coquilles comme sites de nidification, notamment en faisant l'inventaire des fourmis de la litière.

La faible richesse en espèces de fourmis trouvées dans les coquilles d'une aire peut résulter du faible nombre de coquilles, de leur faible diversité et/ou du faible nombre d'espèces de fourmis présentes au niveau de la litière dans l'aire considérée, voire de la présence d'une espèce de fourmi dominante.

Certaines analyses peuvent toutefois être faites. Le plus grand nombre d'espèces de fourmis a été trouvé dans l'aire Ilhéus-BA-Première qui est aussi l'aire la plus explorée avec le plus de coquilles et de nids de fourmis collectés (Tableau A3-1 et A3-4). Seuls les nids de quatre espèces différentes de fourmis ont été trouvés dans l'aire Ilhéus-BA-Typhlo-meire,



situé à 200 m d'Ihéus-BA-Première alors même qu'elle est composée de huit morphotypes et que son indice de Shannon est assez élevé et que l'indice de dominance de Simpson est bas. Elle a été explorée plus de trois fois moins que l'aire Ihéus-BA-Première et plus de trois fois moins de coquilles et d'espèces de fourmis y ont été récoltés. On peut par exemple constater l'absence de *Basiceros* spp. parmi les nids récoltés dans Ihéus-BA-Typhlo-meire, alors que les nids de ces espèces représentent 29,6% de tous ceux récoltés dans Ihéus-BA-Première. Aucun nid de ces espèces n'a pas non plus été récolté dans les aires proches de cacaoyères « derruba total » à ombrage d'*Erythrina* proches (Ihéus-BA-CEPEC *Erythrina* et Ihéus-BA-CEPEC Sol) et dans l'aire Ihéus-BA-CEPEC Murraya, mais on les retrouve dans des coquilles dans les forêts naturelles (Itororó-BA, Buerarema-BA, Itambé-BA-OO et Itambé-BA-MG) (tableau A3-13). Les deux espèces de *Basiceros* récoltées occupent en grande majorité des coquilles pleines de terre et à Ihéus-BA-Première ce type de coquilles représentent 36,8% de toutes celles récoltées, contre seulement 12,3% pour l'aire Ihéus-BA-Typhlo-meire par exemple. Le grand nombre de ce type de coquilles dans l'air Ihéus-BA-Première comparé aux autres aires peut expliquer la plus forte fréquence de *Basiceros* spp. comme utilisatrices de coquilles dans cette aire. Il n'y a peut-être pas assez de coquilles remplies de matières dans certaines aires pour qu'elles puissent constituer une image de référence d'un site de nidification potentiel pour ces populations de *Basiceros*. En ce qui concerne Itambé-BA-OO et Itambé-BA-MG, quatre fois plus de coquilles ont été récoltées dans la première aire mais ceci n'explique pas pourquoi un seul nid de *Thaumatomyrmex* sp.1 a été trouvé dans la deuxième aire contre 16 dans la première. Mais ce n'est pas étonnant quand on sait qu'Itambé-BA-MG comporte près de 94% du morphotype MG et que la classe prédominante de volumes est 5 alors que *Thaumatomyrmex* sp.1 préfère les coquilles de petits volumes.

Les espèces de fourmis rencontrées dans les coquilles ont au moins une préférence, plus ou moins marquée, pour une catégorie de coquilles (morphotype, classe de volumes, d'aires d'ouverture ou de remplissage). Les différentes catégories de coquilles sont corrélées, ainsi plus la diversité d'une aire en nombre de morphotypes et en abondance de ces morphotypes est grande, plus la diversité en classes de volumes et d'aires d'ouverture est grande, alors que le taux de remplissage des coquilles dépend de leur volume et de la taille de leur ouverture. L'absence ou la quantité insuffisante de coquilles d'une certaine catégorie entrainera sans doute l'absence ou la faible présence dans les coquilles de l'aire explorée des espèces de fourmis qui l'utilisent



préférentiellement. Cela ne voudra pas dire que l'espèce n'est pas présente ou n'est pas fréquente dans l'aire, mais juste que les coquilles ne sont pas un site de nidification potentiel pour elle dans cette situation parce que cette ressource ne lui est pas accessible une fois qu'elle ne correspond pas aux exigences de son mode de vie. On peut retrouver ce phénomène chez les fourmis qui nidifient dans les structures en bois sur la litière. Plusieurs espèces de fourmis qui habitent ce type de structures ont certaines préférences (ou au contraire, des évitements) quant à l'essence du bois et son niveau de décomposition, la taille de la structure et celle des cavités et des espaces internes, suivant aussi la localisation de ces derniers dans la structure, et selon la position de la structure sur la litière, les matières qui l'entourent, son exposition à la lumière et à l'eau (pluie, inondation temporaire) et son microclimat interne (*e.g.* : Wilson 1959 ; Torgersen & Bull 1995 ; Carvalho & Vasconcelos 2002 ; Lacau et al. 2007 (*Typhlomyrmex rogenhoferi* Mayr) ; obs. pers.). C'est sans doute pour cela, que dans une même aire, un plus grand nombre d'espèces de fourmis ait été trouvé dans les amas de branchettes constitués de plusieurs essences d'arbres (Armbrecht et al. 2004). Mais ces auteurs préfèrent ne pas se prononcer, ils donnent certaines indications¹²⁸ qui ne peuvent, selon eux, constituer des explications à leur résultat et ils estiment que cela mérite d'autres expérimentations. Ils considèrent toutefois que la plupart des espèces de fourmis sont généralistes pour le choix des essences d'arbres auxquelles appartiennent les branchettes qui servent de site de nidification (Armbrecht et al. 2004¹²⁹ (Supporting Online Material - 2. Supporting Text) ; voir aussi Byrne 1994¹³⁰) alors que plusieurs observations montrent le contraire, même si on n'analyse que par rapport à l'essence du bois. Ceci n'est pas unique aux fourmis puisque certaines études sur les Sphecidae (Hymenoptera, Apoidea) et d'autres animaux montrent bien une différence d'utilisation de cavités dans le bois par ces espèces en fonction de l'essence des arbres dont les bois présentent des variations microstructurales importantes, notamment de densité, de contraction volumétrique et de fréquences des pores,

¹²⁸ La combinaison de branchettes d'arbres d'espèces différentes aux caractéristiques structurelles, biochimiques et biologiques différentes peut créer de nouvelles conditions générales, « des propriétés émergentes », qui peuvent attirer les gynes de fourmis pour y fonder leur colonie, alors que cela peut aussi avoir une influence sur la rétention d'eau, la décomposition des branchettes et favoriser ainsi l'implantation et le développement de divers types de champignons et de bactéries, attirant par la même des invertébrés et les fourmis prédatrices et omnivores.

¹²⁹ Armbrecht et al. (2004) utilisent la référence Wilson (1959) pour appuyer l'idée que les fourmis de la litière ont tendance à être généralistes en ce qui concerne leurs sites de nidification éphémères. Pourtant, dans cet article, Wilson (1959) décrit les préférences de plusieurs espèces de fourmis quant au stade de décomposition des structures en bois et elles ne sont donc pas généralistes. Wilson (1959) n'a toutefois pas effectué son analyse en fonction de l'essence du bois.

¹³⁰ Les gynes fondatrices pourraient toutefois avoir des besoins spécifiques pour initier leur colonie, alors que la colonie à un stade développé pourra être plus adaptable et moins exigeante, pour avoir la capacité d'occuper des sites de nidification plus divers, surtout si elle a besoin de changer fréquemment de nid.



ce qui peut par exemple les prédisposer à être plus ou moins attaqués par certains types de champignons (voir Salla et al. 2007).

C'est donc l'ensemble des catégories de coquilles ainsi que l'analyse du milieu dans lequel elles se trouvent, notamment les interactions avec les matières qui l'entourent, qui devront être prises en compte afin d'analyser le lien entre la diversité en coquilles d'escargot et celle en espèces de fourmis conchicoles.

3.4. Autres invertébrés rencontrés dans les coquilles d'escargot

D'autres invertébrés que des Formicidae étaient présents dans 54 des 1531 coquilles récoltées (3,5%), dont 21 cas correspondant à des pupes vides de différents Diptera (Insecta) trouvées collées sur les parois internes de la coquille. Dans six aires sur onze, les coquilles n'abritaient que des fourmis et aucun autre animal (tableau A3-24). Dans 17 coquilles il y avait à la fois des fourmis et un autre animal, dont un onychophore (Onychophora) trouvé avec une colonie de *W. auropunctata*, un opilion (Opiliones) avec *Apterostigma* sp. complexe *pilosum* 1, une araignée (Araneae) avec des ouvrières de *Strumigenys hinderburgi* et 14 cas de pupes de Diptera vides dont un avec de petites escargots.

Très peu d'invertébrés en dehors des fourmis sont retrouvés dans les coquilles dans les aires explorées. Même constat pour une étude, réalisée dans une aire de la CEPLAC d'Ilhéus, sur l'utilisation par les fourmis de nids artificiels, « pièges », faits de bouts de tiges de bambou placés au-dessus du sol à des hauteurs différentes sur des arbres (Cobb et al. 2006). Sur 131 pièges, 47 (36%) étaient occupés par des fourmis contre seulement huit (6%) par d'autres organismes notamment des araignées (Arachnida), des termites (Insecta, Isoptera) et des Orthoptera Gryllidae (Insecta). Cette études sur les animaux conchicoles trouvés dans des coquilles récoltées sur la litière et celle sur des pièges de bambou presque tous placés au niveau d'une strate plus élevée que celles des coquilles, toutes deux réalisées dans la même région de récolte, montrent que dans cette région, les fourmis sont les animaux dominants dans certaines structures creuses disponibles ou mises à disposition.

Parmi les animaux, autres que des fourmis, trouvés dans les coquilles, il y avait de fortes chance de récolter des Diptera puisque nombre d'entre eux sont des prédateurs, des nécrophages ou des parasites spécialistes de mollusques, les coquilles peuvent être vidées grâce à l'action de leurs larves (voir Coupland & Barker 2004). Les femelles de certaines espèces pondent des œufs sur le corps du mollusque en décomposition, les



larves qui en éclosent se nourrissent du corps avant de s'empurger dans la coquille puis d'en partir après la fin de la métamorphose. Elles ne laissent que l'enveloppe des pupes collées sur les parois comme trace (voir Coupland & Barker 2004). Il est probable que les fourmis ne se soient installées dans les coquilles qu'après l'émergence des imagos de ces Diptera. Pour les Penicillata, ils utilisent comme sites de ponte et comme refuges temporaires, diverses petites cavités ou interstices notamment dans le sol, sous les écorces des arbres sur pied ou en décomposition couchés au sol, au niveau de l'insertion des feuilles de plantes ou de leurs fruits (obs. pers.), il est donc normal de trouver aussi ces invertébrés dans les coquilles d'escargot. Certaines araignées (Arachnida) font de même, chez elles c'est un comportement bien connu dans d'autres régions zoogéographiques (voir introduction). Pour les autres animaux rencontrés, les coquilles ne représentent sans doute qu'un refuge temporaire notamment contre la pluie lors de la récolte à Buerarema-BA. La présence de certains arthropodes dans les coquilles peut être ainsi liée aux conditions climatiques. Dans le sud-est de l'Espagne ces animaux trouvent ainsi refuge dans les coquilles pour se protéger du froid dans (Moreno-Rueda et al. 2008). La présence de terre et d'humus peut aussi attirer certains d'entre eux sans qu'il y ait un lien direct avec la coquille. Contrairement à ce qui est trouvé dans les autres régions zoogéographiques qui ont été étudiées sous ce point de vue, seulement trois coquilles ont été collectées avec des nids en terre d'un Hymenoptera Vespidae solitaire. Ce genre de nids en terre en forme de tube est souvent trouvé dans les endroits protégés au niveau de la litière, notamment dans les creux à la base des troncs d'arbres (obs. pers.).

Sur les six études de l'utilisation de coquilles d'escargot par des invertébrés, seule celle en Région Néotropicale relate la présence, non dominante, de fourmis dans les coquilles. La myrmécofaune de la Région Néotropicale est l'une des plus diverses avec plus de 3 500 espèces décrites, soit 25-30% de la myrmécofaune mondiale (antbase.org ; antweb.org ; Fernández & Ospina 2003 ; Fernández & Sendoya 2004). Elle abrite aussi une certaine diversité d'araignées, avec le quart des espèces connues d'Araneae (A.D. Brescovit com. pers. 2009), et d'hyménoptères aculéates des superfamilles Apoidea et Vespoidea (famille Formicidae exclue) (Hymenoptera, Aculeata), avec respectivement 20% et 25% des espèces connues (Fernández 2002 ; Moure 2007 ; Huber 2009). Ceux-ci sont les invertébrés terrestres qui ont été le plus fréquemment trouvés dans les coquilles dans les études sur les animaux conchicoles effectuées dans les autres régions. La plus



grande diversité de fourmis se rencontre dans les forêts humides tropicales, elle diminue plus on monte en latitude, en altitude, et plus l'aridité augmente (Kusnezov 1957). Il y a donc certainement une plus grande diversité de fourmis dans la région de cette étude que dans les régions où ont été effectuées les autres études sur des animaux conchicoles, sauf peut-être en Jamaïque, bien que des fourmis y aient aussi été trouvées dans des coquilles. Cette plus grande diversité de la myrmécofaune pourrait expliquer que ces insectes soient plus fréquemment trouvés dans les coquilles présentes sur la litière dans ces forêts tropicales et ces cacaoyères de la région sud-est de l'état brésilien de Bahia. Pour les autres animaux comme les araignées et les hyménoptères aculéates autres que les fourmis, même si leur diversité est importante dans cette région, les conditions d'utilisation des coquilles sont peut-être moins favorables pour les espèces néotropicales que pour celles des autres régions. Ainsi pour les Apoidea, une mauvaise adaptation à la trop forte humidité (problème de stockage des réserves de nourriture des larves) et un fort impact (compétition alimentaire) des espèces d'Apoidea sociales généralistes sont les explications avancées pour expliquer la diversité rencontrée dans les forêts tropicales qui sans être véritablement faible, n'est pas celle espérée notamment en comparaison de ce qui est connu chez d'autres animaux (voir Michener 1979). La trop grande humidité dans les forêts tropicales peut être considérée comme un facteur limitant l'utilisation des coquilles par les Apoidea pour nidifier. La forte présence de fourmis dans les coquilles d'escargot est sans doute un autre facteur limitant leur occupation par d'autres animaux. Mais parmi les fourmis, ce sont certainement les fourmis légionnaires qui ont un impact négatif sur la faune conchicole. Les animaux conchicoles de la région d'étude sont sans doute plus exposés aux raids de ces fourmis qu'à la prédation par d'autres animaux insectivores importants, comme certains reptiles et mammifères, pour lesquels la coquille constitue un obstacle à la capture de la proie. Et ils ne disposent peut-être pas de défense de la coquille adaptée contre la prédation de ces fourmis et sont donc vulnérables. Les fourmis légionnaires prédatrices généralistes et au fourragement au niveau de la litière ne se rencontrent pas dans les régions où ont été effectuées les autres études sur les animaux conchicoles et cela fait donc un prédateur important d'invertébrés réfugiés dans des structures creuses, et donc un facteur limitant l'occupation des coquilles par divers invertébrés, en moins dans le milieu.



Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot abandonnées sur la communauté de fourmis

Tableau A3-24. Occurrence des invertébrés, autres que Formicidae, récoltés dans les coquilles d'escargot dans les différentes aires. (A) Plusieurs pupes vides sont présentes à l'intérieur de la coquille. (B) Ce sont des nids en terre. (C) Correspond au nombre exacte de coquilles occupées, étant donné que différents animaux peuvent être présents dans la même coquille. (D) Dans la même coquille qu'une colonie de *Wasmannia auropunctata*.

Embranchement	Groupe taxonomique	Groupe taxonomique inférieur	Ilhéus-BA-Première	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	Ilhéus-BA-CEPEC-Sol	Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	Itororó-BA-Cacao	Itororó-BA	Buerarema-BA	Barrolândia-BA	Itambé-BA-OO	Itambé-BA-MG	Total	
Arthropoda	Insecta	Diptera (A)	2	0	0	0	0	0	0	7	0	6	6	21	
		Hymenoptera, Vespidae (B)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3 (1 nid ; 3 ; 3)	3	
		Coleoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1 (2 individus)	1	
		Blattaria	0	0	0	0	0	0	0	1 (1 larve)	0	0	0	1	
	Entognatha	Collembola	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1 (quelques individus)	1	
	Arachnida	Scorpiones	1 (femelle et ses larves)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1 (1 adulte)	2
		Acari	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2 (plusieurs dizaines d'individus ; 1 individu)	1 (plusieurs dizaines d'individus)	3
		Opiliones	0	0	0	0	0	0	0	4 (1 ; 1 ; 1 ; et 2 individus)	0	0	0	3 (2 individus ; 1 ; 2)	7
		Araneae	1 (1 femelle avec ponte)	0	0	3 (1 ponte ; 1 adulte ; 1 adulte)	0	0	0	0	0	0	1 (1 adulte)	1 (1 adulte)	6
		Pseudoscorpionida	0	0	0	0	0	0	0	2 (1 ; 1 individu)	0	1 (1 adulte)	0	3	



Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot abandonnées sur la communauté de fourmis

	Myriapoda	Diplopoda, Penicillata	0	0	0	1 (1 adulte en train de muer)	0	0	0	3 (1 ponte ; 1 larve ; 1 larve)	0	3 (1 ponte ; 1 ponte ; 1 adulte)	1 (1 ponte et 2 larves)	8
		Diplopoda, autres	0	0	0	0	0	0	0	1 (1 individu)	0	0	0	1
		Chilopoda	0	0	0	0	0	0	0	1 (2 individus)	0	0	0	1
	Crustacea	Isopoda	0	0	0	0	0	0	0	1 (1 individu)	0	0	1 (2 individus)	2
Mollusca	Mollusca	Gastropoda	0	0	0	0	0	0	0	2 (1 juvénile ; plusieurs juvéniles)	0	0	0	3
Onychophora	non déterminé	non déterminé	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Autres	/	Ponte d'œufs non déterminés	0	0	0	0	0	0	0	2 (1 ponte ; 1 ponte)	0	0	1	3
Nombre de coquilles habitées (nombre de celles abritant aussi un nid de fourmi)			5 (1)	0 (0)	0 (0)	4 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	15 (5)	0 (0)	13 (6)	17 (5)	54 (18)
Nombre total de coquilles récoltées dans l'aire			378	114	40	157	51	74	87	99	37	397	97	
Pourcentage de coquilles occupées			1,3	0,0	0,0	2,5	0,0	0,0	0,0	15,2	0,0	3,3	17,5	

Tableau A3-25. Analyse du contenu des coquilles (présence ou non d'eau ou de matière humide et de fourmis) en fonction de la direction de leur ouverture pour trois aires de récolte.

	Ilhéus-BA-Première	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	Itororó-BA-Cacao
Nombre total de coquilles récoltées dans l'aire	378	114	74
Nombre de coquilles avec l'ouverture dirigée vers le ciel (%)	97 (25,7%)	28 (24,6%)	39 (52,7%)
Nombre de coquilles avec l'ouverture dirigée vers le ciel avec de la matière humide ou de l'eau à l'intérieur (%)	32 (33%)	0 (0%)	8 (20,5%)
Nombre de coquilles avec l'ouverture dirigée vers le sol avec de la matière humide ou de l'eau à l'intérieur (%)	5 (1,8%)	0 (0%)	0 (0%)
Pourcentage des coquilles avec l'ouverture dirigée vers le ciel avec un nid de fourmis	13,4%	17,9%	5,2%
Pourcentage de coquilles avec l'ouverture dirigée vers le sol avec un nid de fourmis	32,7%	29,1%	40,0%



Dans les régions où aucune ou peu de fourmis ont été récoltées dans les coquilles, leur occupation est peut-être trop contraignante pour cette hyménoptère dans ces régions où l'hiver est froid (études de Bellmann 1999a, Szinetár et al. 1998 et de Moreno-Rueda et al. 2008) ou qui sont désertiques (études de Gess & Gess 1999, 2008). Les autres animaux pour lesquelles les coquilles constituent une véritable option de refuge dans ces milieux pourraient aussi à leur tour devenir un facteur empêchant les fourmis d'avoir accès à cette ressource, même de façon temporaire.

Les conditions climatiques, donc le microclimat interne de la coquille d'escargot, et les fourmis font certainement partie des facteurs les plus importants conditionnant la présence d'autres invertébrés dans les coquilles, que ce soit pour y trouver refuge ou pour nidifier.

3.5. Disponibilité des coquilles, une ressource limitée ?

En moyenne, 74,8% ($\pm 15,3$) des coquilles sont disponibles dans les aires de récolte, sans fourmi ni autre invertébré. En ne prenant en compte que les coquilles avec des fourmis, 81,3% des coquilles vides de matière, 77,8% de celles à moitié remplies et 66,3% de celles remplies, sont disponibles. Dans deux aires, sur les trois pour lesquelles la direction de l'ouverture de la coquille a été notée, les coquilles dont l'ouverture est dirigée vers le ciel (les catégories « ouverture dirigée vers le ciel » et « ouverture dirigée vers le côté et vers le ciel ») ont plus souvent de l'eau ou de la matière humide à l'intérieur que les coquilles dont l'ouverture est dirigée vers le sol (les catégories « ouverture dirigée vers le sol » et « ouverture dirigée vers le côté et le sol ») (tableau A3-25). Dans la dernière aire, aucune coquille n'a été récoltée avec de l'eau ou de la matière humide à l'intérieur (tableau A3-25). Les coquilles dont l'ouverture est dirigée vers le sol sont de 1,6 à 4 fois plus occupées par les fourmis que celles dont l'ouverture est dirigée vers le ciel (tableau A3-25). Aucune coquille contenant de l'eau n'abritait des fourmis ou un autre invertébré non-aquatique¹³¹.

Les coquilles ne semblent pas être un facteur limitant puisque beaucoup d'entre elles sont disponibles, mais cela ne signifie pas qu'il n'y a pas de compétition entre les animaux qui utilisent cette ressource. En effet, « la compétition entre organismes (de même espèce ou d'espèces différentes) utilisant une ressource commune n'existe pas seulement lorsque la quantité de cette ressource est limitée, mais aussi lorsque si elle n'est pas limitante, quand en la recherchant, les organismes en concurrence se nuisent » (Birch 1957). Un parasite ou un prédateur peut aussi avoir un impact sur la densité et la distribution d'un organisme et donc sur la quantité de ressources exploitée par ce dernier. C'est sans doute le cas des fourmis

¹³¹ Aucune recherche d'animaux dans l'eau ou dans la terre humide contenue dans les coquilles n'a été effectuée.



légionnaires qui peuvent avoir une influence notamment sur la structuration des communautés de fourmis (Kaspari & O'Donnell 2003) ou de fourmis compétitrices, voire dominantes, venues d'une autre strate que la litière (sol, canopée) (voir Byrne 1994 ; *e.g.* : Kaspari 1996 ; S. Philpott¹³² *com. pers.*). La limitation des ressources alimentaires peut aussi affecter l'occupation des sites de nidifications : lorsqu'elles sont artificiellement augmentées, ces derniers deviennent limités dans une forêt tropicale du Costa Rica (McGlynn 2006). Un grand nombre de coquilles vides ne signifie toutefois pas forcément que ce type de site de nidification n'est pas limité. Dans deux forêts du Panama, Kaspari (1996) a trouvé que l'ajout de sites de nidification au niveau de la litière (des tiges de bambous ouvertes à un bout) augmente la densité en nids de fourmis, même si peu de ces structures supplémentaires sont occupées, et il en conclut que les branchettes y sont un site de nidification limité pour les fourmis. Ce résultat suggère d'ailleurs à McGlynn (2006) que les structures creuses libres, les sites de nidifications vacants, ont potentiellement une valeur pour les utilisateurs de ce type de structures, notamment ceux qui en changent fréquemment pour avoir accès à une place plus favorable, en terme de ressources alimentaires ou de protection contre des prédateurs par exemple. Les structures vacantes sont peut-être nécessaires à la stabilité de la communauté de fourmis.

Jusqu'à ce qu'elles disparaissent, les coquilles peuvent être déplacées par le ruissellement de l'eau de pluie, par le vent ou encore par des animaux. Elles vont ainsi se retrouver plusieurs fois dans des positions différentes qui les rendra ou non accessibles aux fourmis pour qu'elles y fassent leur nid. Les coquilles dont l'ouverture sera tournée vers le ciel peuvent se remplir d'eau et devenir inhabitables par ce type d'animaux non aquatiques, elles le redeviendront lorsque l'eau se sera évaporée ou lorsque la coquille se trouvera dans une position qui permettra à l'eau d'en sortir. Une coquille vide peut se remplir peu à peu de matières, par contre il doit être moins courant qu'une coquille remplie de matières se vide.

La disponibilité d'une coquille comme site de nidification adéquat pour les fourmis dépend notamment de sa position sur la litière et de son remplissage. La direction de l'ouverture de la coquille semble ainsi être un facteur important de son occupation ou non par des invertébrés. Ainsi, les coquilles dont l'intérieur est susceptible d'être rempli d'eau, ce qui correspond surtout à celles dont l'ouverture est dirigée vers le ciel, sont moins occupées par les animaux non-aquatiques récoltés parce que ces animaux les évitent, ou ont été chassés par l'eau qui y est entrée, ou bien parce qu'elles sont tout simplement moins souvent disponibles,

¹³² Dept. of Environmental Sciences, University of Toledo, Toledo, OH, EUA.



l'eau pouvant mettre du temps à s'évaporer une fois dans la coquille. Le remplissage de la coquille est aussi un facteur limitant son occupation par certaines espèces de fourmis. Les coquilles pleines de matières peuvent être ainsi inutilisables par certains animaux qui ne sont pas adaptés à l'excavation, mais les coquilles vides libres sont nombreuses, et le contraire est aussi vrai.

4. Conclusions

Avant cette étude, la prédation, le mutualisme et la myrmécophilie étaient les formes décrites de relations entre les escargots et les fourmis (voir Mead 1961 ; D. Freneau com. pers. 2000 ; Yusa 2001 ; Witte et al. 2002 ; Eguchi et al. 2005 ; Delabie et al. 2008¹³³ ; Longino 2008¹³³) alors que des escargots recherchent parfois refuge dans les cavités aménagées par des fourmis (Wheeler 1922 p.154 et 249-250). Mais dans ces cas, les deux protagonistes sont vivants. L'occupation des coquilles vides d'escargots par les fourmis a ceci de particulier que les escargots architectes de leur enveloppe minérale protectrice rendent disponible cette structure pour d'autres organismes. Les escargots ont de nombreux prédateurs et pour les utilisateurs de la coquille en tant que cavité, il est préférable que ceux-ci ne la cassent pas lorsqu'ils se nourrissent du corps mou du mollusque. Les animaux conchicoles ne sont généralement pas ceux qui chassent les escargots, même s'il existe plusieurs registres de fourmis ayant des escargots adultes dans leur régime alimentaire (voir Mead 1961 (pp.105-106) ; e.g. : Smith 1895¹³⁴ ; Kalule-Sabiti 1980 ; Clark et al. 1982¹³⁴ ; Maschwitz et al. 1989 ; Stevens et al. 1999 ; Longino 1999b¹³⁴ ; Fourcassié & Oliveira 2002¹³⁴ ; Moffett 2007 ; Ramos & Link 2007 ; Oke C. com. pers. 2008), aucune fourmi n'est connue comme étant un prédateur spécialisé de mollusques terrestres (voir Hölldobler & Wilson 1990 ; Barker 2004).

Les coquilles sont des structures à la disposition des animaux de la litière mais tous ne sont pas capables de les exploiter. D'autres ont par contre adopté le mode de vie conchicole et ce sont spécialisées dans l'utilisation de ce type structures. Certaines fourmis sont ainsi les principales habitantes des coquilles dans la région de Forêt Atlantique du sud de l'état de Bahia. Cela permet à ces fourmis d'échapper ou pour le moins, de diminuer, la compétition pour les sites de nidification qu'elles se disputent avec les autres espèces. Elles n'ont de plus pas les mêmes préférences quant aux différentes catégories de coquilles utilisées, certaines étant plus adaptées à certaines formes,

¹³³ Un escargot est le commensal de plusieurs espèces de *Pachycondyla* au Brésil, il se nourrit de la poubelle du nid, Longino (2008) a sans doute rencontré le même phénomène chez *Pachycondyla apicalis* Latreille récoltée au Costa Rica.

¹³⁴ Pas d'observation directe de consommation de gastéropodes par les fourmis, mais des coquilles dans le nid (sans que cela puisse être considéré correspondant à la technique du leurre (voir introduction)) ou alors des gastéropodes ramenés au nid.



volumes ou taux de remplissage. Le développement de la population d'une espèce de fourmi dans une aire pourra être favorisé par la forte présence de ses sites de nidification préférés, tel qu'un certain type de coquilles, en ce lieu. Les fourmis conchicoles n'ont pas une morphologie spécialement adaptée, mais, ce mode de vie chez les fourmis, la nidification dans une cavité pérenne en cul-de-sac avec une grande et unique ouverture, semble être dépendant, dans la région d'étude, d'une bonne capacité de défense, passive et/ou active, de la part de celles qui le pratique. L'utilisation spécialisée des coquilles requière donc certaines préadaptations spécifiques. Les fourmis conchicoles pourraient donc former une guildes.

4.1. Guildes, spécialisation au mode de vie conchicole et syndrome adaptatif

Les espèces de fourmis qui utilisent les coquilles d'escargot comme site de nidification peuvent-elles être considérées comme appartenant à une guildes, qu'on nommerait guildes des fourmis conchicoles ? La notion de guildes a été définie par Root (1967) comme « un groupe d'espèces qui exploitent la même classe de ressources de l'environnement d'une façon comparable. Ce terme groupe des espèces, sans considération de leur position taxinomique, dont les exigences de la niche écologique se chevauchent significativement » (voir aussi Jaksic 1981 ; Hawkins & MacMahon 1989 ; Simberloff & Dayan 1991 ; Blondel 2003). Ces espèces de fourmis utilisent une même ressource, les coquilles d'escargot, de la même manière, pour nidifier, dans ce sens elles représentent une guildes. Chez les Formicidae, la notion de guildes est toutefois généralement basée sur plusieurs variables regroupées en différentes catégories afin de pouvoir caractériser la communauté de fourmis d'une aire sous forme de guildes¹³⁵ et ainsi l'utiliser dans les comparaisons entre aires (voir Simberloff & Dayan 1991 ; Delabie et al. 2000c ; Silvestre 2000 ; Silvestre et al. 2003 ; Silva & Brandão sous presse ; Brandão et al. 2009). Le site de nidification détaillé des espèces pourrait aussi servir de variable mais ce type de données est souvent moins accessible et moins facile à décrire ou à catégoriser que d'autres (morphologie, régime alimentaire, mode de fourrage) (voir Silvestre 2000). En outre, la classification sans ambiguïté d'espèces dans des guildes requiert qu'elles rentrent dans un ensemble de critères morphologiques ou comportementaux qui définissent un « syndrome adaptatif » (Hawkins & MacMahon 1989), les membres d'une guildes devant être façonnés par l'adaptation à une même ressource (Root 1967). Hormis le fait que ces fourmis utilisent les coquilles pour nidifier, très certainement pas de manière exclusive pour la plupart, il n'y a pas de trait morphologique particulier, quant au comportement, le

¹³⁵ Parfois, la désignation de ces guildes n'est pas basée sur des variables correspondant à l'utilisation d'une ressource utilisée de façon comparable (exemple : mode de fourrage ou de recrutement), cela ne satisfait donc pas à la définition même de guildes. Le nom d'une guildes doit être attaché à une ressource bien définie, même si on lui ajoute, après, la méthode d'acquisition de la ressource qui a aussi son importance.



critère qui pourrait être pris en compte pour caractériser si une espèce peut être conchicole ou non est sa capacité de défense, active et/ou passive, de ce type de structure. La signification de « d'une façon comparable » pose aussi problème puisque si ces espèces de fourmis utilisent des coquilles d'escargot pour nidifier, certaines le font lorsque la colonie est au stade de développement de la fondation, d'autres pour le cycle complet de la colonie, alors que d'autres n'utilisent les coquilles que pour le développement d'une certaine partie du couvain le reste de la colonie étant dans un autre type de structure, voire dans une autre strate de l'écosystème (dans le sol par exemple). Une espèce pourrait être classée dans la catégorie des « fourmis à site de nidification dans la litière » alors qu'elle est terricole. Pour le moment il est sans doute plus judicieux de ne pas utiliser le terme guildes mais de parler uniquement de groupe de fourmis conchicoles. De futures études des animaux conchicoles dans d'autres régions terrestres dévoileront peut-être en ensemble de plusieurs traits qui leur sont propres, définissant ainsi un syndrome adaptatif et les différenciant des espèces habitant d'autres types de structures creuses sur la litière. On pourra alors évaluer l'utilité de définir une guildes d'animaux conchicoles dans les études de communautés écologiques. Cela dépendra certainement de la question écologique spécifique qui sera posée. Il y aura ainsi un intérêt à étudier la guildes d'animaux conchicoles lors d'une comparaison entre plusieurs communautés d'animaux utilisateurs de structures creuses au niveau de la litière. Cette guildes devra être définie précisément.

Les espèces du genre *Thaumatomyrmex* sont le type même de la fourmi conchicole, elles utilisent préférentiellement les coquilles comme site de nidification là où ces structures sont fréquentes (voir chapitre 3) et disposent d'une défense passive efficace qui leur permet d'utiliser au mieux ces coquilles (voir chapitre 4). La morphologie des *Thaumatomyrmex* est une contrainte pour le choix du site de nidification qui ne peut plus être qu'une cavité dans une structure creuse préexistante. Les mandibules longues, fines, effilées et arquées avec une denture formée de trois longues dents fines, effilées, courbes et pointues, de longueur et de courbure croissante de la base vers l'apex, qui représentent une adaptation à la chasse de certains arthropodes au corps mou comme les Penicillata (voir chapitre 4), ne sont pas du tout adaptées à l'excavation. Il est probable que si les *Thaumatomyrmex* n'avait pas acquis la spécialisation alimentaire sur les Penicillata et le comportement d'utilisation de leurs trichomes défensifs pour leur propre compte, elles n'utiliseraient pas préférentiellement un type de structures creuses comme les coquilles d'escargot dont la grande ouverture contraint les espèces qui les utilisent à disposer de moyens de défense qui permettent de faire face à ce problème. En outre, cinq colonies d'une autre fourmi spécialisée dans la prédation de Penicillata, *Probolomyrmex longinodus* Terayama & Ogata (Proceratiinae : Probolomyrmecini) ont aussi été trouvées dans des coquilles d'escargot (Kikuchi & Tsuji 2005).



Seule différence : ces dernières étaient remplies de terre et les colonies étaient au fond des coquilles. La présence de trichomes à l'intérieur de la coquille n'est pas signalée, mais s'il s'avère que cette fourmi construit elle aussi des structures défensives à base de trichomes dans la coquille pour protéger la colonie, cela donnerait un argument en plus pour l'hypothèse du besoin d'une défense efficace pour l'utilisation spécialisée des coquilles d'escargot par les fourmis.

Même si toutes les espèces de Formicidae utilisatrices de coquilles n'ont pas d'adaptation spéciale à leur usage, on peut considérer que le mode de vie conchicole est apparu plusieurs fois chez cette famille d'hyménoptères, puisqu'on le retrouve dans plusieurs sous familles et chez des genres qui ne sont pas forcément placés basalement sur l'arbre phylogénétique. Son utilisation pour la maturation des nymphes (empupées ou non) est une convergence entre les espèces des genres *Anochetus* et *Wasmannia*.

Si, en milieu terrestre, les invertébrés conchicoles ne semblent pas disposer d'adaptation morphologique spéciale à ce mode de vie, en milieu aquatique, la forme, la taille et le volume des coquilles présentes dans le milieu, ont façonné l'évolution morphologique de certains animaux notamment parce que leur corps occupe une grande partie de la coquille, ce qui n'est pas le cas pour les invertébrés terrestres. Les bernard-l'hermite peuvent ainsi occuper les coquilles grâce à leur corps asymétrique avec une pince plus grande que l'autre qui sert d'opercule pour fermer l'ouverture de la coquille afin de protéger son occupant (voir Briffa & Mowles 2008). Certains poissons Cichlidae ont l'un des plus grands ratios de taille biaisé en faveur des mâles : les femelles doivent être assez petites pour rentrer dans les coquilles dans lesquelles elles élèvent leur progéniture ; alors que les mâles dominants territoriaux doivent être assez grands pour prendre les coquilles dans leur gueule et les rassembler, leur succès reproducteur étant lié à la taille de leur collection de coquille (Turner 2007). La taille des femelles ne semblent toutefois pas correspondre à une adaptation pour trouver refuge dans les coquilles mais à celle d'y élever sa progéniture (Schütz & Taborsky 2000). Sur deux exemples d'adaptation morphologique au mode de vie conchicole, par des animaux qui peuvent occuper un grand volume dans la coquille, un seul correspond à une adaptation dans un but défensif.

Le mode de vie conchicole n'est pas forcément lié à un syndrome adaptatif clairement identifiable, mais que ce soit en milieu aquatique ou terrestre, il semble être une affaire de spécialistes : poissons Cichlidae et crustacés bernard-l'hermite (Bellmann 1998 ; voir Ochi et al. 2001 ; Briffa & Mowles 2008) et araignées de la famille Salticidae et hyménoptères, abeilles Megachilidae (Apoidea) et fourmis du genre *Thaumatomyrmex* (Vespoidea Formicidae Ponerinae) (Szinetár et al. 1998 ; Bellmann 1999a ; Gess & Gess 1999, 2008 ; Moreno-Rueda et al. 2008 ; cette



étude). Les coquilles semblent être ainsi une structure creuse de nidification contraignante puisque très peu d'animaux les utilisent et qu'elles sont réservées à un groupe de quelques spécialistes qui leur trouvent des avantages.

4.2. L'utilisation des coquilles d'escargot : contraintes et avantages, risques et bénéfices

La coquille d'escargot est une structure minérale de carbonate de calcium, imperméable, construite par cet animal. Le volume, la forme et la dureté de la coquille dépendent de l'espèce d'escargot et de la maturité de l'individu. Les coquilles abandonnées sur le sol sont soumises à la bio-érosion et à l'érosion chimique, dues, par exemple, aux râpages des escargots et à la pluie (Cadée 1999), alors que les champignons ne s'y attaquent pas. La dureté de la coquille détermine le temps qu'elle mettra à se décomposer dans un milieu donné. Toute dégradation que la coquille subira après la mort de son constructeur, ne sera pas réparée, puisqu'il est le seul à pouvoir le faire. Chaque dommage des structures internes et externes est donc irréversible et l'érosion naturelle fragilise la coquille au fur et à mesure que le temps passe. De gros trous ou la perte de la structure spiralée interne dénature la coquille qui n'en a plus les caractéristiques et n'est donc plus intéressante pour les organismes conchicoles. Il s'agit toutefois des structures qui peuvent rester relativement intactes au-delà d'un an dans la région de réalisation de cette étude (obs. pers.). La coquille est disponible dès que le corps du mollusque a disparu, de l'intérieur, la décomposition de ce dernier ne doit durer au plus que quelques jours s'il n'a pas été extrait de sa coquille par un prédateur. L'accès par celui-ci à l'intérieur des coquilles d'escargots possédant un opercule doit cependant être retardé par cette structure. Les coquilles ont une longue période d'utilisation puisqu'elles sont quasiment tout de suite disponibles après la mort du mollusque et elles restent intactes dans le milieu pendant longtemps. Cependant, la coquille n'est pas une ressource qui peut être consommée comme le sont les structures ligneuses, elle ne subit pas de dégradation chimique et physique causées par plusieurs groupes distincts d'organismes qui se succèdent les uns aux autres d'une manière déterminée suivant l'état de la structure et jusqu'à la disparition de celle-ci. Même si la coquille se dégrade au cours du temps jusqu'à se confondre avec l'habitat, il ne semble pas qu'il existe de succession écologique dans ce micro-habitat. Les coquilles ne peuvent donc pas donner lieu à un microsère, les fourmis peuvent ainsi les occuper dès que le corps du mollusque en a été retiré et jusqu'à ce qu'elles perdent leurs caractéristiques de coquille, ceci, sans que l'action d'autres organismes ne soient nécessaires pour favoriser leur utilisation par les fourmis en modifiant ce micro-habitat. Sur la litière, la coquille peut subir une délocalisation verticale, les feuilles peuvent la recouvrir et l'action de la pluie peut l'enfoncer dans la terre, bloquant ainsi son ouverture ; ou une délocalisation horizontale, la coquille d'escargot peut être emportée loin de son



lieu d'origine par des animaux ou par un ruisseau d'eau temporaire formé après une averse. De plus son ouverture peut se retrouver tournée en direction du ciel et la coquille se remplira alors d'eau en cas de pluie, la rendant inutilisable pour des organismes non aquatiques. La coquille peut aussi être détruite ou enfoncée dans le sol par un animal qui passe, ou qui cherche à se nourrir, ou alors par la chute d'un fruit ou d'une branche. La cavité interne de la coquille peut se remplir de diverses matières comme de la terre, du sable ou de l'humus. Le remplissage se fait sans doute progressivement suivant la position de l'ouverture et doit être irréversible, une coquille pleine de matière à peu de chance de se vider intégralement.

Les coquilles sont donc des structures creuses solides, non putrescibles, imperméables, non réparables, durables avec une longue fenêtre temporelle d'utilisation, à la cavité interne de volume et forme fixes, pouvant se remplir de matières et donc modulable uniquement par l'ajout de matériaux d'origine externe, non putrescibles, pouvant subir des délocalisations verticales et horizontales.

Volume et forme

Le volume et la forme des coquilles sont une contrainte puisqu'ils sont fixes. Les bernard-hermite doivent ainsi changer régulièrement de coquille au fur de leur croissance. L'utilisation d'une coquille par une fourmi dépend de la taille des individus et celle de la colonie. Plusieurs espèces de fourmis ont toutefois la capacité de déménager lorsque l'espace interne devient insuffisant au bon développement de la colonie. Il est fréquent cependant que le volume interne de la coquille soit capable d'abriter une colonie de taille bien plus importante alors que celle-ci a déjà atteint la taille maximale de sa population. Le volume fixe de la coquille n'est pas un problème pour les fourmis qui savent les choisir et s'y adapter. De plus, la forme de la cavité qui va en augmentant de l'apex à l'ouverture de la coquille accompagne idéalement la croissance de la colonie.

Structure résistante pour une longue période d'utilisation

Dans la région d'étude, les coquilles les plus fines comme celles des *Leiostracus* spp., et les plus solides comme celles des *Megalobulimus gummatius*, peuvent rester intactes dans le milieu plus d'un an (obs. pers.). D'autres sites de nidification utilisés par de nombreuses fourmis, comme les branchettes, ont une durée de vie beaucoup plus courte, inférieure à un an dans une autre forêt tropicale d'Amérique Latine (Byrne 1994). De plus, la coquille ne change pas radicalement d'état physique et chimique lorsqu'elle se dégrade, les fourmis rencontrent les mêmes conditions physique et chimique dans la coquille entre le moment où le corps du mollusque n'y est plus jusqu'à la destruction de cette coquille. La coquille est utilisable en tant que structure creuse dès que le mollusque est mort et que son corps mou n'y est plus présent, jusqu'à ce que la coquille érodée n'ait



plus les caractéristiques d'une coquille (*i.e.* structure interne spiralée et enveloppe externe détruites). Les structures en bois comme les branchettes, branches et rondins subissent des dégradations chimiques et physiques successives causées notamment par les champignons et les animaux xylophages et saproxylophages ce qui entraîne une succession écologique des animaux utilisant ce type de micro-habitat, ou microsère (voir Mohr 1943). Elles passent donc par différents stades de décomposition et dans une forêt tropicale de Nouvelle-Guinée, Wilson (1959) nomme ainsi chaque stade suivant l'insecte caractéristique qui y est trouvé. Les branchettes ou les fruits ligneux ne sont pas directement disponibles pour toutes les fourmis dès qu'ils se retrouvent sur la litière. Elles ne creusent en effet généralement pas le bois dur et elles doivent donc attendre l'action d'organismes xylophages et saproxylophages ou granivores. De plus, suivant leur stade de décomposition les structures ligneuses ne constituent plus un site de nidification pour certaines fourmis. La période d'utilisation des coquilles d'escargot est certainement plus longue que celle des branchettes et cela implique que les fourmis conchicoles peuvent effectuer la totalité du cycle de la colonie dans une unique coquille, sans avoir à en changer tant que le site de nidification ne se dégrade pas. Les coquilles peuvent aussi être réutilisées par d'autres colonies, souvent d'espèces différentes. On notera que les fourmis ne semblent pas contribuer à l'érosion des coquilles.

Structure creuse préexistante

Les coquilles ont cet avantage que la cavité est déjà formée, alors que la construction d'un nid ou son excavation ont toujours un certain coût (Hansell 1993 ; Aleksiev et al. 2007b). Le paradoxe est que certaines espèces de fourmis forment un mur de protection construit avec des matériaux provenant de l'extérieur de la coquille, alors que d'autres préfèrent les coquilles remplies de matières et doivent donc creuser pour aménager une cavité à l'intérieur.

Nid dans la terre mais pas dans le sol

Une colonie de fourmis dans une coquille remplie de terre doit y trouver des conditions similaires à celles d'un nid dans le sol mais sans l'inconvénient des dommages que pourraient causer les animaux fouisseurs (vers de terre, insectes, etc.) ou des attaques des fourmis légionnaires à fourragement hypogé, qui est le plus répandu chez ces fourmis (Gotwald 1982 ; Powell & Baker 2008).

Structure en carbonate de calcium imperméable

Lorsque l'ouverture de la coquille n'est pas en direction du ciel, la coquille de structure calcaire ne se gorge pas d'eau comme le bois. Si l'ouverture de la coquille n'est pas orientée vers le haut, la coquille ne se remplit pas d'eau même lorsqu'il y a une pellicule d'eau sur le sol grâce à la configuration de la cavité interne, sauf peut-être pour les coquilles à la forme hélicoïdale plane.



Toutefois le phénomène physique de condensation pouvant conduire à ce que les parois internes de la coquille se recouvrent d'une pellicule d'eau, son occurrence devra être vérifiée et ainsi que son éventuel impact sur les habitants de la coquille.

Structure en carbonate de calcium, donc minérale, donc non putrescible

La structure de la coquille est minérale et n'est pas attaquée par les champignons qui se développent sur de la matière organique. Les champignons représentent sans doute l'un des problèmes majeurs qu'une colonie de fourmis doit affronter dans les cavités en bois ou en terre où elles établissent leur colonie. Si la coquille contient de la matière organique, les fourmis l'en retirent. La matière qui compose les coquilles n'est pas consommée par les proies potentielles des fourmis ou ne les attire pas, contrairement au bois des branchettes qui sont des zones de fourragement des fourmis.

Visibilité des coquilles en milieu naturel

A la mort du mollusque, les coquilles assez épaisses perdent généralement leur périostacum, généralement coloré, dont les motifs peuvent camoufler la coquille dans son environnement, et deviennent blanches et donc facilement repérables, sur une litière assez foncée, pour les prédateurs, les parasites et les parasitoïdes. Les hyménoptères solitaires récoltés dans les coquilles ont quasiment tous leur(s) parasite(s) attiré(s) (e.g. : Gess & Gess 1999, 2008 ; Bellmann 1999b ; Moreno-Rueda et al. 2008). Certaines abeilles Megachilidae du genre *Osmia* Panzer (Hymenoptera, Apoidea) camouflent donc la coquille en la couvrant de divers matériaux ou bien la déplacent vers un endroit où elle sera cachée (voir Saunders 1907 p. 59 ; Bellmann 1999a). Si l'entrée de la coquille est bouchée, les parasitoïdes ne peuvent pas y pénétrer et la dureté et les courbes de la coquille doivent limiter l'action de ces insectes dont ovipositeur même spécialisé ne peut sans doute pas perforer la paroi de la coquille. Certains prédateurs des fourmis qui vivent dans le bois, comme le Grand Pic de l'Oregon (Etats-Unis d'Amérique) (*Dryocopus pileatus* Linnaeus - Aves, Piciformes, Picidae), ont appris à connaître les types de branches et rondins utilisés par leurs proies préférées et à éviter celles qui ne correspondent pas aux sites de nidification privilégiés de celles-ci (Torgersen & Bull 1995). Les fourmis conchicoles qui présentent aussi des préférences quand aux coquilles utilisées, pourraient à leur tour avoir des prédateurs spécialisés qui seraient capable de reconnaître les sites de nidification particulier qu'elles utilisent. Même si les coquilles sont des structures parfois très dures, elles ne sont jamais invulnérables. Certains oiseaux maîtrisent parfaitement la technique de l'enclume pour casser les coquilles et en extraire son contenu (voir Lefebvre et al. 2002).



Les coquilles sont aussi visibles pour les autres individus conspécifiques comme les mâles pour lesquels elles peuvent être des structures vers lesquelles ils vont se diriger parce qu'ils auront de fortes chances d'y trouver une femelle si l'espèce y nidifie préférentiellement, comme pour les mâles d'*Osmia bicolor* Schrank (*e.g.* : Bellman 1999b p. 242) (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) et ceux de *Thaumatomyrmex contumax* Kempf (Hymenoptera, Vespoidea, Formicidae) dont les femelles se positionnent sur la coquille en posture d'appel sexuel (voir chapitre 5).

Localisation par rapport aux autres ressources

Habiter dans des structures creuses préexistantes que l'animal n'est pas capable de déplacer pose le problème de la distance aux autres ressources, notamment alimentaires. Contrairement aux coquilles, les branchettes, branches et troncs en décomposition sur la litière sont des zones de fourragement pour les fourmis qui peuvent y trouver des proies. Dans plusieurs aires explorées, les coquilles récoltées ont été rencontrées sur la litière à la base des arbres où les fourmis étaient susceptibles de trouver le plus de proies. Les fourmis peuvent en outre déménager vers un autre site de nidification qui se trouve dans une zone plus riche en ressources alimentaires, avant d'en changer de nouveau lorsque ces dernières auront diminuées en dessous d'un niveau critique correspondant au provisionnement minimum de la colonie.

Délocalisation : utilisation par des animaux de grande taille, déplacement par les cours d'eau

Les coquilles d'escargot peuvent servir de complément en calcium pour des animaux comme certains oiseaux, qui les mangent, alors que des femelles de crabes les plongent dans l'eau des réservoirs où elles élèvent leur progéniture (voir introduction). D'autres structures rencontrées sur la litière peuvent elles aussi être retirées de leur milieu. Ainsi, de nombreux animaux utilisent des branchettes et des branches pour faire leur nid, celles-ci peuvent passer de la litière à la cime d'un arbre, emmenées par un oiseau qui les imbrique les unes aux autres pour fabriquer son nid.

Quant aux cours d'eau temporaires formés par les fortes pluies, ils charrient sur leur passage toutes les structures qui ne peuvent résister à leur force, que ce soient des coquilles ou des branchettes ou encore des fruits.

Microclimat interne et fluctuations de la température et de l'humidité

Dans les coquilles vides, les fourmis sont soumises aux fluctuations journalières de la température et de l'humidité du milieu dans lequel elles se trouvent. Cela représente certainement un stress physiologique auquel peu d'espèces de fourmis sont adaptées (voir Black 1987) et c'est sans doute un facteur important limitant l'utilisation des coquilles vides par les fourmis. Dans les coquilles remplies de matières ou dans celle où les fourmis ont construit un mur à l'entrée du nid, le



microclimat interne doit être d'une plus grande stabilité, proche de celle qu'il est possible de rencontrer dans les branchettes et dans le sol, où les fluctuations de la température et de l'humidité sont moins grandes. Des fourmis comme les trois espèces du genre *Thaumatomyrmex* récoltées dans cette étude, semblent parfaitement adapter à vivre dans des structures creuses au microclimat interne qui suit celui du milieu dans lequel la coquille se trouve. Cette adaptation est certainement un avantage dans la compétition pour les sites de nidification.

L'utilisation des coquilles offre donc de nombreux avantages, mais chacun d'eux est lié à une contrainte particulière. Cependant, la plupart des risques subis par les animaux conchicoles sont les mêmes que ceux de tout organisme vivant dans des structures au niveau de la litière. Chaque structure a ses avantages et ses inconvénients, l'adaptation des animaux à tel ou tel type de structure vise à diminuer l'effet de certaines de ces contraintes. L'adaptation au mode de vie conchicole n'a dû se faire que dans les milieux dans lesquels cette ressource est constante et assez abondante, si elle venait à ne plus l'être, cela aurait sans doute des conséquences préjudiciables sur les fourmis conchicoles.

4.3. Quel futur pour les utilisateurs de coquilles d'escargot ?

Les utilisateurs de coquilles dépendent de la présence d'escargots dans le milieu qui ont abandonné leur structure protectrice à leur mort. De nombreux facteurs affectent la diversité et l'abondance des escargots indigènes, notamment la destruction ou la modification de l'habitat, des facteurs abiotiques comme le pH, l'humidité et la teneur en calcium de la litière¹³⁶ et du foerna¹³⁷ (Wäreborn 1969, 1970, 1992 ; Hotopp 2002 ; voir Müller et al. 2005 ; Kappes et al. 2006 ; Jubb et al. 2006 ; voir Nation 2007) et des facteurs biotiques comme l'introduction d'espèces invasives (Hadfield et al. 1993 ; Simone 1999 ; Cowie 2001a, 2001b ; Cowie & Robinson 2003 ; voir Sugiura & Yamaura 2008 ; Gess & Gess 2008) et l'utilisation d'espèces domestiques ou semi-domestiques dans des milieux naturels (Suominen 1999 ; Ausden et al. 2005 ; Baur et al. 2007 ; Boschi & Baur 2007 ; Skeldon et al. 2007). En diminuant la diversité de la malacofaune, on diminue aussi la variété de forme et de taille des coquilles abandonnées disponibles. Les fourmis conchicoles ont certaines préférences bien particulières de types de coquilles et l'absence de l'un d'eux aurait certainement une incidence sur la présence de certaines d'entre elles dans les coquilles, voire dans l'aire concernée pour une espèce spécialisée dans ce mode de nidification. Même si le rôle des escargots

¹³⁶ La litière correspond à l'horizon OL (couche de feuilles ou d'aiguilles mortes, encore reconnaissables). L'horizon O est l'horizon organique (ou humus) dans lequel les débris végétaux s'accumulent à la surface du sol

¹³⁷ Le foerna inclut les horizons OF (couche de fragmentation dans laquelle les débris ne sont plus reconnaissables) et quelques ou tous les horizons OH (couche humifiée, absence de toute structure végétale reconnaissable à l'œil) (Elton & Miller 1954).



terrestres en tant qu'ingénieurs de l'écosystème est difficile à estimer, leurs coquilles sont des « structures clé » (« keystone structures » *sensu* Tews et al. 2004) par le fait qu'elles sont des « structures spatiales qui fournissent des ressources, un abri, ou des « biens et services » cruciaux pour d'autres espèces ». De futures études pourront montrer qu'elles augmentent la diversité en espèces de certains écosystèmes lorsqu'elles sont présentes.

L'acidification de certains écosystèmes par les pluies acides réduit la concentration en Ca^{2+} dans le sol ce qui entraîne ainsi la diminution de la population d'escargot en fournissant trop peu de Ca^{2+} pour construire leur coquille. Ceci affecte par conséquent affecte aussi les animaux utilisateurs de coquilles d'escargot comme certains oiseaux (Drent & Woldendorp 1989 ; Graveland et al. 1994 ; Graveland & van der Wal 1996 ; voir Ramsay & Houston 1999 ; Bures & Weidinger 2000 ; Bures & Weidinger 2001 ; Jubb et al. 2006) qui peuvent les utiliser plus souvent comme supplément de calcium, rendant plus hasardeux l'utilisation de celles-ci comme refuge par d'autres animaux. Cependant, si dans plusieurs régions les oiseaux sont des compétiteurs pour l'utilisation des coquilles d'escargot, dans d'autres ils rendent disponible une ressource aquatique pour un écosystème terrestre. Ainsi, certains oiseaux prédateurs d'escargot aquatiques abandonnent au sol la coquille de l'escargot qu'ils viennent de manger. Le milan des marais *Rostrhamus sociabilis* Vieillot (Aves, Falconiformes, Accipitridae) qui fréquente les marais d'eau douce d'Amérique tropicale et subtropicale de la Floride, Cuba et sud Mexique jusqu'à l'Argentine et le Pérou, se nourrit quasiment exclusivement d'escargots aquatiques du genre *Pomacea* Perry (Caenogastropoda, Ampullariidae) (Murphy 1955 ; Beissinger 1990 ; Magalhães 1990 ; Santos et al. 2007). Il extrait le gastéropode de sa coquille sans l'endommager et rejette cette dernière intacte sur une pile d'autres coquilles à partir de son perchoir alimentaire situé au-dessus du sol ou de l'eau (Murphy 1955 ; Collett 1977). La population de cet oiseau est en déclin dans certaines parties de sa zone de distribution notamment à cause de l'activité humaine. Il est probable que ceci affectera indirectement les utilisateurs de coquilles en éliminant le principal pourvoyeur de coquilles vides de ces écosystèmes. Tous les animaux doivent se nourrir régulièrement et les malacophages qui laissent intactes les coquilles d'escargot assurent un apport constant de celles-ci, ce qui est sans doute le facteur le plus important pour l'apparition d'une stratégie stable de nidification conchicole (Vermeij 1987). L'apparition et l'évolution de ce mode de vie dépend du nombre d'escargots et de leur taux régulier de mortalité (Vermeij 1987). Un écosystème dans lequel les populations d'escargots souffriraient d'évènements destructeurs aléatoires et épisodiques ne peut maintenir une guildes d'animaux conchicoles (Vermeij 1987). Trop de coquilles seraient disponibles juste après une catastrophe, alors qu'aucune ne le serait entre deux évènements catastrophiques éloignés dans le



temps. La plupart des animaux conchicoles ne sont pas des prédateurs d'escargots et ils repèrent sans doute l'emplacement des coquilles en suivant les traces laissées par les animaux malacophages ou alors en identifiant les lieux où les escargots sont le plus susceptibles de mourir. Certains prédateurs de mollusques qui ne détruisent pas leur coquille jouent ainsi un rôle essentiel dans la structuration de la communauté d'animaux conchicoles en rendant disponibles et plus accessibles les coquilles, dans le temps et dans l'espace, que ce soit en milieu terrestre (e.g. : le milan des marais *Rostrhamus sociabilis*) ou aquatique (e.g. : *Octopus* spp., voir Gilchrist 2003).

Au Brésil et dans de nombreux autres pays, le principal facteur de diminution de la diversité des gastéropodes terrestres est la destruction de leur habitat (Simone 1999 ; Alonso et al. 2001a ; Cowie & Robinson 2003 ; Lydeard et al. 2004). Le biome Forêt Atlantique, l'un des « hotspots » (point « chaud ») mondial de la biodiversité (Myers et al. 2000) a perdu 92,7% de sa superficie originelle dont il reste moins de 100 000 km² totalement fragmentés (Fundação SOS Mata Atlântica & Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais 2008) au profit de l'urbanisation, de l'agriculture et de l'élevage extensif de bétail dans des pâturages artificiels. De nombreuses cacaoyères ont aussi été plantées sur des zones de Forêt Atlantique mais cette étude montre que les plantations de cacaoyers, à l'inverse d'autres agroécosystèmes, maintiennent une certaine diversité d'escargots ainsi que celle des utilisateurs de leur coquille, tels que les fourmis. La malacofaune peut aussi trouver dans les cacaoyères un environnement favorable puisque les cacaoyers requièrent un sol pas trop acide (pH 6,0-7,0) et le cultivateur ajoute de la chaux au sol suivant son acidité (Mead 1961). Au Nigéria, où ont été effectuées les seules études sur la malacofaune terrestre de cacaoyères, la malacofaune de cet agroécosystème est aussi riche que dans les forêts tropicales étudiées de ce pays, bien que l'abondance des gastéropodes y soit moindre (Oke 2007 ; Oke & Ugiagbe 2007). Delabie et al. (2007), quant à eux, montrent qu'il existe une similarité entre la diversité de fourmis dans des fragments de forêts indigènes et les plantations de cacaoyers, notamment pour le genre *Thaumatomyrmex*. La diversité des mollusques à coquilles dans les cacaoyères qui maintiennent une structure forestière, est donc sans doute l'un des facteurs importants de la constance des fourmis du genre *Thaumatomyrmex* dans ce type d'agroécosystème. Toutes les ressources spécifiques des espèces doivent être prises en compte pour le succès de leur conservation effective et, si les ressources alimentaires sont le plus souvent prises en compte, les autres types de ressources ne le sont pas toujours. Il est, par exemple, essentiel de considérer les ressources de nidification autant que celles alimentaires lorsqu'on étudie l'organisation d'une communauté d'abeilles (Potts et al. 2005) et il doit en être de même pour certaines espèces du genre *Thaumatomyrmex* et les espèces



conchicoles qui sont spécialisées dans ce type de ressource. La présence d'une malacofaune diversifiée aide sans doute au maintien de ce genre de taxons dans ce type d'agroécosystème.

Pour les gastéropodes terrestres, une autre menace est venue s'ajouter à la perte de leur habitat : l'introduction d'espèces invasives. Depuis son introduction en Afrique du Sud en 1881 (voir Gess & Gess 2007), l'escargot *Theba pisana* Müller (Pulmonata, Helicidae) menace les mollusques indigènes et l'habitat (Gess & Gess 2007, 2008 ; Odendaal et al. 2008) et par là même les animaux conchicoles puisque seuls les plus petits d'entre eux utilisent, et dans une moindre mesure, les coquilles de ce petit escargot invasif (Gess 2007 ; Gess & Gess 2008). Les coquilles des espèces des genres d'escargot indigène utilisés par les conchicoles, *Trigonephrus* Pilsbry (Pulmonata, Dorcasiidae) et *Tropidophora ligata* Müller (Caenogastropoda, Pomatiidae) ont respectivement une taille comprise entre 27 à 44 mm et un diamètre de 24 à 40 mm et une taille maximale de 19,7 mm pour un diamètre maximum de 16,8 mm, alors que *Theba pisana* est plus petit que *Trigonephrus* avec une longueur de 12,2 mm pour un diamètre de 17,0 mm et n'est pas conique et moins spiralé que *Tropidophora ligata* (Gess & Gess 2008). Le volume et la forme de ce dernier sont donc moins adéquats que ceux des escargots indigènes pour son utilisation par les animaux conchicoles de la région. Au Brésil l'escargot géant africain *Achatina fulica* Bowdich (Pulmonata, Achatinidae) a été introduit à la fin du XX^{ème} siècle (Paiva 2004 ; Thiengo et al. 2007). Cet escargot est devenu une peste agricole et même un problème de santé publique au Brésil (Paiva 2004 ; Thiengo et al. 2007 ; IBAMA-SP 2008) et dans les autres pays où il a été introduit (Raut & Barker 2002). *Achatina fulica* est une menace tant pour les plantes que pour les autres animaux, en particulier les gastéropodes indigènes (Raut & Barker 2002 ; Meyer et al. 2008) et a déjà envahi de nombreux écosystèmes naturels au Brésil (Fischer & Colley 2005). Cet escargot est communément trouvé dans les villes d'Itabuna et d'Ihéus et une coquille d'un juvénile d'*Achatina fulica* a été récoltée sur le bord du chemin menant à l'aire Ihéus-BA-CEPEC-Murraya, mais aucun animal vivant n'a été trouvé pour le moment dans ces plantations de cacaoyers. La présence de cette peste a toutefois déjà été détectée dans des cacaoyères en Asie : Sri Lanka (Mead 1961 ; Paiva 2004), en Afrique : Côte d'Ivoire et Ghana (voir Raut & Barker 2002), et en Amérique du Sud : Brésil (Paiva 2004 ; IBAMA-SP 2008), bien que ces derniers auteurs ne donnent cependant aucune information précise. L'impact d'*Achatina fulica* sur la faune d'escargots indigènes peut être direct par l'envahissement de leur habitat, ou indirecte et causée par l'introduction secondaire d'escargots prédateurs afin de contrôler sa population (Civeyrel & Simberloff 1996 ; Cowie 2001a, 2001b ; voir Ohbayashi et al. 2007 ; Meyer et al. 2008). Certains de ces escargots peuvent envahir les écosystèmes indigènes même si la distribution d'*Achatina*



fulica est souvent limitée aux zones anthropisées (Cowie 2001a). Des animaux peuvent tirer un avantage de cette nouvelle ressource apportée par des espèces de gastéropodes invasives. Certains bernard-l'hermite sur la côté sud-est brésilienne se servent ainsi des coquilles d'*Achatina fulica* (Sant'Anna et al. 2005). Sur la côte Atlantique de l'Amérique du Nord ces crustacés préfèrent les coquilles du bigorneau *Littorina littorea* Linné (Mollusca, Gastropoda, Caenogastropoda, Littorinidae) aux coquilles des gastéropodes indigènes, mais uniquement si cette espèce introduite est la cause de l'extinction d'une espèce indigène dont la forme et la taille sont semblables (Blackstone & Joslyn 1984). Certaines espèces peuvent aussi ajuster leur morphologie et leur comportement à l'exploitation de ces espèces introduites (Blackstone 1986). Cependant, même si les espèces de gastéropodes introduites peuvent substituer des espèces indigènes, la diversité de ces dernières, en formes et en tailles, doit rester importante pour avoir une plus grande diversité d'animaux utilisateurs. Notamment parce que la diversité à un niveau peut entraîner celle à un autre niveau, la diversité des espèces de fourmis utilisatrices de branchettes est ainsi plus importante dans un habitat avec des branchettes provenant d'un plus grand nombre d'espèces d'arbres (Armbrecht et al. 2004).

La présence de plantes introduites peut aussi affecter la diversité en escargot. Par exemple, dans les plantations de la CEPLAC de la ville d'Ilhéus, Bahia, au Brésil, l'escargot *Leiostracus coxiranus* est trouvé en grand nombre au pied de *Murraya* sp. et de *Citrus* spp., deux genres d'espèces de plantes apparentées et originaires d'Asie du sud-est. Certains gastéropodes indigènes s'adaptent mieux que d'autres à l'exploitation d'une nouvelle ressource.

Le commerce légal et le trafic de coquilles à destination du tourisme concerne essentiellement les mollusques marins ainsi que les fossiles. La surexploitation de ces mollusques et de leur coquille peut entraîner leur drastique diminution dans certaines aires éliminant aussi leurs seconds utilisateurs comme les bernard-l'hermite (Gössling et al. 2004). Si les mollusques marins sont plutôt victimes du tourisme, les gastropodes terrestres le sont sans doute plus des collectionneurs revendeurs, même si c'est sans doute à une moindre échelle. Aucune évaluation n'existe sur la légalité de la récolte et du commerce de coquilles et sur l'impact des chasseurs d'escargots pour des collections privées. Ceux-ci prennent certainement l'animal vivant puisque la coquille présentée possède encore son périostracum coloré qui se dégrade très vite à la mort du mollusque, voire avant qu'il ne meure. Et d'après les quelques détails parfois donnés sur les nombreux sites de vente ou d'échange de coquilles, celles-ci ne proviennent pas d'escargots d'élevage mais de spécimens capturés en nature. Des coquilles d'escargot de très bonne qualité provenant de la région de notre étude (notamment Ilhéus et Itabuna) sont mises en ventes sur plusieurs sites Internet. Une coquille



d'*Otostomus signatus* Spix vaut ainsi plus de 10 dollars US. De précieuses informations scientifiques sont donc perdues pour chaque spécimen collecté, sans compter que de nombreuses espèces sont rares et pour comble, cette rareté est un argument de vente qui se traduit par une valeur marchande plus grande. Mais certaines pertes de données peuvent aussi être constatées lors d'études scientifiques.

4.4. Etudes de la biodiversité des gastéropodes terrestres, récoltes de coquilles et de la faune associée

La récolte des coquilles d'escargot donne à la fois des informations sur la biodiversité de ces mollusques, mais aussi sur celle des animaux conchicoles dont certains sont considérés comme des espèces rares ou au mode de vie cryptique (Szinetár et al. 1998 ; Koch 2006 ; cette étude). De nombreuses études sur la biodiversité des mollusques ont déjà été effectuées notamment lors de projets sur la biodiversité des organismes clé d'une région déterminée, mais à notre connaissance, seulement deux ont découlé sur une étude ou un commentaire sur des animaux rencontrés dans les coquilles. Il est dommage que cela n'ait pas mieux été exploité. Koch (2006) a étudié, par hasard, des Hyménoptères qui ont émergés des coquilles dans la boîte de collection où elles avaient été entreposées. Ces coquilles avaient été récoltées dans le cadre d'une mission de recherche du projet BIOTA-Southern Africa qui est un projet régional de BIOTA-Africa (Biodiversity Monitoring Transect Analysis in Africa). Norden (2008a) a trouvé des pseudoscorpions (Arachnida, Pseudoscorpionida) et quelques autres animaux dans des coquilles récoltées lors d'un inventaire faunistique (Norden 2008b). Des fourmis étaient présentes dans de nombreuses coquilles récoltées lors d'une étude de diversité en Afrique au Nigéria (Oke C. com. pers. 2008). En fait il existe des études de biodiversité lors desquelles des coquilles et des fourmis ont été récoltées, mais le contenu des premières n'a jamais été étudié pour vérifier la présence éventuelle d'animaux ou de plantes qui auraient pu intéresser les autres groupes de taxonomistes présent lors de cette mission (e.g. : Alonso et al. 2001b). Le manque de concertation a sans doute été dommageable à la découverte d'espèces rares ou non récoltées par les techniques employées normalement lors de ce type de recherche.

4.5. Découvertes d'animaux au mode de vie cryptique ou à l'histoire de vie originale liée au mode de vie conchicole

Les études sur les coquilles d'escargot ont permis de faire des découvertes originales et intéressantes pour différents groupes d'invertébrés et dans différentes régions zoogéographiques, telles que le mode de vie particulier de crabes africains qui, grâce aux coquilles imperméables, se sont affranchis de la mer ou du cours d'eau pour élever leur progéniture. Cette étude montre



l'importance des escargots pour l'écologie de la forêt Atlantique et des cacaoyères du sud-est de l'état brésilien de Bahia puisque lorsqu'ils meurent, leurs coquilles peuvent servir de refuge à nombreux animaux et en particulier pour certaines espèces de fourmis au mode de vie cryptique. Ce type de structure creuse représente le repaire secret de fourmis « mythiques » comme les *Thaumatomyrmex* (Wilson 2006), qui ont rarement été collectées jusqu'à récemment et considérées ainsi comme rares (voir Delabie et al. 2000a ; Jahyny et al. 2008). La découverte d'un premier nid d'une espèce permet souvent de reconsidérer son statut d'espèce rare ou au mode de vie cryptique, certaines espèces sont en effet plus fréquentes que supposé jusqu'à présent parce qu'il est difficile de les capturer par les techniques de récolte usuelles (voir Espadaler & Lopez-Soria 1991 ; Gaston 1994 p. 54 ; Delabie et al. 2000a ; Flather & Sieg 2007 ; e.g. : Diniz et al. 1998 ; Longino 2005 ; MacGown 2006 ; cette thèse sur les espèces de *Thaumatomyrmex*). Cette étude montre que la collecte de certaines structures creuses et l'étude de leur contenu, spécialement dans les écosystèmes encore peu explorés, peuvent révéler de nombreuses espèces précieuses ou nouvelles possédant notamment des adaptations comportementales distincts des autres qui utilisent des sites différents de nidification. C'est un champ de connaissances qui mérite d'être exploré et développé car il doit encore recéler de nombreuses découvertes. Les études sur la diversité des fourmis de la litière doivent inclure la collecte de ce type de structures. La récolte des coquilles offre aussi l'avantage de récupérer la colonie de fourmis entière, et parfois des associations originales entre espèces, ce qui permet d'élever ces animaux afin d'étudier leur biologie en laboratoire. L'étude des fourmis conchicoles peut aussi devenir un nouveau champ d'investigation pour les études sur la limitation et celles sur le choix des sites de nidification.

Références bibliographiques :

1. Aleksiev, A., Sendova-Franks, A. B. & Franks, N. R. 2007a. Nest 'moulting' in the ant *Temnothorax albipennis*. *Animal Behaviour*, 74, 567 - 575.
2. Aleksiev, A., Sendova-Franks, A. B. & Franks, N. R. 2007b. The selection of building material for wall construction by ants. *Animal Behaviour*, 73 (5), 779 - 788.
3. Allen, J. A. 2004. Avian and mammalian predators of terrestrial gastropods. pp. 1-36 dans: *Natural Enemies of Terrestrial Molluscs*, Barker, G. M., CABI Publishing, Wallingford, RU. 644p.
4. Alloway, T. M., Buschinger, A., Talbot, M. Stuart, R. & Thomas, C. 1982. Polygyny and polydomy in three North American species of the ant genus *Leptothorax* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 89, 249-274.
5. Alonso, A., Dallmeier, F., Granek, E. & Raven, P. 2001a. *Biodiversity: Connecting with the Tapestry of life*. Smithsonian Institution. Washington, DC, EUA. 31p.
6. Alonso, A., Dallmeier, F. & Campbell, P. 2001b. *Urubamba: The Biodiversity of a Peruvian Rain Forest*. SI/MAB Series #7. Smithsonian Institution, Washington, DC, EUA. 216p.



7. Anderson, R. V. & Vinikour, W. S. 1980. Shells of *Physa gyrina* (Gastropoda: Physidae) observed as a substitute case-making material by *Glossosoma intermedium* (Trichoptera: Glossosomatidae). *Entomological News*, 91(3), 85-87.
8. Appleton, C. C. & Heeg J. 1999. Removal of calcium by *Natalina cafra* (Pulmonata, Rhytidae) from the shells of its prey. *J.Moll. Stud.*, 65, 271-273.
9. Armbrecht, I. & Perfecto, I. 2003. Litter-twig dwelling ant species richness and predation potential within a forest fragment and neighboring coffee plantations of contrasting habitat quality in Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 97, 107-115.
10. Armbrecht, I., Perfecto, I. & Vandermeer, J. 2004. Enigmatic biodiversity correlations: ant diversity responds to diverse resources. *Science*, 304, 284-286.
11. Armbrecht, I., Perfecto, I. & Silverman, E. 2006. Limitation of nesting resources for ants in Colombian forests and coffee plantations. *Ecological Entomology*, 31, 403-410.
12. Ausden, M., Hall, M., Pearson, P. & Strudwick, T. 2005. The effects of cattle grazing on tall-herb fen vegetation and molluscs. *Biological Conservation*, 122, 317-26.
13. Banschbach, V. S., Levit, N. & Herbers, J. M. 1997. Nest temperatures and thermal preferences of a forest ant species: is seasonal polydomy a thermoregulatory mechanism? *Insectes Sociaux*, 44, 109-122.
14. Barker, G. M. 2004. *Natural Enemies of Terrestrial Molluscs*. CABI Publishing, Wallingford, RU. 644p.
15. Barnes, D. K. A. 2001. Ancient homes for hard-up hermit crabs. *Nature*, 412, 785-786.
16. Baur, B., Cremene, C., Groza, G., Schileyko, A. A., Baur, A. & Erhardt, A. 2007. Intensified grazing affects endemic plant and gastropod diversity in alpine grasslands of the Southern Carpathian mountains (Romania). *Biologia*, 62, 438-445.
17. Bayliss, J. 2002. The East Usambara tree-hole crab (Brachyura: Potamoidea: Potamonautidae) – a striking example of crustacean adaptation in closed canopy forest, Tanzania. *African Journal of Ecology*, 40(1), 26-34.
18. Beasom, S. L. & Pattee, O. H. 1978. Utilization of snails by Rio Grande turkey hens. *The Journal of Wildlife Management*, 42(4), 916-919.
19. Beissinger, S. R. 1990. Alternative foods of a diet specialist, the snail kite. *The Auk*, 107, 327-333.
20. Bellmann, H. 1998. Unterschiedliche Brutpflegestrategien bei Schneckencichliden des Tanganjikasees. pp. 231-238 dans *Verhalten der Aquarienfische*, Riehl R. & Greven H., Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim, Allemagne.
21. Bellmann, H. 1999a. Zur Nutzung leerer Schneckenhäuser durch Arthropoden. *Verh. Ges. Ökologie*, 29, 169-172.
22. Bellmann, H. 1999b. Guide des abeilles, bourdons, guêpes et fourmis d'Europe : L'identification, le comportement, l'habitat. Delachaux and Niestlé SA, Lausanne, Suisse. 336p.
23. Bequaert, J. C., 1925. The arthropod enemies of mollusks, with description of a new dipterous parasite from Brazil. *J. Parasitol.*, 11, 201-212.
24. Berg, C. O. 1953. Sciomyzid larvae (Diptera) that feed on snails. *J. Parasitol.*, 39, 630-636.
25. Berland, L. 1925. Faune de France. Vol. 10. Hyménoptères vespiformes. I (Sphegidae, Pompilidae, Scoliidae, Sapygidae, Mutillidae). Paul Lechevalier, Paris, France. VIII + 364p.



26. Berland, L., 1928. Faune de France. Vol. 19. Hyménoptères vespiformes. II (Eumenidae, Vespidae, Masaridae, Bethyridae, Dryinidae, Embolemidae). Paul Lechevalier, Paris, France. VIII + 208p.
27. Berland, L. & Bernard, F. 1938. Faune de France. Vol. 34. Hyménoptères vespiformes. III (Cleptidae, Chrysidae, Trigonalidae). Paul Lechevalier, Paris, France. VII + 145p.
28. Birch, L. C. 1957. The meanings of competition. *American Naturalist*, 91, 5-18.
29. Black, R.W. 1987. The biology of leaf nesting ants in a tropical wet forest. *Biotropica*, 19, 319-325.
30. Blackstone, N. W. 1986. Variation of Cheliped Allometry in a Hermit Crab: The Role of Introduced Periwinkle Shells. *Biological Bulletin*, 171(2), 379-390.
31. Blackstone, N. W. & Joslyn, A. R. 1984. Utilization and preference for the introduced gastropod *Littorina littorea* (L.) by the hermit crab *Pagurus longicarpus* (Say) at Guilford, Connecticut. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 80, 1-9.
32. Blondel, J. 2003. Guilds or Functional groups: does it matter? *Oikos*, 100, 223-232.
33. Bobrowsky, P.T. 1984. The History and Science of Gastropods in Archaeology. *American Antiquity*, 49(1), 77-93.
34. Bolton, B., Dejean, A. & Ngnegueu, P. R. 1992. Les fourmis du sol. pp. 83-86 dans *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale II. Rapport de mission: radeau des cimes oct. nov. 1991, réserve de Campo, Cameroun*, Hallé, F. & Pascal O., Fondation Elf, Paris, France.
35. Bondroit, J. 1911. Contribution à la faune de Belgique. Notes diverses. *Ann. Soc. Entomol. Belg.*, 55, 8-13.
36. Boorman, J. P. T. & Service, M. W. 1960. Some records of mosquitoes (Culicera Diptera) from the Niger Delta Area, Southern Nigeria. *The West African Medical Journal*, 9, 67-72.
37. Boschi, C. & Baur, B. 2007. The effect of horse, cattle and sheep grazing on the diversity and abundance of land snails in nutrient-poor calcareous grasslands. *Basic and Applied Ecology*, 8(1), 55-65.
38. Bouchet, P. & Rocroi, J.-P. 2005. Classification and nomenclator of gastropod families. *Malacologia: International Journal of Malacology*, 47(1-2). 1-397.
39. Bourke, A. F. G. & Franks, N. R. 1995. *Social Evolution in Ants*. Princeton Univ. Press, Princeton, EUA. 529 p.
40. Bourke, A. F. G. & Heinze, J. 1994. The ecology of communal breeding: the case of multiple-queen leptothoracine ants. *Philos Trans R. Soc Lond B*, 345, 359-372.
41. Bourquin, A. & Mayhew, R. 1999. Man and Mollusc Uses of Shell-Bearing Molluscs - Past, Present & Future Disponible à: http://www.manandmollusc.net/advanced_uses/advanced_uses-print.html
42. Boycott, A. E. 1934. The Habitats of Land Mollusca in Britain. *The Journal of Ecology*, 22, 1-38.
43. Brandão, C. R. F., Silva, R. R. & Delabie, J. H. C. 2009. Formigas (Hymenoptera). pp. 323-369. Capítulo 9 - PARTE II - ASPECTOS ESPECIFICOS - pp. 323-369 dans *Bioecologia e nutrição de insetos: Base para o manejo integrado de pragas*, Panizzi, A. R. & Parra, J. R. P., Emprapa, Brasília, DF, Brésil. 1164 p.



44. Brian, M. V. 1952. The Structure of a Dense Natural Ant Population. *The Journal of Animal Ecology*, 21(1), 12-24.
45. Brian, M. V. 1956. The natural density of *Myrmica rubra* and associated ants in West Scotland. *Insectes Sociaux*, 3, 473-487.
46. Briffa, M. & Mowles, S. L. 2008. Hermit crabs. *Current Biology*, 18 (4), R144-R146.
47. Brodie, R.J. 2005. Desiccation resistance in megalopae of the terrestrial hermit crab *Coenobita compressus*: water loss and the role of the shell. *Invertebrate Biology*, 124, 265-272.
48. Brown, W. L. & Kempf, W. W. 1960. A world revision of the ant tribe Basicerotini. *Stud. Entomol. (n.s.)*, 3, 161-250.
49. Bull, E. L., Torgersen, T. R., Blumton, A. K., MacKenzie, C. M. & Wyland, D. S. 1995. Treatment of an old-growth stand and its effects on birds, ants, and large woody debris: a case study. U.S.D.A. Forest Service, General Technical Report PNW-GTR-353, Portland, Oregon, EUA.
50. Bures, S. & Weidinger, K. 2000. Estimation of calcium intake by Meadow Pipit nestlings in an acidified area. *Journal of Avian Biology*, 31, 426-429.
51. Bures, S. & Weidinger, K. 2001. Do pipits use experimentally supplemented rich sources of calcium more often in an acidified area? *Journal of Avian Biology*, 32, 194-198.
52. Byrne, M. M. 1994. Ecology of twig-dwelling ants in a wet lowland tropical forest. *Biotropica*, 26, 61-72.
53. Cadée, G. C. 1999. Bioerosion of shells by terrestrial gastropods. *Lethaia*, 32(3), 253-260.
54. Campiolo, S., Delabie, J. H. C., Sanches, C. L. J., Santos, J. R. M., Agosti, D. & Nascimento, I. C. 2001. Relação riqueza genérica e específica: um instrumento de apoio para inventários rápidos em áreas de Mata Atlântica. pp. 301-303 dans *Anais do XV encontro de Mirmecologia*, Londrina, PR, Brésil.
55. Cane, J. H., Griswold, T. & Parker, F. D. 2007. Substrates and materials used for nesting by North American *Osmia* bees. *Annals of the Entomological Society of America*, 100(3), 350-358.
56. Cao, T. & Dornhaus, A. 2008. Ants under crowded conditions consume more energy. *Biol. Lett*, 4, 613-615.
57. Carroll, C. R. 1979. A comparative study of two ant faunas: the stem-nesting ant communities of Liberia, West Africa and Costa Rica, Central America. *American Naturalist*. 113, 551-561.
58. Carter, J. W. 1982. Natural History Observations on the Gastropod Shell-Using Amphipod *Photis conchicola* Alderman, 1936. *Journal of Crustacean Biology*, 2(3), 328-341.
59. Carvalho, K.S. & Vasconcelos, H.L. 1999. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biol. Conserv.*, 91, 151-157.
60. Carvalho, K. S. & Vasconcelos, H. L. 2002. Comunidade de formigas que nidifica em pequenos galhos da serrapilheira em floresta da Amazônia Central, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 46(2), 115-121.
61. Chacón de Ulloa, D. & Cherix, D. 1990. The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae). pp. 281-289 dans *Applied myrmecology: a world perspective*, Vander Meer, R. K., Jaffe K. & Cedeno, A. Westview press, Boulder, CO, EUA. 741p.
62. Checa, A. G. & Jiménez-Jiménez, A. P. 1998. Constructional morphology, origin, and evolution of the gastropod operculum. *Paleobiology*, 24, 109-132.



63. Civeyrel, L. & Simberloff, D. 1996. A tale of two snails: Is the cure worse than the disease? *Biodivers. Conserv.*, 5, 1231-1252.
64. Clark, D. B., Guayasamín, C., Pazmiño, O., Donoso, C. & Páez de Villacís, Y. 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica*, 14,196-207.
65. Cloudsley-Thompson, J. L. 1958. Spiders, scorpions, centipedes and mites. Pergamon Press, London, RU. 278p.
66. Cobb, M., Watkins, K., Silva, E. N., Nascimento, I. C. & Delabie, J. H. C. 2006. An exploratory study on the use of bamboo pieces for trapping entire colonies of arboreal ant. *Sociobiology*, 47 (1), 215-223.
67. Collett, S. F. 1977. Sizes of snails eaten by Limpkins and Snail Kites in a Costa Rican marsh. *The Auk*, 94, 365-367.
68. Colwell, R. K. 2006. EstimateS, Version 8.0.0: statistical estimation of species richness and shared species from samples (Software and User's Guide). Freeware published at <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
69. Coupland, J. B. & Barker, G. M. 2004. Diptera as Predators and Parasitoids of Terrestrial Gastropods, with Emphasis on Phoridae, Calliphoridae, Sarcophagidae, Muscidae and Fanniidae. pp. 85-158 dans *Natural Enemies of Terrestrial Molluscs*, Barker, G. M., CABI Publishing, Wallingford, RU. 644p.
70. Cowie, R. H. 2001a. Can snails ever be effective and safe biocontrol agents. *International Journal of Pest Management*, 47(1), 23-40.
71. Cowie, R. H. 2001b. Decline and homogenization of Pacific faunas: the land snails of American Samoa. *Biological Conservation*, 99, 207-222.
72. Cowie, R. H. & Robinson, A.C. 2003. The decline of native Pacific island faunas: Changes in status of the land snails of Samoa through the 20th century. *Biological Conservation*, 110, 55-65.
73. Creighton, W. S. 1928. A new species of *Thaumatomyrmex* from Cuba. *Psyche*, 35, 162-166.
74. Cros, A. 1930. *Malacogaster passerinii* Bassi: Mœurs, évolution. *Ibid*, 21,133-60.
75. Custer, C. P. & Hicks, C. H. Nesting habits of some anthidiine bees. *Biol. Bull.*, 52, 258-277.
76. Cutler, E. B. 1994. The Sipuncula, their systematics, biology, and evolution. Cornell University Press, Ithaca, NY, EUA. 480p.
77. Davidson, D. W., Arias, J. A. & Mann, J. 2006. An experimental study of bamboo ants in western Amazonia. *Insects Sociaux*, 53, 108-114.
78. Decary, R. 1926. Observations sur l'*Olios coenobita* Fage et la *Nemoscolus Waterloti* Berland. *Arch. Zool. Expér.*, 65, 18-21.
79. Dejean, A., Zapfack, L., Ngnegueu, P. R., Mckey, O. & Belin, M. 1992. Relations plantes-fourmis en lisière de forêt et dans la clairière. pp. 87-94 dans *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale II. Rapport de mission: radeau des cimes oct. nov. 1991, réserve de Campo, Cameroun*, Hallé, F. & Pascal O., Fondation Elf, Paris, France.
80. Delabie, J. H C. 1988. Ocorrência de *Wasmannia auropunctata* (Roger, 1983) (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) em cacauais na Bahia, Brasil. *Revista Theobroma*, 18(1), 29-37.



81. Delabie, J. H. C. & Fowler, H. G. 1993. Physical and biotic correlates of population fluctuations of dominant soil and litter ant species (Hymenoptera: Formicidae) in Brazilian cocoa plantations. *Journal of the New York Entomological Society*, 101, 135-140.
82. Delabie, J. H. C. & Fowler, H. G. 1995. Soil and litter cryptic ant assemblages of Bahian cocoa plantations. *Pedobiologia*, 39, 423-433.
83. Delabie, J. H. C. & Nascimento, I. C. do 1998. As formigas do município de Ilhéus (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) . *Especiaria*, 1 (2), 133-152.
84. Delabie, J. H. C., Benton, F. P. & Medeiros, M. A. 1991. La polydomie de Formicidae arboricoles dans les cacaoyères du Brésil: optimisation de l'occupation de l'espace ou stratégie défensive? *Actes Coll. Insectes Sociaux*, 7, 173-8.
85. Delabie, J. H. C., Lacau, S., Nascimento, I. C., Cassimiro, A. B. & Carzola, I. M. 1997b. Communauté des fourmis de souches d'arbres morts dans trois réserves de la forêt atlantique brésilienne (Hymenoptera, Formicidae). *Ecología Austral*, 7, 95-103.
86. Delabie, J. H. C., Fresneau, D. & Pezon, A. 2000a. Notes on the ecology of *Thaumatomyrmex* spp. (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) in Southeast Bahia, Brazil. *Sociobiology*, 36(3), 571-584.
87. Delabie, J. H. C., Fisher, B. L., Majer, J. D. & Wright, I. W. 2000b. Sampling effort and choice of methods. Dans : Agosti D, Majer JD, Tennant de Alonso L, Schultz T (eds) *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution, Washington USA, pp 145-154.
88. Delabie, J. H. C., Agosti, D. & Nascimento, I. C. 2000c. Litter ant communities of the Brazilian Atlantic rain forest region. pp. 1-17 dans *Sampling ground-dwelling ants: case studies from the worlds' rain forests*, Agosti, D., Majer, J., Alonso, L. & Schultz T. Curtin University School of Environmental Biology (Bulletin No. 18), Perth, Australia. 75p
89. Delabie, J. H. C., Jahyny, B., Nascimento, I. C., Mariano, C. S. F., Lacau, S., Campiolo, S., Philpott, S. M. & Leponde, M. 2007. Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic Forest fauna of southern Bahia, Brazil. *Biodiversity Conservation*, 16, 2359-2384.
90. Delabie, J. H.C., Mariano, C. S. F., Mendes, L. F. ; Pompolo, S. G., Fresneau, D. Problemas apontados por estudos morfológicos, ecológicos e citogenéticos no gênero *Pachycondyla* na Região Neotropical: o caso do complexo *apicalis*. pp. 196-222 dans *Insetos Sociais: da Biologia à Aplicação*, Vilela, E. F., Santos, I. A.; Schoereder J. H., Serrão J. E., Campos L. A. O. & Lino Neto, J. 1 ed.: Editora da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil.
91. Denis, D., Orivel, J., Hora, R., Chameron, S. & Fresneau, D. 2006. First record of polydomy in a monogynous ponerine ant: a means to allow emigration between *Pachycondyla goeldii* nests. *J. Insect Behav.*, 19, 279-291.
92. Denis, D., Pezon, A. & Fresneau, D. 2007. Reproductive allocation in multi-nest colonies of the ponerine ant *Pachycondyla goeldii*. *Ecological Entomology*, 32, 289-295.
93. Desmarest, A. G. 824. Mémoire sur une espèce d'insectes des environs de Paris, dont le male et la femelle ont servi de types à deux genres différents. *Ann. Sci. Nat.*, 2,257-70.
94. Diamond, J. 1986a. Animal Art: Variation in Bower Decorating Style among Male Bowerbirds *Amblyornis inornatus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 83, 3042-3046.
95. Diamond, J. 1986b. Biology of birds of paradise and bowerbirds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 17-37.



96. Diesel, R. 1992. Managing the offspring environment: brood care in the bromeliad crab, *Metopaulias depressus*. Behav. Ecol. Sociobiol., 30,125-134.
97. Diesel, R. 1997, Maternal Control of Calcium Concentration in the Larval Nursery of the Bromeliad Crab, *Metopaulias depressus* (Grapsidae). Proceedings: Biological Sciences, 264 (1387), 1403-1406.
98. Diesel, R. & Horst, D. 1995. Breeding in a Snail Shell: Ecology and Biology of the Jamaican Montane Crab *Sesarma jarvisi* (Decapoda: Grapsidae). Journal of Crustacean Biology, 15 (1), 179-195.
99. Diniz, J. L. M., Brandão, C. R. F. & Yamamoto, C. I. 1998. Biology of *Blepharidatta* ants, the sister group of the Attini: a possible origin of fungus-ant symbiosis. Naturwissenschaften, 85, 270-274.
100. Diniz-Filho, E. M., Pereira, M. P. S., Vargas, A. B. & Queiroz, J. M. 2007. Resposta de formigas a introdução de galhos padronizados sobre a serapilheira em ambiente de floresta nativa e plantio de eucalipto. p. 520 dans XVIII Simpósio de Mirmecologia, São Paulo, O Biológico (Suplemento) 69.
101. Donisthorpe, H. S. J. K. 1915. British ants, their life-history and classification. Plymouth, RU. 379p.
102. Dornhaus, A., Franks, N. R., Hawkins, R.M., Shere, H. N. S., 2004, Ants move to improve – colonies of *Leptothorax albipennis* emigrate whenever they find a superior nest site. Animal Behaviour, 67, 959-963.
103. Drent, P. J. & Woldendorp, J. W. 1989. Acid rain and eggshells. Nature, 339, 431.
104. Durand, F. 2007, Les Hyménoptères Pompilidae des « Sables-des-Girauds-Faures ». <http://www.shnao.net/Doc/Actualites/Doc-ento-bota.pdf>
105. Eguchi, K., Bui, T. V. & Janssen, R. 2005. Gastropod guests (Prosobranchia: Pupinidae, and Pulmonata: Subulinidae) associated with the ponerine ant *Diacamma sculpturatum* complex (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). Sociobiology, 45, 307–315.
106. Ehmer, B. & Hölldobler, B., 1995. Foraging behavior of *Odontomachus bauri* on Barro Colorado island, Panama, Psyche, 102, 215–224.
107. Elton, C. S. & Miller, R. S.. 1954. The ecological survey of animal communities, with a practical system of classifying habitats by structural characters. J. Ecol., 42, 460-96.
108. Emery, C. 1894, Studi sulle formiche della fauna Neotropica. Bollettino della Societa Entomologica Italiana 26, 137-241.
109. Espadaler, X. & Lopez-Soria, L. .1991. Rareness of certain Mediterranean ant species: Fact or artifact? Insectes Sociaux, 38, 365-77.
110. Evans, H. E. 1953. Comparative ethology and systematics of spider wasps. Systematic Zool., 2, 155-72.
111. Evans, H. E. & Shimizu, A. 1996. **Further notes on the nesting behaviour of *Ageniellini*** (Insecta: Hymenoptera: Pompilidae). Journal of Natural History, 32, 1411-1412.
112. Fabre, H. 1882. Souvenirs entomologiques: études sur l'instinct et les mœurs des insectes. Deuxième série. Paris, Ch. Delagrave, France. 352p.
113. Fabre, H. 1886. Souvenirs entomologiques: études sur l'instinct et les mœurs des insectes. Troisième série. Paris, Ch. Delagrave, France. 460p.



114. Fabre, H. 1891. Souvenirs entomologiques: études sur l'instinct et les mœurs des insectes. Quatrième série. Paris, Ch. Delagrave, France. 327p.
115. Fage, L. 1926. Sur quelques araignées de Madagascar, nouvelles ou peu connues, et sur leur curieuse industrie. Archives de zoologie expérimentale et générale, 65, 5-17.
116. Fernández, F. 2002. Filogenia y sistemática de los himenópteros con aguijón en la Región Neotropical (Hymenoptera Vespomorpha). pp. 101-138, dans Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática PrIBES 2002 m3m: Monografías Tercer Milenio Vol. 2, Costa, C., Vanin, S.A., Lobo, J. M. & Melic, A. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza, Espagne.
117. Fernández, F. & M. Ospina. 2003. Sinopsis de las hormigas de la región Neotropical. Pages 49-64 dans Introducción a las hormigas de la región neotropical, Fernandez, F.. Instituto Humboldt, Bogota, Colombie. 424p.
118. Fernández, F. & Sendoya, S. 2004. Special issue: List of Neotropical Ants. Número monográfico: Lista de las hormigas neotropicales. Biota Colombiana, 5(1), 3-93.
119. Fischer, M. L. & Colley, E. 2005. Espécie invasora em reservas naturais: caracterização da população de *Achatina fulica* Bowdich, 1822 (Mollusca-Achatinidae) na Ilha Rasa, Guaraqueçaba, Paraná, Brasil. Biota Neotropica, 5, 1-18.
120. Flather, C. H. & Sieg, C.H. 2007. Species rarity: Definition, causes, and classification. pp 40-66 dans Conservation of Rare or Little-Known Species, Raphael, M. G. & Molina, R. Island Press, Washington, EUA. 400 p.
121. Foitzik, S. & Heinze, J. 1998. Nest site limitation and colony takeover in the ant *Leptothorax nylanderii*. Behavioral Ecology, 9(4), 367-375.
122. Foitzik, S., Backus, V.L., Trindl, A. & Herbers, J.M. 2004. Ecology of *Leptothorax* ants: impact of food, nest sites and social parasites. Behavioral Ecology and Sociobiology, 55, 484-455.
123. Fokuhl, G., Heinze, J. & Poschlod, P. 2007. Colony growth in *Myrmica rubra* with supplementation of myrmecochorous seeds. Ecol. Res., 22, 845-847.
124. Fonseca, C. R. 1993. Nesting space limits colony size of the plant-ant *Pseudomyrmex concolor*. Oikos, 67, 473-482.
125. Fonseca, C. R. 1999. Amazonian ant-plant interactions and the nesting space limitation hypothesis. J. Tropical Ecol., 15, 807-825.
126. Fontenille, D. & Toto, J.C. 2001. *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse): A Potential New Dengue Vector in Southern Cameroon. Emerging Infectious Diseases, 7(6), 1066-1067.
127. Forel, A. 1874, Les fourmis de la Suisse. Systématique. Notices anatomiques et physiologiques. Architecture. Distribution géographique. Nouvelles expériences et observations de mœurs. Neue Denkschriften der Allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften, 26, 1-452.
128. Forel, A. 1896. Ants' nests. Annual Report of the Smithsonian Institution, 1894, 479-505.
129. Forel, A. 1903. Faune myrmécologique des noyers dans le canton de Vaud. Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles, 39. 83-94.
130. Forel, A. 1920. Les fourmis de la Suisse. Notice anatomiques et physiologique, architecture, distribution géographique, nouvelles expérience et observations de mœurs. Seconde édition revue et corrigée. Imprimerie Coopérative, La Chaux-de-Fonds, Suisse. 333 p.



131. Fourcassié, V. & Oliveira, P. S. 2002. Foraging ecology of the giant Amazonian ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae): activity schedule, diet, and special foraging patterns. *J. Nat. His.*, 36, 2211-2227.
132. Fowler, H. G. 1993. Use of fallen cocoa pods by ants (Hymenoptera: Formicidae) in Southeastern Brazil. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 66(4), 444-446.
133. Frederickson, M. E. 2006. The reproductive phenology of an Amazonian ant species reflects the seasonal availability of its nest sites. *Oecologia*, 149, 418-427.
134. Friedrich, R. & Philpott, S. M. 2009. Nest-Site Limitation and Nesting Resources of Ants (Hymenoptera: Formicidae) in Urban Green Spaces. *Environmental Entomology*, 38(3), 600-607.
135. Fundação SOS Mata Atlântica & Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. 2008. Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica / Período 2000-2005. São Paulo, SP, Brésil. 157p.
136. Garstang, W. 1900. Preliminary experiments on the rearing of sea fish larvae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 6(1), 70-93.
137. Gaston, K. J. 1994. *Rarity. Population and Community Biology Series 13*, Chapman & Hall, London, RU. 205 p.
138. Gess, F. W. & Gess, S. K. 1999. The use by wasps, bees and spiders of shells of *Trigonephrus* Pilsb. (Mollusca, Gasteropoda, Dorcasiidae) in desertic winter-rainfall areas in southern Africa. *Journal of Arid Environments*, 43, 143-153.
139. Gess, S. K. & Gess, F. W. 2007. Snail Invasion: The potential impact of the invasive Mediterranean snail, *Theba pisana* on our coastal dune vegetation. *Veld and Flora*, 93, 216-218.
140. Gess, S. K. & Gess, F. W. 2008. Patterns of Usage of Snail Shells for Nesting by Wasps (Vespidae: Masarinae and Eumeninae) and Bees (Megachilidae: Megachilinae) in Southern Africa. *Journal of Hymenoptera Research*, 17(1), 86-109.
141. Gilchrist, S. L. 2003. Hermit crab population ecology on a shallow coral reef (Bailey's Cay, Roatan, Honduras): octopus predation and hermit crab shell use. *Mem. Mus. Vic.*, 60, 35-44.
142. Goodfriend, G. A. 1986. Variation in land-snail shell form and size and its causes: a review. *Systematic Zoology*, 35, 204-223.
143. Goodfriend, G. A. 1992. The use of land snail shells in paleoenvironmental reconstruction. *Quaternary Science Reviews*, 11, 665-685.
144. Gössling, S., Kunkel, T., Schumacher, K. & Zilger, M. 2004. Use of molluscs, fish and other marine taxa by tourism in Zanzibar, Tanzania. *Biodiversity & Conservation*, 13(12), 2623-2639.
145. Gotoh, A. & Ito, F. 2008. Seasonal cycle of colony structure in the Ponerine ant *Pachycondyla chinensis* in western Japan (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 55(1), 98-104.
146. Gotwald Jr., W. H. 1982. Army ants. pp. 157-254 dans *Social Insects*. Volume 4, Gotwald W. H., Jr. Academic Press, New York, EUA.
147. Gotwald, W. H. 1988. On becoming an army ant. pp. 227-235 dans *Advances in Myrmecology*, Trager, J. C. E.J. Brill, Leiden, Pays-Bas.
148. Gotwald Jr., W. H., 1995. *Army ants: The biology of social predation*. Cornell University Press, Ithaca, New York, EUA. 302 pp.
149. Grangier, J., Le Breton, J., Dejean, A. & Orivel, J. 2007. Coexistence between *Cyphomyrmex* ants and dominant populations of *Wasmannia auropunctata*. *Behavioural Processes*, 74, 93-96.



150. Graveland, J. 1996. Avian eggshell formation in calcium-rich and calcium-poor habitats: Importance of snail shells and anthropogenic calcium sources. *Canadian Journal of Zoology*, 74(6), 1035-1044.
151. Graveland, J. & van Gijzen, T. 1994. Arthropods and seeds are not sufficient as calcium sources for shell formation and skeletal growth in passerines. *Ardea*, 82 (2), 299-314.
152. Graveland, J. & van der Wal, R. 1996. Decline in snail abundance due to soil acidification causes eggshell defects in forest passerines. *Oecologia*, 105, 351-360.
153. Graveland, J., van der Wal, R., van Balen, J. H. & van Noordwijk, A. J. 1994. Poor reproduction in forest passerines from decline of snail abundance on acidified soils. *Nature* 368, 446-448.
154. Greenaway, P. 2003. Terrestrial adaptations in the Anomura. (Crustacea: Decapoda). *Mem Museum Victoria*, 60, 13–66.
155. Gutiérrez, J. L., Jones, C. G., Strayer, D. L. & Iribarne, O. O. 2003. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos*, 101, 79-90.
156. Haas, F. 1950. Hermit crabs in fossil snail shells in Bermuda: *Ecology*, 31,152.
157. Hagadorn, J. W. & Seilacher, A. 2009. Hermit arthropods 500 million years ago? *Geology*, 37(4) 295-298.
158. Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
159. Hansell, M. H. 1993. The ecological impact of animal nests and burrows. *Functional Ecology*, 7, 5-12.
160. Hardy, A. D. 1917. A hermit spider. Excursion to Burnley Quarries. *Victorian Naturalist*, 33, 182-183.
161. Hadfield, M. G., Miller, S. E. & Carwile, A. H. 1993. The decimation of endemic Hawai'ian tree snails by alien predators. *American Zoologist*, 33(6), 610-622.
162. Hawkins, C. P. & MacMahon, J. A. 1989. Guilds: the multiple meanings of a concept. *Annual Review of Entomology*, 34, 423-451.
163. Hazlett, B. A. 1981. The Behavioral Ecology of Hermit Crabs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12, 1-22.
164. Headley, A. E. 1943. The ants of Ashtabula county, Ohio (Hymenoptera, Formicidae). *Ohio Journal of Science*, 43, 22-31.
165. Heinze, J., Foitzik, S. 2009. The evolution of queen numbers in ants: from one to many and back pp. 26-50 dans : *Organization of insect societies: from genome to socio-complexity*, Gadau, J. & Fewell J.. Harvard Univ Press, Cambridge, MA, EUA.
166. Herbers, J. M. 1986a. Nest site limitation and facultative polygyny in the ant *Leptothorax longispinosus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19,115-122.
167. Herbers, J. M. 1986b. Effects of ecological parameters on queen number in *Leptothorax longispinosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 59, 675-686.
168. Herbers, J. M. 1989. Community structure in north temperate ants: temporal and spatial variation. *Oecologia*, 81, 201-211.



169. Herbers, J. M. & Banschbach, V. 1995. Size-dependent nest site choice by cavity-dwelling ants. *Psyche*, 102, 13-17.
170. Higgins, R. J. & Lindgren, B. S. 2006. The fine scale physical attributes of coarse woody debris and effects of surrounding stand structure on its utilization by ants (Hymenoptera: Formicidae) in British Columbia, Canada. pp. 67-74 dans *Insect biodiversity and dead wood: Proceedings of a symposium for the 22nd International Congress of Entomology*. Gen. Tech. Rep. SRS-93, Grove, S. & Hanula, J. L., Asheville, NC, EUA. 109p.
171. Hogendorn, J., Johnson, M. 1986. *The Shell Money of the Slave Trade*. Cambridge, RU: Cambridge Univ. Press.
172. Hölldobler, B. & Engel, H. 1978. Tergal and sternal glands in ants. *Psyche*, 85, 285-330.
173. Hölldobler, B. & Wilson E. O. 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64, 8-5.
174. Hölldobler, B. & Wilson, E. O. 1986a. Ecology and behavior of the primitive cryptobiotic ant *Prionopelta amabilis*. *Insectes Sociaux*, 33, 45-58.
175. Hölldobler, B. & Wilson, E. O. 1986b. Soil-binding pilosity and camouflage in ants of the tribes Basicerotini and Stegomyrmecini (Hymenoptera, Formicidae). *Zoomorphology*, 106, 12-20.
176. Hölldobler, B. & Wilson, E. O. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, EUA. 732pp.
177. Hotopp, K. P. 2002. Land snail and soil calcium in central Appalachian mountain forest. *Southeastern Naturalist*, 1, 27-44.
178. Huang, Y. -M. 1981. A redescription of *Aedes* (*Stegomyia*) *calceatus* Edwards and description of a new Afrotropical species, *Aedes* (*Stegomyia*) *ledgeri* (Diptera: Culicidae). *Mosquito Systematics*, 13, 92-113.
179. Huber, P. 1823. *Histoire du Trachuse Doré (Apis aurulenta Panzeri)*. Mémoire de la société de physique et des sciences naturelles de Genève, tome II, 2ème partie, 145-161.
180. Huber, J. T. 2009. Biodiversity of Hymenoptera. pp. 303-324. Chapitre 12 dans : *Insect Biodiversity: Science and Society*, Foottit, R. G. & Adler, P.H. Chichester, West Sussex, RU. 654p.
181. IBAMA-SP (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis de São Paulo) (2008) Breve histórico do caramujo-gigante africano no Brasil. www.ibama.gov.br/sp.
182. Igbinosa, I.B. 1989. Investigations on the breeding site preferences of mosquitoes in Ekpoma, Nigeria. *J Appl Ent*, 107, 325-330.
183. Iribarne, O. O. 1990. Use of shelter by the small Patagonian octopus *Octopus tehuelchus*: availability, selection and effects on fecundity. *Marine Ecology Progress Series*, 66, 251-258.
184. Jagt, J. W. M., van Bakel B.W.M., Fraaije, R. H. B., Neumann, C. 2006. In situ fossil hermit crabs (Paguroidea) from northwest Europe and Russia. Preliminary data on new records. *Rev Mex Cienc Geol*, 23, 364-369.
185. Jahyny, B., Lacau, S., Delabie, J. H. C. & Fresnau, D. 2008. Le genre *Thaumatomyrmex* Mayr 1887, cryptique et prédateur spécialiste de Diplopoda Penicillata. pp. 329-346 dans *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*, Jiménez, E., Fernández, F., Arias, T. M. & Lozano-Zambrano, F. H. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombie. 609p.
186. Jaksic, F. M. 1981. Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. *Oikos* 37, 397-400.



187. Jones, J. C. & Oldroyd, B. P. 2007. Nest thermoregulation in social insects. *Advances in Insect Physiology*, 33, 153-191.
188. Jones C.G., Lawton J.H. & Shachak M. (1994) Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos* 69(3): 373-386.
189. Jourdan, A. J. 1834. Dictionnaire des termes usités dans les sciences naturelles. Tome premier A-K. 674pp.
190. Jubb, M. R., Wilkin, T. A. & Gosler, A. G. 2006. Soil calcium and the local abundance, distribution and diversity of woodland snails (Mollusca). *Ardea*, 94, 59-70.
191. Kalule-Sabiti J. M. N. 1980. The ecological role of ants (Formicidae) in the ecosystem. *African Journal of Ecology*, 18, 113-121.
192. Kappes, H., Topp, W., Zach, P. & Kulfan, J. 2006. Coarse woody debris, soil properties and snails (Mollusca: Gastropoda) in European primeval forests of different environmental conditions. *European Journal of Soil Biology*, 42, 139-46.
193. Kaspari, M. 1993. Removal of seeds from Neotropical frugivore droppings: ant responses to seed number. *Oecologia*, 95, 81-88.
194. Kaspari, M. 1996. Testing Resource-Based Models of Patchiness in Four Neotropical Litter Ant Assemblages. *Oikos*, 76(3), 443-454.
195. Kaspari, M. 2000. A primer on ant ecology. pp. 9-24 dans: *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*, Agosti, D., Majer, J. D., Alonso, L. E. & Schultz, T. R. Smithsonian Institution Press, Washington, EUA.
196. Kaspari, M. & O'Donnell, S. 2003. High rates of army ant raids in the Neotropics and implications for ant colony and community structure. *Evolutionary Ecology Research*, 5, 933-939.
197. Kaston, B.J. 1965. Some little known aspects of spider behavior. *Am Midl Nat*, 73, 336-356.
198. Kelly, A.F. 1973. High densities and brood rearing in the ant *Myrmica rubra* L. *Ins. Soc*, 29, 109-124.
199. Kennedy, C. H. 1946. Myrmecological technique 1. The use of ether in collecting. ants. *Ohio Jour. Sci.*, 46, 10-12.
200. Kidwell, M. S. 1986. Taphonomic Feedback in Miocene Assemblages: Testing the Role of Dead Hardparts in Benthic Communities. *Palaios*, 1(3), 239-255.
201. Kikuchi T. & Tsuji K. 2005. Unique social structure of *Probolomyrmex longinodus*. *Entomological Science* 8, 1-3.
202. Kikuchi, T., Tsuji, K., Ohnishi, H. & Le Breton, J. 2007. Caste-biased acceptance of non-nestmates in a polygynous ponerine ant. *Anim. Behav.*, 73, 559-565.
203. Koch, F. 2006. Snail shells (Mollusca, Gastropoda, Dorcasiidae) as microhabitats in South African deserts, with the description of a new chrysidid wasp (Insecta, Hymenoptera, Chrysididae) discovered by the BIOTA-Southern Africa Project. *Zoosystematics and Evolution*, 82 (1), 191 - 197.
204. Königswald, A., Lubin, Y. & Ward, D. 1990. The effectiveness of the nest of a desert widow spider in predator deterrence. *Psyche*, 97, 75-80.
205. Krell, F. -T. 1999. Dung Beetles Unharmed by Army Ants in Tropical Africa (Coleoptera: Scarabaeidae; Hymenoptera: Formicidae: Dorylinae). *Coleopterists Bulletin*, 53 (4), 325-328.



206. Kusnezov, N. 1957. Numbers of species of ants in faunas of different latitudes. *Evolution*, 11, 298–299.
207. Lacau, S., Villemant, C., Jahyny, B. & Delabie, J. H. C., 2008. *Typhlomyrmex* Mayr, 1862 : un genre méconnu de petites fourmis cryptiques et prédatrices (Ectatomminae : Typhlomyrmecini). pp. 241-283 dans *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*, Jiménez, E., Fernández, F., Arias, T. M. & Lozano-Zambrano, F. H. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombie. 609p.
208. Laing, D. J. 1982. Snail eating behaviour of the tunnel web spider *Porrhothele antipodiana* (Mygalomorphae: Dipluridae). *Tuatara*, 25, 74–81.
209. Lattke, J. E. 1990. Revision del genero *Gnamptogenys* Roger en Venezuela (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Terramaris*, 2, 1-47.
210. Le Breton, J., Dejean, A., Snelling, G. & Orivel, J. 2007. Specialized predation on *Wasmannia auropunctata* by the army ant *Neivamyrmex compressinodis*. *Journal of Applied Entomology*, 131, 740-743.
211. Le Masne, G., 1953. Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les fourmis. *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.* 11ème serie, 15, 1-56.
212. Lee H. G. 1987. Recycling And Symbiosis - Molluscan Style (disponible à <http://www.jaxshells.org/recyclin.htm>).
213. Lefebvre, L., Nicolakakis, N., Boire, D. 2002. Tools and brains in birds. *Behaviour*, 139, 939-973.
214. Lepeletier de Saint Fargeau, A. L. M. 1841. *Histoire Naturelle des Insectes - Hyménoptères* [vol. 2]. Roret, Paris, France. 680p.
215. Léviéux, J. 1972. Le microclimat des nids et des zones de chasse de *Camponotus acvapimensis* Mayr. *Insectes Sociaux*, 19(2), 63-79.
216. Lindgren, B. S., MacIsaac, A. M.. 2002. A preliminary study of ant diversity and abundance, and their dependence on dead wood in central interior British Columbia. pp. 111-119 dans *Symp. Proc.: Ecology and Management of Dead Wood in Western Forests*, USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PSW-181, Shea, P. J., Laudenslayer Jr., W.F., Valentine, B., Weatherspoon, C. P. & Lisle, T.E. Pac. SW. Res. Stn., Albany, CA, EUA.
217. Lindgren, B. S., Higgins, R. J. & McColl, A. D. 2006. Responses of ant and ground beetle communities to variations in coarse woody debris quality, disturbance and stand structure. http://www.for.gov.bc.ca/hfd/library/FIA/2006/LBIPI_2421003.pdf
218. Longino, J. T. 1999a. *Octostruma* JTL-004 Longino ms. <http://academic.evergreen.edu/projects/ants/genera/octostruma/species/JTL-004/JTL-004.html>.
219. Longino, J. T. 1999b. *Basiceros manni* Brown and Kempf 1960. <http://academic.evergreen.edu/projects/ants/genera/basiceros/species/manni/manni.html>.
220. Longino, J. T. 1999c. *Eurhopalothrix* JTL-002 Longino ms. <http://academic.evergreen.edu/projects/ants/genera/eurhopalothrix/species/JTL-002/JTL-002.html>.
221. Longino, J. T. 2005. Complex nesting behavior by two neotropical species of the ant genus *Stenammina* (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica*, 37, 670-675.
222. Longino, J. T. 2008. *Pachycondyla apicalis* (Latreille 1802). <http://www.evergreen.edu/ants/genera/Pachycondyla/SPECIES/apicalis/apicalis.html>. Accès le 25/03/2009.



223. Longino, J. T. & Nadkarni, N. M. 1990. A comparison of ground and canopy leaf litter ants in a neotropical montane forest. *Psyche*, 97, 81-93.
224. Lucas, H. 1842. Sur une nouvelle espèce du genre *Drilus* qui habite le nord de l'Afrique. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 15, 1187-1189.
225. Lucas, H. 1849a. Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841, 1842. Sciences physiques. Zoologie. III. Histoire naturelle des animaux articulés. Troisième partie - Insectes. Paris: A. Bertrand, 527 pp. dans Grissell, E. E. 2007. Torymidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) Associated with Bees (Apoidea), with a List of Chalcidoid Bee Parasitoids. *Journal of Hymenoptera Research* 16(2): 234-265.
226. Lucas, H. 1849b. Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841, 1842. Sciences physiques. Zoologie. II. Histoire naturelle des animaux articulés. Deuxième partie - Insectes. A. Bertrand, Paris, France. 590p.
227. Lydeard, C., Cowie, R. H., Bogan, A. E., Bouchet, P., Cummings, K. S., Frest, T. J., Herbert, D. G., Hershler, R., Gargominy, O., Perez, K., Ponder, W. F., Roth, B., Seddon, M., Strong, Ellen E. & Thompson, F. G. (2004) The global decline of nonmarine mollusks. *Bioscience* 54:321-330.
228. Lyman, R. L. 2002. Taphonomic agents and taphonomic signatures. *American Antiquity*, 67, 361-365.
229. Lynch, F. 1981. Seasonal, successional, and vertical segregation in a Maryland ant community. *Oikos*, 37, 183-198.
230. Machado, G. & Raimundo, R. L. G. 2001. Parental investment and the evolution of subsocial behaviour in harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Ethology, Ecology and Evolution*, 13, 133-150.
231. MacGown, J. O. 2006. Hickory Nuts used as Nesting Sites by Ants. *Marginalia Insecta*, 1(1), 1-3.
232. Magalhães C. A. 1990 Hábitos Alimentares e estratégia de forrageamento de *Rostrhamus sociabilis*, no Pantanal de Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, (1), 95-98.
233. Majer, J. D., Delabie, J. H. C. & Smith, M. R. B. (1994) Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. *Biotropica*, 26, 73-83.
234. Majer, J. D., Delabie, J. H. C. & McKenzie, N. L. 1997. Ant litter fauna of forest edge and adjacent grassland in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Insectes Sociaux*, 44, 255-266.
235. Mann, W. M. 1922. Ants from Honduras and Guatemala. *Proceedings of the U.S. National Museum*, 61, 1-54.
236. Martin, S. M. 2000. Terrestrial snails and slugs (Mollusca: Gastropoda) of Maine. *Northeastern Naturalist*, 7(1), 33-88.
237. Maschwitz, U., Steghaus-Kovac, S., Gaube, R. & Hänel, H. 1989. A South East Asian ponerine ant of the genus *Leptogenys* (Hym., Form.) with army ant life habits. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24, 305-316.
238. Massud-Ribeiro, R. J. & Caetano, R. S. 2006. The use of scaphopods (Mollusca) empty shells by sipunculids and crustaceans at Brazilian coast. *Biociências*, 14, 85-87.
239. Masuko, K. 1987.. Ecology and sociobiology of the primitive ant *Amblyopone silvestrii* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae), these de doctorat, Tokyo Metropolitan University, Tokyo, Japon. 200p.
240. Mather, J. A. 1982a. Factors affecting the spatial distribution of natural populations of *Octopus joubini* Robson: *Anim. Behav.*, 30, 1166-1170.



241. Mather, J. A. 1982b. Choice and competition: their effects on occupancy of shell homes by *Octopus joubini*. *Mar. Behav. Physiol.*, 8, 285-293.
242. McGlynn, T. P. 2006. Ants on the move: Resource limitation of a litter-nesting ant community in Costa Rica. *Biotropica*, 38, 419-427.
243. McGlynn, T. P. 2007. Serial monodomy in ants: an antipredator strategy? *Ecological Entomology*, 32, 621-626.
244. McLean, R. 1983. Gastropod shells: a dynamic resource that helps shape benthic community structure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 69, 151-174.
245. McSweeney, E. S. 1982. A new Pagurapseudes (Crustacea : Tanaidacea) from southern Florida. *Bull. Mar. Sci.*, 32, 455-466.
246. Mead, A. R. 1961. The Giant African Snail: A problem in economic malacology. Univ. Chicago Press, Chicago, EUA. 257p.
247. Medeiros, M. A., Fowler, H. G. & Delabie, J. H. C. (1995) O mosaico de formigas (Hymenoptera: Formicidae) em cacauais do sul da Bahia. *Científica*, 23, 291-300.
248. Meyer, W.M., K.A. Hayes and A.L Meyer. 2008. Giant African snail, *Achatina fulica*, as a snail predator. *American Malacological Bulletin*, 24, 117-119.
249. Michener C.D. (1979) Biogeography of the bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 66, 277-347.
250. Mielzinsky, I. 1824. Mémoire sur une larve qui dévore les *Helix nemoralis* et sur l'insecte auquel elle donne naissance. *Ann. Sci. Nat.*, 1, 67-77.
251. Mikulska, I. (1961) Parental care in a rare spider *Pellenes nigrociliata* (L. Koch) var. *bilunulata* Simon. *Nature*, 190, 365-366.
252. Moffett, M. W. 2007. Moffett <http://ngm.nationalgeographic.com/2007/08/ants/moffett-photography>.
253. Mohr, C. O. 1943. Cattle droppings as ecological units. *Ecological Monographs*, 13, 275-298.
254. Morato, E. F. & Martins, R. P. 2006. An overview of proximate factors affecting the nesting behavior of solitary wasps and bees Hymenoptera Aculeata in preexisting cavities in wood. *Neotropical Entomology*, 35(3), 285-298
255. Moreno-Rueda, G., Marfil-Daza, C., Ortiz-Sánchez, F.J. & Melic, A. 2008. Weather and the use of empty gastropod shells by arthropods. *Ann. Soc. Entomol.*, 44(3), 373-377.
256. Moure, J. S., Urban, D. & Melo, G. A. R. 2007. Catalogue of bees (Hymenoptera: Apoidea) in the Neotropical Region. Sociedade Brasileira de Entomologia; Curitiba, PA, Brésil. 1058 p.
257. Mukerjee, D. & Ribeiro, S. 1925. On a collection of ants (Formicidae) from the Andaman Islands. *Record of the Indian Museum, Calcutta*, 27, 205-209.
258. Müller, J., Strätz, C. & Hothorn, T., 2005. Habitat factors for land snails in acid beech forests with a special focus on coarse woody debris. *Eur. J. Forest Res.*, 124, 233-242.
259. Murphy, R. C. 1955. Feeding habits of the everglade kite (*Rostrhamus sociabilis*). *The Auk*, 72, 204-205
260. Murina G.V. 1984: Ecology of *Sipuncula*. *Marine Ecology Progress Series* 17, 1-7.
261. Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B, Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858.



262. Nation, T. H. 2007. The influence of flowering dogwood (*Cornus florida*) on land snail diversity in a southern mixed hardwood forest. *Am. Midl. Nat.*, 157,137-148.
263. Neumann, C., Wisshak, M. & Bromley, R. G. 2008. Boring a mobile domicile: an alternative to the conchicolous life habit. pp 307-327 dans *Current developments in Bioerosion*, Wisshak, M. & Tapanima, L. Erlangen Earth Conference Series, Springer-Verlag Berlin-Heidelberg, Allemagne.
264. Norden, A. 2008a. Pseudoscorpions from Plummerville Island, Maryland, with the reported use of empty snail shells by arthropods. pp. 52-53 dans *The Invertebrate Fauna of Plummerville Island, Maryland*, Brown, J. *Bulletin of the Biological Society of Washington* 15.
265. Norden, A. 2008b. The terrestrial gastropods (Mollusca: Gastropoda) of Plummerville Island, Maryland. pp. 31-33 dans *The Invertebrate Fauna of Plummerville Island, Maryland*, Brown, J. *Bulletin of the Biological Society of Washington* 15.
266. Nyffeler, M. & Symondson, W.O.C. 2001. Spiders and harvestmen as gastropod predators. *Ecological Entomology*, 26,617-628.
267. O'Neill, K.M. 2001. *Solitary wasps: Behavior and natural history*. Comstock Publishing Associates, New York, EUA. 406p.
268. O'Toole C. & Raw A. 1991. *Bees of the world*. Blandford, London, RU. 192 pp.
269. Ochi, H., Kanda, T. & Yanagisawa, Y. 2001. Nest building and brooding behavior of the bagrid catfish, *Auchenoglanis occidentalis* in Lake Tanganyika. *Copeia*, 2, 566-570
270. Odendaal L.J., Haupt T.M. & Griffiths C.L. 2008. The alien invasive land-snail *Theba pisana* in the West Coast National Park: is there cause for concern? *Koedoe* 50 (1), 93-98.
271. Ohbayashi, T., Okochi, I., Sato, H., Ono T. & Chiba S. 2007. Rapid decline of endemic snails in the Ogasawara Islands, Western Pacific Ocean. *Applied Entomology and Zoology*, 42, 479-485.
272. Oke, O. C. 2007. Land snail diversity in a patch of cocoa plantation in Erin-Ijesha Hills, Osun State, Nigeria. *African Scientist*, 8(1), 61-68.
273. Oke, O. C. & Ugiagbe, O. O. 2007. Land snail diversity in a patch of cocoa plantation in Usen, Edo State, Nigeria. *Global journal of pure and applied sciences*, 13(4), 481 - 485.
274. Orivel, J., Errard, C. & Dejean, A. 1997. Ant gardens: interspecific recognition in parabiogenic ant species. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 40, 87-93.
275. Orivel, J., Grangier, J., Foucaud, J., Le Breton, J., Andrès, F.-X., Jourdan, H., Delabie J. H. C., Fournier, D., Cerdan, P., Facon, B., Estoup, A. & Dejean, A. 2009. Ecologically heterogeneous populations of the invasive ant *Wasmannia a uropunctata* within its native and introduced ranges. *Ecological Entomology*, 34, 504-512.
276. Orstan, A. 2008. Observation of a Thrips (Insecta: Thysanoptera) inside an empty land snail shell (Pulmonata: Gastrodontidae). *Triton*, 17, 22.
277. Otis, G. W., C. E. Santana, D. L. Crawford & M. L. Higgins 1986. The effect of foraging army ants on leaf-litter arthropods. *Biotropica*, 18, 56-61.
278. Otto, C. & Svensson, B. S. 1980. The Significance of Case Material Selection for the Survival of Caddis Larvae. *The Journal of Animal Ecology*, 49(3), 855-865
279. Paiva, C. L. 2004. *Achatina fulica* (Moluscos) - praga agrícola e ameaça à saúde pública no Brasil. Disponible à : http://www.geocities.com/lagopaiva/achat_tr.htm
280. Páll-Gergely, B. & Sólyos, P. 2009. Ants as shell collectors: notes on land snail shells found around ant nests. *Malacologica Bohemoslovaca*, 8, 14-18.



281. Peeters C. 1997. Morphologically 'primitive' ants: comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. pp. 372-391 dans *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*, Choe, J. C. & Crespi, B. J. Cambridge Univ. Press, Cambridge, RU.
282. Peeters, C., Hölldobler, B., Moffett, M., & Musthak Ali, T. M. 1994. "Wall-papering" and elaborate nest architecture in the ponerine ant *Harpegnathos saltator*. *Insectes Sociaux* 41, 211–218.
283. Péneau, J. 1913. Coléoptères de la Loire-Inférieure. Deuxième partie (Suite). Nantes. Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest, 3ème Sér., t. III, 31 Mars 1913.
284. Pereira, M. P. S.; Queiroz, J. M. ; Souza, G. O. ; Mayhe-Nunes, A. J. 2007a. Influência da heterogeneidade da serapilheira sobre as formigas que nidificam em galhos mortos em floresta nativa e plantio de eucalipto. *Neotropical Biology and Conservation*, 2, 161-164.
285. Pereira, M. P. S., Queiroz, J. M., Valcarcel, R. & Mayhe-Nunes, A. J. 2007b. Fauna de Formigas no biomonitoramento de ambientes de áreas de empréstimo em reabilitação na Ilha da Madeira, RJ. *Ciência Florestal*, 17, 197-204.
286. Pérez, E.M. 2000. Seasonal diet composition in the Crested bobwhite in savannas of central-eastern Venezuela. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 35 (2), 91-99.
287. Philpott, S.M. & Foster, P.F. 2005. Nest-site limitation in coffee agroecosystems: artificial nests maintain diversity of arboreal ants. *Ecol. Appl.*, 15, 1478-1485.
288. Pollard, S. D., Jackson, R. R. 2004. Gastropod predation in spiders (Araneae). pp. 497-503 dans *Natural Enemies of Terrestrial Molluscs*, Barker G. M. CABI Publishing, Wallingford, RU. 644p.
289. Potts, S. G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer, P. 2005 Role of nesting resources in organising diverse bee communities in Mediterranean landscape, *Ecological Entomology*, 30, pp. 78–85.
290. Powell, S. & Baker, B. 2008.. Os grandes predadores dos neotrópicos, Comportamento, dieta e impacto das formigas de correição (Ecitoninae). pp. 18-37 dans *Insetos Sociais: da Biologia à Aplicação*, Vilela, E. F., Santos, I. A.; Schoereder J. H., Serrão J. E., Campos L. A. O. & Lino Neto, J. 1 ed.: Editora da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brésil.
291. Pratt, S. C. 1994. Ecology and behavior of *Gnamptogenys horni* (Formicidae: Ponerinae). *Insectes Sociaux*, 41, 255-262.
292. Pratt, S. C. & Pierce E. P. 2001. The cavity-dwelling ant *Leptothorax curvispinosus* uses nest geometry to discriminate between potential homes. *Animal Behaviour*, 62, 281-287.
293. Ramos, J. P. & Link D. 2007. Aspectos da Biécologia da Tocandira, *Dinoponera Australis* (Hymenoptera Formicidae). P. 521 dans XVIII Simpósio de Mirmecologia, 2007, São Paulo. *O Biológico* 69(Suplemento).
294. Ramsay, S. L. & Houston, D. C. 1999. Do acid rain and calcium supply limit eggshell formation for blue tits (*Parus caeruleus*) in the U.K.? *J. Zool.*, 247, 121-125
295. Raut, S. K. & Barker G. M. 2002. *Achatina fulica* Bowdich and Other Achatinidae as Pests in Tropical Agriculture. pp. 55-114 dans *Molluscs as Crop Pests*, Barker G. M. CABI Publishing, Wallingford, RU. 468p.
296. Reese, E. S. 1968. Shell use: an adaptation for emigration from the sea by the coconut crab. *Science*, 161, 385–386.



297. Reese, E. S. 1969. Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. *Am. Zool.*, 9, 343-355.
298. Robinson, W.A. 2008. Selection and sharing of sheltered nest sites by ants (Hymenoptera: Formicidae) in grasslands of the Australian Capital Territory. *Australian Journal of Entomology*, 47, 174-183.
299. Robinson, E. J. H., Smith, F. D., Sullivan, K. M. E. & Franks, N. R. 2009. Do ants make direct comparisons? *Proceedings of the Royal Society Series B*, publié en ligne.
300. Roman'Kova T.G. (1984) Pchelinye roda *Osmia* Panz. (Hymenoptera, Megachilidae) fauny Dal'nego Vostoka [Bees of the genus *Osmia* Panz. (Hymenoptera, Megachilidae) in the fauna of the Far East of the USSR]. *Entomologicheskoe Obozrenie*, 63(2), 358-364.
301. Root, R. B. (1967) The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.*, 37, 317-350.
302. Roubik, D. W. 1989. *Ecology and Natural History of Tropical Bees*. Cambridge University Press, New York, NY, EUA. 514 pp.
303. Rubinoff, D. & Haines, W. P. 2005. Web-spinning caterpillar stalks snails. *Science*, 309, 575.
304. Salgado, N. C. & Coelho A. C. S. 2003. Moluscos terrestres do Brasil (gastrópodes operculados ou não, exclusive famílias Veronicellidae, Milacidae e Limacidae). pp 149–189. dans *Malacologia Latinoamericana*, Barrientos, Z. & Monge-Nájera J. *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 51.Suppl. 3536p.
305. Salla, F., Morato, E. F. & Lobão, M. S. 2007. Influência da microestrutura sobre o uso de cavidades preexistentes na madeira pela fauna. pp. 1-2 dans *VIII Congresso de Ecologia do Brasil*, Caxambu, MG, Brésil.
306. Sanhudo C. E. D., Izzo, T. J.; Brandão C. R. F. 2008. Parabiosis between basal fungus-growing ants (Formicidae, Attini). *Insectes Sociaux*, 55(3), 296-300.
307. Sant'Anna, B. S., Zangrande, C. M. & Reigada, A. L. D. 2005. Utilization of shells of the snail *Achatina fulica* Bowdich, 1822 (Mollusca, Gastropoda) by the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Bosc, 1802) (Decapoda, Anomura) in the São Vicente Estuary, São Paulo, Brazil. *Invest. Mar., Valparaíso*, 33 (2), 217-219.
308. Santos, R. A. S., Pita, B. G., Máximo, P. O. & Mucugê, D. S. 2007. Hábitos alimentares e estratégia de forrageamento do gavião caramujeiro *Rostrhamus sociabilis* Vieillot, 1817), em Arembepe, Bahia-Brasil. dans *anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil*, Caxambu, MG, Brésil.
309. Saunders, E. 1907. *Wild bees, wasps and ants and other stinging insects*. G. Routledge & sons, limited, E.P. Dutton & co., London, UK. 144p.
310. Savely, H. E., Jr. 1939. Ecological relations of certain animals in dead pine and oak logs. *Ecol. Monogr.*, 9, 321–385.
311. Schutte, M. S., Queiroz, J. M. ; Mayhe-Nunes, A. J. & Pereira, M. P. S. 2007. Inventário estruturado de formigas (Hymenoptera, Formicidae) em floresta ombrófila de encosta na ilha da Marambaia, RJ.. *Iheringia. Série Zoologia*, 97, 103-110.
312. Schütz, D. & Taborsky, M. (2000) Giant males or dwarf females: what determines the extreme sexual size dimorphism in *Lamprologus callipterus*? *Journal of Fish Biology* 57, 1254-1265.
313. Shell-O-Gram 1999. The Atlantic Carrier Shell *Xenophora conchyliophora* (Born, 1780). *Shell-O-Gram* 40(3).



314. Silva, P. 1985. Cacao snails in Bahia, Brazil: Corrections and additions (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata). *Revista Theobroma*, 15(3), 155-157.
315. Silva, R. R. & Brandão, C. R. F. sous press. Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. *Ecological Monographs*.
316. Silvestre, R. 2000. Estrutura de comunidades de formigas do cerrado. Thèse de doctorat. USP, Ribeirão Preto, SP, Brésil. 216p.
317. Silvestre, R., Brandão, C. R. F. & Silva, R. R. 2003. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del cerrado. pp. 113-148 dans *Introducción a las hormigas de la región neotropical*, Fernandez, F. Instituto Humboldt, Bogota, Colombie. 424p.
318. Simberloff, D. & Dayan, T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 22, 115-143.
319. Simone, L. R. L. 1999. Mollusca Terrestres, Cap. 1. pp. 3-8. dans *Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: Síntese do Conhecimento ao Final do Século XX*, Brandão, C. R. F. & Marques, C. E. Vol. 5 - Invertebrados Terrestres. FAPESP, São Paulo, SP, Brésil. 279 p.
320. Simone, L. R. L. 2006. Land and Freshwater Molluscs of Brazil. *Museu de Zoologia Universidade de São Paulo, São Paulo, Brésil*. 390 pp.
321. Skeldon, M. A., Vadeboncoeur, M. A., Hamburg, S. P. & Blum, J. D. 2007. Terrestrial gastropod responses to an ecosystem-level calcium manipulation in a northern hardwood forest. *Canadian Journal of Zoology*, 85, 994-1007.
322. Smallwood, J. 1982. Nest relocations in ants. *Insectes Sociaux*, 29, 138-147.
323. Smith, F. 1855. Catalogue of British Hymenoptera in the collection of the British Museum. pt. I. Apidae - Bees. London, RU. 252 p.
324. Smith, W. W. 1895. On the habits of New Zealand ants. *Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute*, 28, 468-479.
325. Smith, C. R. & Tschinkel W. R.. 2005. Object depots in the genus *Pogonomyrmex*: Exploring the "Who," what, when, and where. *Journal of Insect Behavior*, 18(6), 859-879.
326. Smith C. R. & Tschinkel W.R. 2007. The adaptive nature of non-food collection for the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Ecol. Entomol.*, 32,105–112.
327. Snyder, L. E. & Herbers, J. M. 1991. Polydomy and sexual allocation ratios in the ant *Myrmica punctiventris*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 28, 409-415.
328. Souza, A. L. B., Delabie, J. H. C. & Fowler, H. G. 2006. Impacto de *Wasmannia auropunctata* e *W. sp. aff. rochai* (Formicidae: Myrmicinae) sobre a mirmecofauna dos cacauais do sudeste da Bahia (Brasil). *Agrotropica*, 18, 7-14.
329. Stegmaier, C. E., Jr. 1972. Notes on some Sarcophagidae (Diptera) reared from snails (Mollusca) in Florida. *Florida Entomologist*, 55, 237–242.
330. Stephen, W. P., Bohart, G. E. & Torchio, P. F. 1969. The biology and external morphology of bees. Oregon State University Agricultural Experiment Station, EUA. 140p.
331. Stevens, A. J., Stevens, N. M., Darby, P. C. & Percival, H. F. 1999. Observations of fire ants (*Solenopsis invicta* Buren) attacking apple snails (*Pomacea paludosa* Say) exposed during dry down conditions. *Journal of Molluscan Studies*, 65, 507-10.



332. Stringer, I A. N., Bassett, S. M., McLean, M. J., McCartney, J. & Parrish, G. R. 2003. Biology and conservation of the rare New Zealand land snail *Paryphanta busbyi watti* (Mollusca, Pulmonata). *Invertebrate Biology*, 122, 241–251.
333. Stuart, R. J., 1985. Spontaneous polydomy in laboratory colonies of the ant *Leptothorax curvispinosus* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 92, 71-81.
334. Sugiura, S. & Yamaura, Y. 2009. Potential impacts of the invasive flatworm *Platydemus manokwari* on arboreal snails. *Biological Invasions*, 11(3), 737-742.
335. Suominen, O. 1999. Impact of Cervid Browsing and Grazing on the Terrestrial Gastropod Fauna in the Boreal Forests of Fennoscandia. *Ecography*, 22 (6), 651-658
336. Symondson, W. O. C. 2004.. Coleoptera (Carabidae, Drilidae, Lampyridae and Staphylinidae) as predators of terrestrial gastropods. pp. 37-84 dans *Natural Enemies of Terrestrial Molluscs*, Barker, G. M. CABI Publishing, Wallingford, RU. 644p.
337. Szinetár, C. S., Gál, Z. S. & Eichardt J. 1998. Spiders in snail shells in different Hungarian habitats. *Miscellanea Zoologica Hungarica*, 12, 67-75.
338. Taylor, R., Sweeney M. & Counts, C. III 1977. Use of empty gastropod shells (Polygyridae) by pseudoscorpions. *The Nautilus*, 91, 115-116.
339. Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielborger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M. & Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31, 79-92.
340. Thiengo, S. C., Faraco, F. A., Salgado, N. C., Cowie, R. & Fernandez, M. A. 2007. Rapid spread of an invasive snail in South America, the giant African snail, in Brasil. *Biol Invasions*, 8, 1205-1215.
341. Thomas, M. L. 2002. Nest site selection and longevity in the ponerine ant. *Rhytidoponera metallica* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 49, 147-152.
342. Torgersen, T. R. & Bull, E. L. 1995. Down logs as habitat for forest-dwelling ants - the primary prey of pileated woodpeckers in northeastern Oregon. *Northwest Science*, 69, 294-303.
343. Torres, J. A. 1984. Niches and coexistence of ant communities in Puerto Rico: repeated patterns. *Biotropica* 16, 284-295.
344. Torres, J. A. 1994. Wood decomposition of *Cyrtilla racemiflora* in a tropical montane forest. *Biotropica* 26, 124-40.
345. Trpis, M. 1972. Seasonal changes in the larval populations of *Aedes aegypti* in two biotopes in Dar es Salaam, Tanzania. *Bull WHO* 47, 245-255.
346. Trubitt, M. B. D. 2003. The Production and Exchange of Marine Shell Prestige Goods, *Journal of Archaeological Research* 11(3), 243-277.
347. Turner, G. F. 2007. Adaptive radiation of cichlid fish. *Current Biology*, 17(19), R827-R831.
348. Unal, E. & Zinsmeister, W. J. 2006. Earliest record of sheltering strategy for predator avoidance from the Early Cambrian of the Marble Mountains, California. Philadelphia Annu Meet, 22-25 October 2006, Geol Soc Amer, Abstracts with Programs, Paper 230-3, 38(7), 550.
349. Vermeij G.J. 1987. Evolution and escalation, an ecological history of life. New Jersey, Princeton University Press. Chapter 8: Opportunistic armor: the evolution of the conchicolous habit. pp. 210-255.



350. Vieira, R. S. & Höfer, H. 1994. Prey spectrum of two army ant species in central Amazonia, with special attention on their effect on spider populations. *Andrias*, 13, 189-198.
351. Visscher, P.K. 2007. Group decision making in nest-site selection among social insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 52, 255–275.
352. Walker, S. E. 1994. Biological Remanerie: Gastropod fossils used by the living terrestrial hermit crab, *Coenobita clypeatus*, on Bermuda. *Palaios*, 9, 403-412.
353. Warburton, C. 1912. *Spiders*. Cambridge University Press, RU. 136p.
354. Wäreborn, I. 1969. Land molluscs and their environments in an oligotrophic area in southern Sweden. *Oikos* 20, 461-479.
355. Wäreborn, I. 1970. Environmental Factors Influencing the Distribution of Land Molluscs of an Oligotrophic Area in Southern Sweden. *Oikos*, 21(2), 285-291.
356. Wäreborn, I. 1992. Changes in the Land Mollusc Fauna and Soil Chemistry in an Inland District in Southern Sweden. *Ecography*, 15 (1), 62-69.
357. Weber, N. A. 1941. The biology of the fungus-growing ants. Part 7. The Barro Colorado Island, Canal Zone, species. *Revista de Entomologia*, 12, 93-130.
358. Weber, N. A., 1958. Evolution in fungus-growing ants. *Proc. 10th Internat. Congr. Entomol.* (1956) (Montreal) 2, 459-473.
359. Weber, N. A. 1969. A comparative study of the nests, gardens and fungi of the fungus growing ants, Attini. *Proc. 6th Congr. Int. Union Stud. Soc. Insects, Bem*, 6, 299-307.
360. Wheeler, W. M. 1910. *Ants, their structure, development and behavior*. Columbia University Press, New York, EUA. 663pp.
361. Wheeler, W. M. 1922. *Ants of the American Museum Congo Expedition. A contribution to the myrmecology of Africa*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, XIV, 1-1139.
362. Wilson, E. O. 1956. Feeding behavior in the ant *Rhopalothrix biroi* Szabo. *Psyche*, 63, 21-23.
363. Wilson, E. O. 1958. The beginnings of nomadic and group-predatory behavior in the ponerine ants. *Evolution*, 12, 24-31.
364. Wilson, E. O. 1959. Some Ecological Characteristics of Ants in New Guinean Rain Forest. *Ecology*, 40, 437-447.
365. Wilson, E. O. 2003. *Pheidole in the New World. A dominant, hyperdiverse ant genus*. Harvard University Press, Cambridge, MA, EUA. 794p.
366. Wilson, E. O. 2006. *The Creation: An Appeal to Save Life on Earth*. W.W.Norton & Company, New York, EUA. 175p.
367. Wilson, E. O., Brown, W. L., Jr. 1984. Behavior of the cryptobiotic predaceous ant *Eurhopalothrix heliscata*, n. sp. (Hymenoptera: Formicidae: Basicerotini). *Insectes Soc.*, 31 (4), 408-428.
368. Wilson E.O. & Hölldobler B. 1986. Ecology and behavior of the Neotropical cryptobiotic ant *Basiceros manni* (Hymenoptera: Formicidae: Basicerotini). *Insectes Sociaux*, 33, 70-84.
369. Wilson, S. K., Street, S. & Sato, T. 2005. Discarded queen conch (*Strombus gigas*) shells as shelter sites for fish. *Marine Biology*, 147, 179-188.

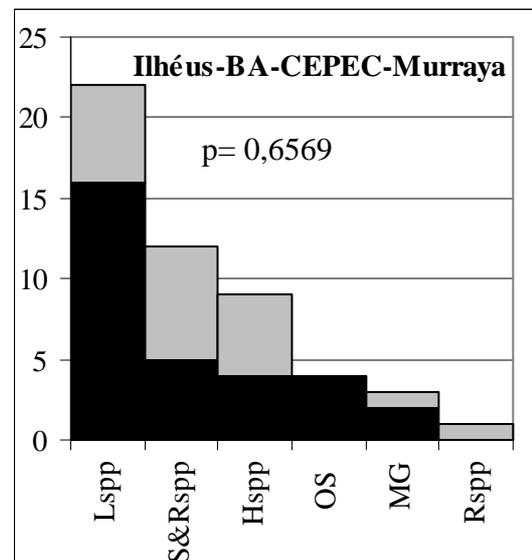
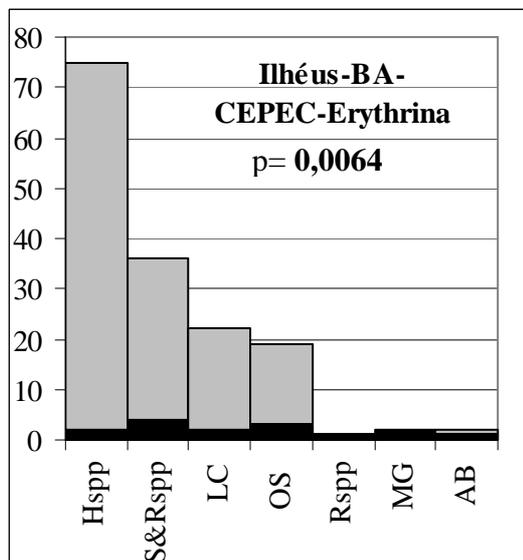
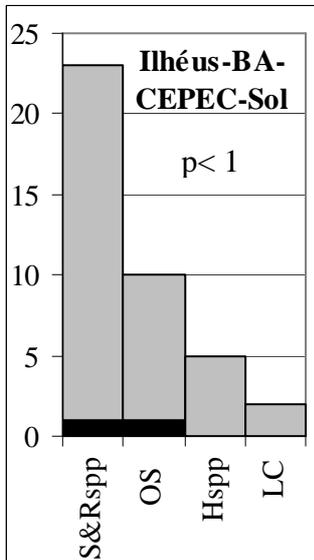
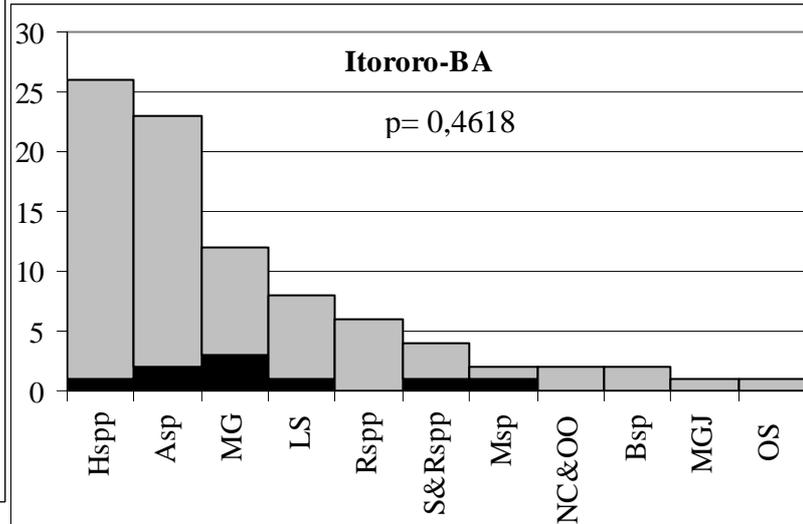
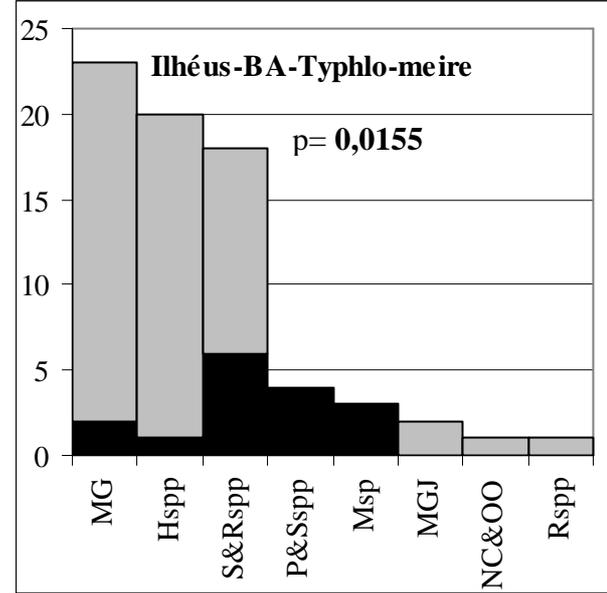
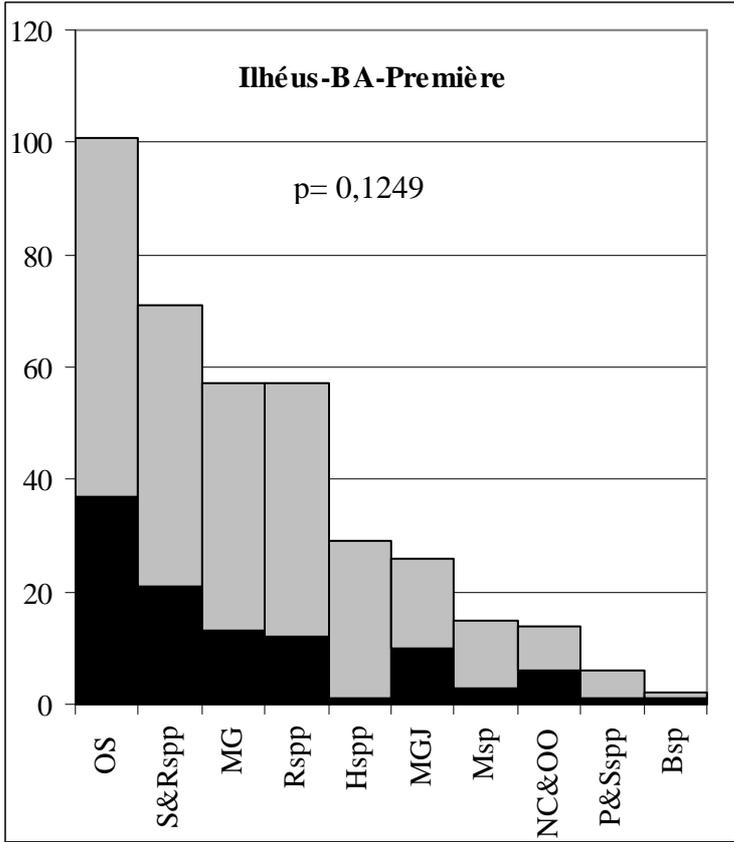


370. Witte, V., Janssen, R., Eppenstein, A. & Maschwitz, U. 2002. *Allopeas myrmekophilos* (Gastropoda, Pulmonata), the first myrmecophilous mollusc living in colonies of the ponerine army ant *Leptogynes distinguenda* (Formicidae, Ponerinae). *Insectes sociaux*, 49(4), 301-305.
371. Wu, J. & Wong, H. R. 1987. Colonization of lodgepole pine stumps by ants (Hymenoptera: Formicidae). *Can. Entomol.*, 119, 397-398.
372. Yamaguchi, T. 1992. Interspecific interference for nest sites between *Leptothorax congruus* and *Monomorium intrudens*. *Insectes Sociaux*, 39, 117-127.
373. Yusa, Y. 2001. Predation on the eggs of the apple snail *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullaridae) by the fire ant *Solenopsis geminata*. *Journal of Molluscan Studies*, 67, 275-279.

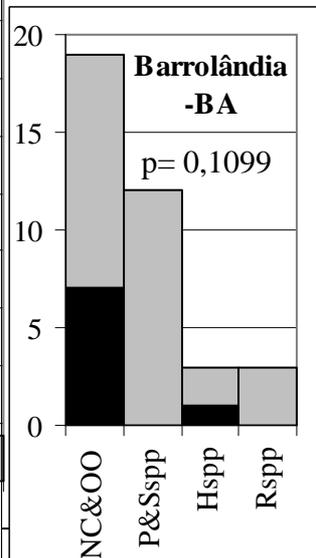
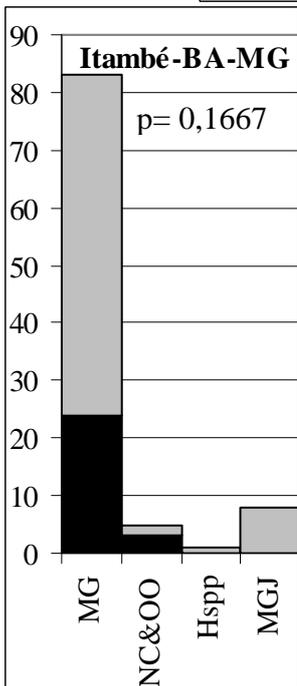
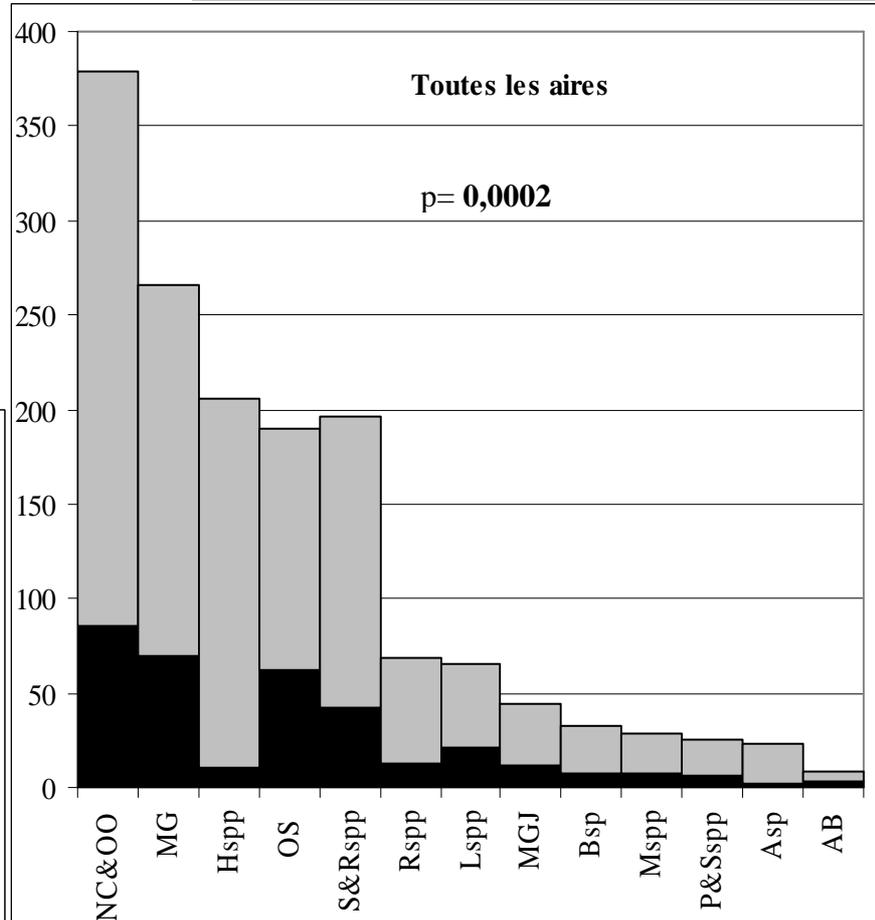
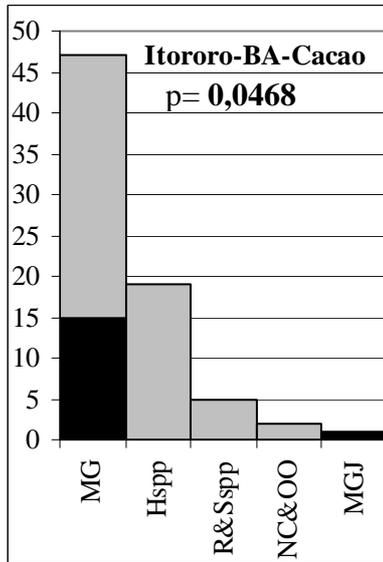
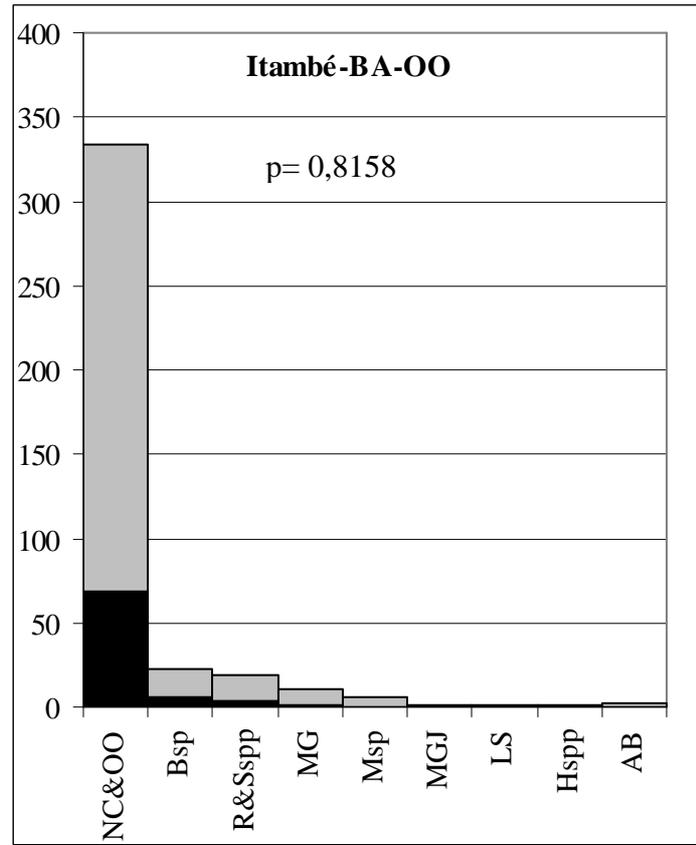
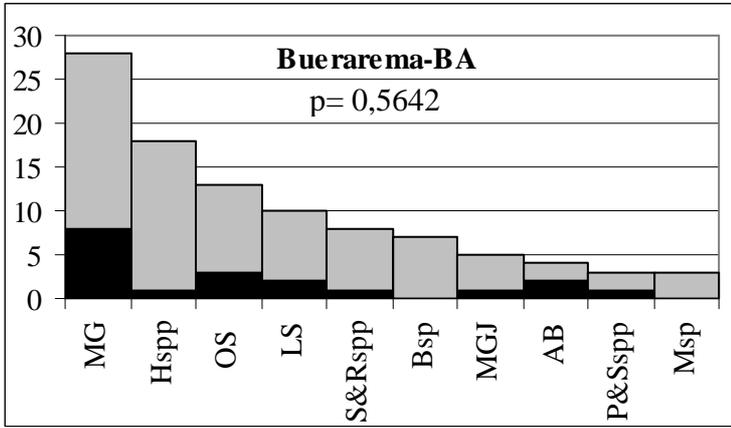


374. Figures A3-3. Pour la partie 2.2 de cette annexe : composition de chaque aire en morphotypes (addition des barres grises et noires). Pour la partie 2.3 de cette annexe : nombre et occupation de chaque morphotype par les fourmis, avec le nombre de coquilles sans (barre remplie de gris) et avec fourmis (barre remplie de noir), pour chaque aire.

Note : pour les figures A3-3 à A3-5 et A3-8, la valeur statistique « p » du test exact du khi-deux (comparaison du taux d'occupation des différents morphotypes de coquilles par les fourmis en fonction de l'abondance de ces morphotypes) est indiquée entre parenthèses, elle est mise en gras lorsqu'elle est inférieure au seuil de 5%.

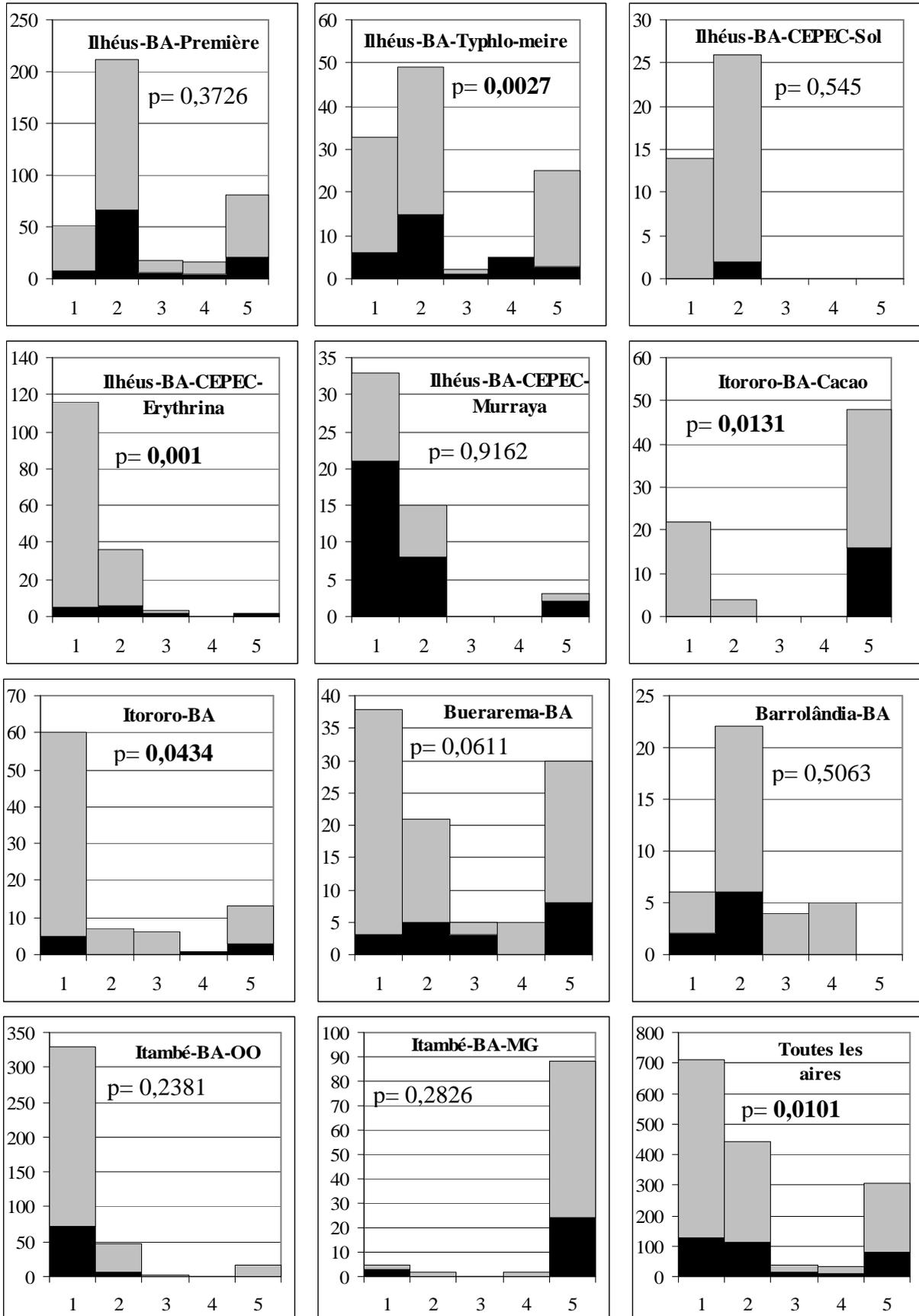


Figures A3-3 (suite). Pour la partie 2.2 de cette annexe : composition de chaque aire en morphotypes (addition des barres grises et noires). Pour la partie 2.3 de cette annexe : nombre et occupation de chaque morphotype par les fourmis avec le nombre de coquilles sans (barre remplie de gris) et avec fourmis (barre remplie de noir), pour chaque aire.



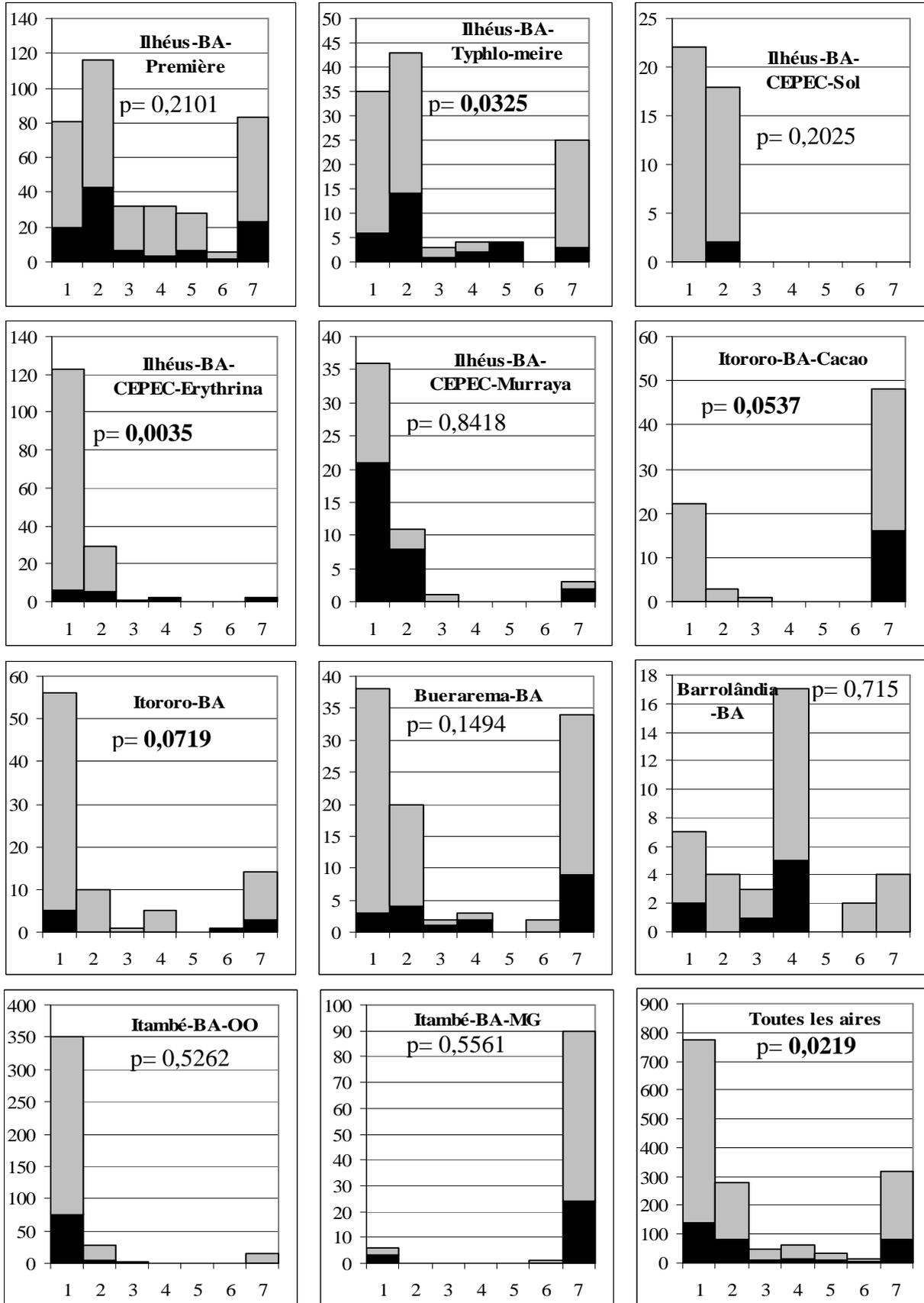
Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot abandonnées sur la communauté de fourmis

Figures A3-4. Pour la partie 2.2 de cette annexe : nombre de coquilles présentes dans les différentes classes de volumes pour chaque aire (addition des barres grises et noires). Pour la partie 2.3 de cette annexe : nombre et occupation des coquilles des différentes classes de volumes par les fourmis, avec le nombre de coquilles sans (barre remplie de gris) et avec fourmis (barre remplie de noir), pour chaque aire.



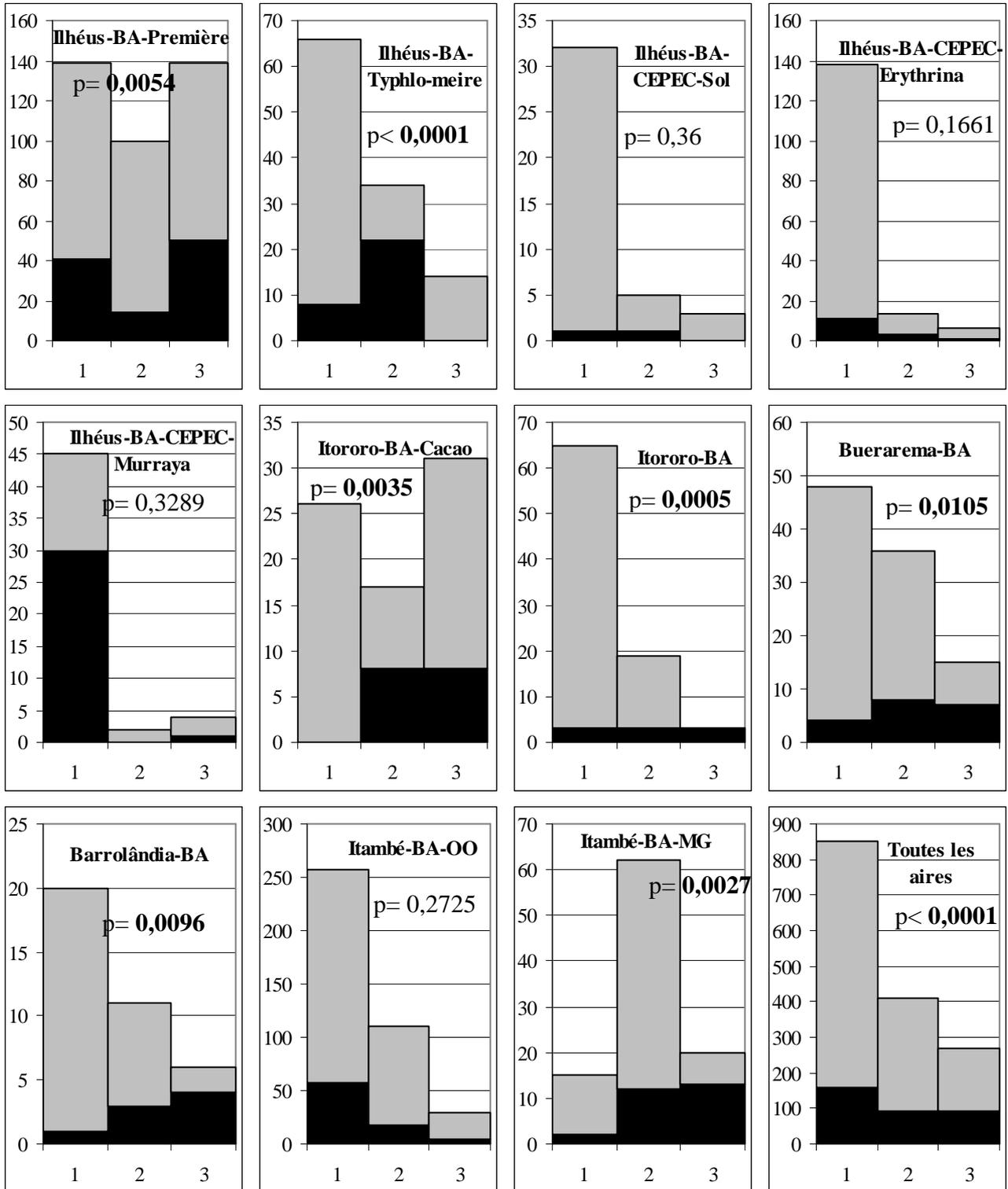
Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot abandonnées sur la communauté de fourmis

Figures A3-5. Pour la partie 2.2 de cette annexe : nombre de coquilles présentes dans les différentes classes d'aires d'ouverture pour chaque aire (addition des barres grises et noires). Pour la partie 2.3 de cette annexe : nombre et occupation des coquilles des différentes classes d'aires d'ouverture par les fourmis, avec le nombre de coquilles sans (barre remplie de gris) et avec fourmis (barre remplie de noir), pour chaque aire.



Annexe 3. Impact des coquilles d'escargot abandonnées sur la communauté de fourmis

Figures A3-8. Pour la partie 2.2 de cette annexe : nombre de coquilles présentes dans les différentes classes de remplissage pour chaque aire (addition des barres grises et noires). Pour la partie 2.3 de cette annexe : nombre et occupation des coquilles des différentes classes de remplissage par les fourmis, avec le nombre de coquilles sans (barre remplie de gris) et avec fourmis (barre remplie de noir), pour chaque aire.



**ANNEXE 4 - BRÈVE DISCUSSION SUR LES
CARACTÉRISTIQUES DES FOURMIS
LÉGIONNAIRES**



Annexe 4. Brève discussion sur les caractéristiques des fourmis légionnaires

Notes :

Le comportement de la fourmi légionnaire existe chez toutes les espèces des sous-familles Aenictinae, Ecitoninae et Dorylinae, mais il se rencontre aussi chez des espèces d'Amblyoponinae, Cerapachyinae, Leptanillinae, Leptanilloidinae, Myrmicinae et Ponerinae. Il se caractérise par la combinaison de deux traits particuliers : la chasse en groupe massif et un mode de vie nomade (Wilson 1958 ; Gotwald 1982, 1988, 1995). Certains auteurs ajoutent la présence d'une femelle reproductrice très spécialisée (Berghoff 2003 ; Brady 2003 repris par Kronauer et al. 2007 et Powell & Baker 2008 ; Delsuc 2003 ; mais voir Kronauer 2008 Box 1) ou d'un rythme d'activité cyclique (Passera & Aron 2005) en se basant notamment sur la publication de Gotwald (1982, 1995) alors que ces traits ne font pas partie de la définition initiale de la fourmi légionnaire (Wilson 1958) et du « syndrome adaptatif de la fourmi légionnaire » (« army ant adaptive syndrome ») (voir Gotwald 1982, 1988, 1995). La plupart des espèces n'ont ainsi pas d'activité cyclique (« nonphasic ») (Gotwald 1995, p. 7 ; Kronauer 2008) et surtout le syndrome adaptatif de la fourmi légionnaire n'est défini dans Gotwald (1982, 1995) que par le nomadisme et le comportement de chasse en groupe massif. Kronauer et al. (2007) ont aussi proposé que l'accouplement des femelles reproductrices de fourmis légionnaires avec plusieurs mâles (polyandrie) fasse partie du syndrome adaptatif de la fourmi légionnaire. Kronauer (2008) essaye de redéfinir le syndrome adaptatif de la fourmi légionnaire, mais il restreint l'analyse des caractéristiques de ce syndrome à quelques espèces des sous-familles Aenictinae, Ecitoninae et Dorylinae, et se démarque en ce sens de Wilson (1958) et Gotwald (1995). Devant une telle confusion, « la fourmi légionnaire » et « le syndrome de la fourmi légionnaire » gagneraient à être redéfinis à partir d'une synthèse des données sur toutes les espèces qui présentent des traits caractéristiques d'une fourmi légionnaire.

Références bibliographiques :

375. Berghoff, S. M. 2003. Army ants: An evolutionary bestseller? *Current Biology*, 13, R676-R677.
376. Brady, S. G. 2003. Evolution of the army ant syndrome: The origin and long-term evolutionary stasis of a complex of behavioural and reproductive adaptations. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 6575-6579.
377. Delsuc, F. 2003. Army Ants Trapped by Their Evolutionary History. *PLoS Biology*, 1(2), 155-156.



378. Gotwald, W. H., Jr., 1982. Army ants. pp. 157–254 dans *Social Insects*. Volume 4, Gotwald, W. H., Jr., Academic Press, New York, EUA.
379. Gotwald, W. H. 1988. On becoming an army ant. pp. 227-235 dans *Advances in Myrmecology* Trager, J. C. E.J. Brill, Leiden, EUA.
380. Gotwald, W. H., Jr., 1995. *Army ants: The biology of social predation*. Cornell University Press, Ithaca, New York, EUA. 302p.
381. Kronauer, D. J. C. 2008. Recent advances in army ant biology (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 12: 51-65.
382. Kronauer, D. J. C., Johnson, R. A. & Boomsma, J. J. 2007. The evolution of multiple mating in army ants. *Evolution* 61: 413-422.
383. Passera, L. & Aron, S. 2005. *Les fourmis: comportement, organisation sociale et évolution*. Les Presses scientifiques du CNRC, Ottawa, Canada. 480p.
384. Powell, S. & Baker, B. 2008.. Os grandes predadores dos neotrópicos, Comportamento, dieta e impacto das formigas de correição (Ecitoninae). pp. 18-37 dans *Insetos Sociais: da Biologia à Aplicação*, Vilela, E. F., Santos, I. A.; Schoereder J. H., Serrão J. E., Campos L. A. O. & Lino Neto, J. 1 ed.: Editora da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brésil.
385. Wilson, E. O. 1958. The beginnings of nomadic and group-predatory behavior in the ponerine ants. *Evolution*, 12, 24–31.



**ANNEXE 5 - NOTES SUR L'ARBRE *Dipteryx panamensis*
(PITTIER) RECORD & MELL ET SON FRUIT
RÉCOLTÉ A LA SELVA AU COSTA RICA POUR Y
RECHERCHER DES FOURMIS**



Annexe 5. Notes sur l'arbre *Dipteryx panamensis* (Pittier) Record & Mell et son fruit récolté à La Selva au Costa Rica pour y rechercher des fourmis

Notes :

Les arbres du genre *Dipteryx* Schreb (Plantae, Fabales, Fabaceae) ont une distribution néotropicale. L'espèce *Dipteryx panamensis* (Pittier) Record & Mell est un arbre émergent de 15 à 50 m de hauteur et de 1 à 1,6 m d.b.h.¹³⁸ qui se rencontre dans les forêts tropicales humides du Costa Rica, du Panama et de Colombie, surtout dans les terres basses des plaines atlantiques ; il produit de décembre à mars un fruit déhiscent tardif de type « camara » de 6 à 8 cm de longueur, 4 à 5 cm de largeur et de 2 à 3 cm d'épaisseur ; il est de forme oblongue ovale et assez compressée ; le fruit est peu charnu, l'épicarpe et le mésocarpe sont peu épais ; l'endocarpe du fruit est composé de deux moitiés, il est ligneux et dur, il renferme une unique graine de même forme que celle générale du fruit et de 4,5 à 6 cm de longueur, 3 à 3,5 cm de largeur et de 1 à 1,6 cm d'épaisseur ; environ 10% des fruits sont bien développés mais n'ont pas de graine (fig. A5-1 et A5-2 - voir Fournier 2003 ; Flores 2003). Le *Dipteryx panamensis* est considéré comme une « espèce clé-de-voûte », par la période de production des fruits (peu d'autres arbres portent des fruits au même moment) et leur quantité (voir Hanson et al. 2006). Il est aussi assez abondant, pour un arbre émergent, dans certaines régions comme celle de La Selva (Clark & Clark 1987).

Les consommateurs des fruits du *Dipteryx panamensis* sont classés en deux catégories (voir De Steven & Putz 1984). Le premier groupe est constitué des animaux qui ne consomment que l'épicarpe et le mésocarpe charnu et laissent l'endocarpe contenant la graine intacte, notamment parce qu'ils n'ont pas la capacité de le trouer pour atteindre la graine, comme quelques espèces de singes de la famille des Cebidae (Mammalia, Primates) (l'atèle de Geoffroy ou singe araignée aux mains noires *Ateles geoffroyi* Kuhl, le Capucin à face blanche *Cebus capucinus* Linnaeus et le hurleur à manteau *Allouata palliata* Gray), plusieurs espèces de chauves-souris frugivores de la famille des Phyllostomidae (*Artibeus*, *Carollia* et *Phyllostomus* spp. - Mammalia, Chiroptera), le rongeur paca (*Agouti paca* Linnaeus - Mammalia, Rodentia, Agoutidae) et le coati à nez blanc (*Nasua narica* Linnaeus - Mammalia, Carnivora, Procyonidae) (voir De Steven & Putz 1984 ; Forget 1993 ; Scott et al. 2001). Les chauves-souris frugivores peuvent être de bons disséminateurs des graines de *Dipteryx* en les emportant avec elles jusqu'à un endroit protégé où se suspendre, contrairement aux autres

¹³⁸ d.b.h. : pour l'anglais « diameter at breast height », c'est l'équivalent de la norme européenne du « diamètre à 1,3 m de hauteur (au-dessus du sol) »)



animaux qui consomment les fruits sur place (voir De Steven & Putz 1984 ; Forget 1993). Le second groupe est celui des granivores, comme les pécaris (*Tayassu* spp. - Mammalia, Artiodactyla, Tayassuidae) qui cassent ou ouvrent l'endocarpe dur ; trois rongeurs (Mammalia, Rodentia), l'agouti ponctué (*Dasyprocta punctata* Gray - Agoutidae), plusieurs écureuil dont l'écureuil à queue rouge (*Sciurus granatensis* Humboldt - Sciuridae) et un rat terrestre épineux (le *Proechimys semispinosus* Tomes - Echimyidae) ; et un oiseau (Aves), le grand ara vert (*Ara ambigua* Bechstein - Psittaciformes, Psittacidae), qui, eux, pratiquent juste une ouverture stratégique dans l'endocarpe dur pour en extraire la graine entière sans que les deux moitiés de l'endocarpe ne se séparent. Le trou fait dans l'endocarpe permet d'avoir accès à son intérieur laissé vide par le retrait de la graine. La cavité a la forme et la taille de la graine. Les traces laissées sur l'endocarpe sont caractéristiques de l'animal granivore. L'agouti ponctué ronge sur le côté, plus ou moins au milieu de l'endocarpe, au niveau de la fente entre les deux moitiés, la marque laissée dans l'endocarpe est en forme de croissant et le trou, d'ellipse de 1 à 2 cm de longueur (fig. A5-2) (voir Scott et al. 2001 ; obs. pers.). Les écureuils et le grand ara vert s'attaquent à l'un des bouts de l'endocarpe en « l'étêtant », mais les premiers laissent une marque irrégulière avec des traces de dents, alors que le second coupe de manière assez nette le bout avec son bec (fig. A5-1 et A5-2) (voir Scott et al. 2001 ; obs. pers.). Les agoutis font des réserves de graines en cachant les fruits qu'ils oublient parfois, contribuant ainsi, dans certaines conditions, à la dispersion des graines et au recrutement des plantules (transition de la graine à la plantule) (voir Steven & Putz 1984 ; Forget 1993 ; Scott et al. 2001 ; Hanson et al. 2006). Les vertébrés semblent être les seuls prédateurs des graines du *Dipteryx panamensis*, aucune prédation de la graine par des insectes n'a été observée (Steven & Putz 1984).

Le *Dipteryx panamensis* est un arbre assez abondant dans la station et réserve biologique La Selva au Costa Rica. L'extraction de la graine de son fruit par les granivores vertébrés libère l'espace interne protégé par l'endocarpe ligneux et le trou formé dans l'endocarpe permet d'avoir accès à cette cavité. De plus, l'endocarpe, avec ou sans la graine, peut rester deux ans et plus sur la litière (Hanson T. obs. pers. dans Hanson et al. 2006). L'endocarpe du *Dipteryx panamensis* peut donc être un site de nidification adéquat et usuel pour les fourmis de la litière qui y trouvent un bon espace interne protégé par une structure ligneuse dure.

La recherche des colonies de *Thaumatomyrmex*, effectuée en août-septembre 2004 dans la station et réserve biologique La Selva au Costa Rica (localité : La Selva-CostaRica - voir



détails dans le chapitre 2), a été concentrée sur l'examen des endocarpes, présents sur le sol, de *Dipteryx panamensis*. Cinq de ces arbres ont été repérés dans La Selva grâce aux cartes¹³⁹ fournies par Clark D.B.¹⁴⁰. Le premier, au point de départ des chemins STR et CES, soit STR0/CES0 (fig. A5-3) ; le deuxième et le troisième, respectivement, à 350 m et 700 m au NNO de STR0/CES0, aux points STR350 et STR700 ; le quatrième au point SOR800 à 950 m au SE de STR0/CES0 ; et le cinquième à 700 m au NO de STR0/CES0, au point CEN200¹⁴¹. Les quatre premiers arbres sont en zone d'agroforesterie abandonnée, le cinquième est en zone de forêt primaire. Les colonies de *Thaumatomyrmex* n'ont été trouvées que sous le premier arbre, STR0/CES0.

Des fruits dont il ne reste plus que les deux moitiés jointes de l'endocarpe ligneux, troué ou non, sont récoltés sous chaque arbre. La longueur et la largeur de l'endocarpe sont mesurées, ainsi que celles de chaque trou présent sur l'endocarpe. Les fruits sont classés en fonction des marques de prédation qu'ils présentent sur l'endocarpe.

L'endocarpe est ouvert en glissant une lame de couteau dans la fente entre les deux moitiés pour les séparer l'une de l'autre. Le contenu interne est vérifié, notamment la présence de la graine et de matières dans la cavité de l'endocarpe (vide, à moitié-rempli ou rempli de matières). Lorsque des fourmis sont présentes, la localisation de la colonie dans la cavité est notée ainsi que son stade de développement.

La récolte de ces endocarpes et l'examen de leur contenu a fait l'objet d'une étude qui ne sera pas présentée dans le cadre de cette thèse.

Au total, 719 endocarpes de *Dipteryx panamensis* ont été récoltés sous l'arbre STR0/CES0, leurs caractéristiques sont présentées dans le tableau A5-1.

Tableau A5-1. Classification des endocarpes récoltés sous l'arbre STR0/CES0, suivant les marques de prédation de vertébrés

Arbre	Types de marques de prédation sur l'endocarpe						Nombre total d'endocarpes récoltés
	Sans marque	Agouti	Ecureuil/Ara	Deux trous : Agouti et Ecureuil/Ara	Deux trous : Agouti et Agouti	Deux trous : Ecureuil/Ara et Ecureuil/Ara	
STR0/CES0	23 (3,2%)	591 (82,2%)	22 (3,1%)	8 (1,1%)	3 (0,4%)	72 (10,0%)	719

¹³⁹ Les cartes des populations d'arbres de La Selva ont été développées avec les fonds de la National Science Foundation under LTREB grant DEB-0129038 and the Andrew W. Mellon Foundation.

¹⁴⁰ Department of Biology, University of Missouri-St. Louis, St. Louis, Missouri, EUA et La Selva Biological Station, Puerto Viejo de Sarapiquí, Provincia Heredia, Costa Rica.

¹⁴¹ Carte sur le site : http://cro.ots.ac.cr/en/laselva/gis/laselva_gis/las_expo/new_landuse00_grid_poster4_100.jpg





Figure A5-1. Fruits de *Dipteryx panamensis* (arbre STR0/CES0) tout juste tombés (hormis ceux plus foncés en haut à droite) ayant encore l'épicarpe et le mésocarpe charnu ; deux fruits (flèches) ont été attaqué par un écureuil.



Figure A5-2. Fruits de *Dipteryx panamensis* (arbre STR0/CES0) tombés au sol depuis un certain temps et dont il ne reste que l'endocarpe ligneux. Pastilles : jaune : endocarpe complet sans marque d'attaque de vertébré ; blanches : endocarpes avec marques d'attaques d'agouti ponctué ; verte : endocarpes avec marques d'attaques du grand ara vert ; oranges : endocarpes avec marques d'attaques d'écureuil ; bleues : moitiés d'endocarpe avec la marque de l'emplacement de la graine.



Figure A5-3. Zone de récolte des endocarpes de l'arbre STR0/CES0 dont la base du tronc est en arrière plan.



Références bibliographiques :

386. Clark, D. B. & Clark, D. A. 1987. Population ecology and microhabitat distribution of *Dipteryx panamensis* a neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica*, 19, 236-244.
387. De Steven, D. & Putz, F. E. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in. Panama. *Oikos*, 43, 207-216.
388. Flower, E. M. 2003. Fruits. <http://www.rngr.net/Publications/ttsm/>. Tropical Tree Seed Manual - Part I - Technical Chapters - Chapter 1 Seed biology. pp. 48-62.
389. Forget, P.-M. 1993. Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. *Oecologia*, 94, 255-261.
390. Fournier, L. A. 2003. *Dipteryx panamensis* (Pittier) Record & Mell. <http://www.rngr.net/Publications/ttsm/>. Tropical Tree Seed Manual - Part II - Species Descriptions. pp. 446-448.
391. Hanson, T., Brunfeld, S. & Finegan, B. 2006. Variation in Seedling Density and Seed Predation Indicators for the Emergent Tree *Dipteryx panamensis* in Continuous and Fragmented Rain Forest. *Biotropica*, 38(6), 770-774.
392. Scott, R., Smith, S., Huxtable, N. & Noonan, K. 2001. Dipteryx Seed Predator Project. disponible à http://www.woodrow.org/teachers/esi/2001/CostaRica/la_selva1/seeds/index.html.



**ANNEXE 6 - TABLEAU RÉCAPITULATIF DES
RÉCOLTES DES NIDS DE HUIT ESPÈCES (DONT
UNE NON DÉTERMINÉE) DU GENRE
*Thaumatomyrmex***



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de huit espèces (dont une non déterminée) du genre *Thaumatomyrmex*

Les récoltes sont classées par espèces, puis par localité, puis par date, puis par « nid » ou « ancien nid ».

Légende :

Colonne « Code du nid »

AN : ancien nid

N : nid

T. sp.1 : *Thaumatomyrmex* sp.1

T. sp.2 : *Thaumatomyrmex* sp.2

T. contumax : *Thaumatomyrmex contumax* Kempf

T. mutilatus : *Thaumatomyrmex mutilatus* Mayr

T. sp.11 : *Thaumatomyrmex* sp.11

T. atrox : *Thaumatomyrmex atrox* Weber

T. ferox : *Thaumatomyrmex ferox* Mann

T. sp. : *Thaumatomyrmex* sp. (espèce non déterminée)

Il y a une alternance de cases blanches et grisées claires pour séparer les espèces successives.

Les cases grisées foncées indiquent un nid qui n'a pas été récolté dans le cadre de cette thèse.

* : marque les nids qui n'ont pas été pris en compte pour les calculs du nombre d'individus, les données de ces nids ne sont pas sûres, notamment parce que leur contenu a été examiné plusieurs jours après la récolte.

Colonne « Lieu de récolte »

Se référer à l'annexe 2 pour les détails sur les localités codifiées.

Colonne « V »

V : type de milieu (végétation). C : cacaoyère - F : forêt - Cr : cerrado - EV : espace vert - EV-Cr : espace vers dans une zone de cerrado

Colonne « Type de nid »

Les cases grisées indiquent que le nid a été trouvé dans une autre structure qu'une coquille d'escargot.

Colonne « Notes sur la structure »



Pour les structures autres que les coquilles d'escargot :

L : longueur

l : largeur

h : hauteur

O : diamètre de l'ouverture

Pour les coquilles d'escargot :

Les premières lettres représentent le morphotype de coquille, se référer à l'annexe 3 pour avoir les détails (tableau A3-3 et figure A3-1).

L : longueur

(O) YxY : ouverture, longueur x largeur

Vx : classe de volume

Ox : classe d'aire d'ouverture

Rx : classe de remplissage

Pour les classes de volumes, d'aires d'ouverture et de remplissage, se référer à l'annexe 3 pour avoir es détails.

Colonne D :

D : efficacité de la défense passive à base de trichomes de *Penicillata*.

- : aucune défense

+/- : défense plus ou moins efficace

+ : défense efficace

++ : défense très efficace

Colonne « ♀ » : nombre de femelles (♀) trouvées dans le nid.

Colonne « ♂ » : nombre de mâles (♂) trouvés dans le nid.

Colonne « Cp » :

x (x♀ + x♂ + xPN) : nombre de cocons pleins (avec une nymphe ou une prénymphe l'intérieur) trouvés dans le nid avec entre parenthèse la qualité des individus présents dans le cocon : « ♀ » femelles, « ♂ » mâles, « PN » prénymphe.

Colonne « L » : nombre de larves trouvées dans le nid.

Colonne « O » : nombre d'œufs trouvés dans le nid.

Colonne « Cv » : nombre de cocons vides trouvés dans le nid.

Pour toutes les colonnes, le « ? » indique que la donnée n'est pas connue.



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

Code du nid	Lieu de Récolte	V	Date	Type de Nid	Notes sur la structure	D	♀	♂	Cp	L	O	Cv
T. sp.1 AN1	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	10.ix.2001	Nid en terre de guêpe solitaire collé à la base d'un tronc d'arbre	(Lx1) 1,3x0,5 - (O) 0,3 dirigée vers le haut	+/-	Ancien nid					1
T. sp1 N1	Ilhéus-BA-Première	C	17.ix.2001	Coquille d'escargot	OS - (L) 3,9 - (O) ? - V2 - O2 - R1	+/-	7	0	3 (1♀+2PN)	4	0	5
T. sp1 N2	Ilhéus-BA-Première	C	18.ix.2001	Coquille d'escargot	P&Sspp - (L) 2 - (O) ? - V2 - O2 - R1	-	4	0	2 (?)	0	2	0
T. sp1 N3	Ilhéus-BA-Première	C	18.ix.2001	Coquille d'escargot	OS - (L) 3,8 - (O) ? - V2 - O2 - R1	+/-	2	0	1 (?)	0	0	20
T. sp1 N4	Ilhéus-BA-Première	C	18.ix.2001	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 1,9 - (O) ? - V2 - O1 - R1	+/-	2	0	0	1	0	0
T. sp1 N5	Ilhéus-BA-Première	C	18.ix.2001	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) ? - V2 - O2 - R1	-	2	0	0	0	0	5
T. sp1 N6	Ilhéus-BA-Première	C	25.ix.2001	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) ? - V2 - O2 - R1	++	4	1	3 (?)	5	0	17
T. sp1 N7	Ilhéus-BA-Première	C	26.ix.2001	Coquille d'escargot	OS - (L) 4,1 - (O) ? - V2 - O2 - R1	+/-	6	0	0	0	0	1
T. sp1 N8	Ilhéus-BA-Première	C	28.ix.2001	Coquille d'escargot	Rspp - (L) 3 - (O) ? - V2 - O4 - R1	++	5	0	2 (?)	4	0	4
T. sp1 N9	Ilhéus-BA-Première	C	28.ix.2001	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 2 - (O) ? - V2 - O1 - R1	+/-	1	0	2 (1♀ + 1PN)	0	0	0
T. sp1 N10	Ilhéus-BA-Première	C	28.ix.2001	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) ? - V2 - O2 - R1	+/-	4	0	2 (?)	0	0	5
T. sp1 N11	Ilhéus-BA-Première	C	29.ix.2001	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 1 - (O) ? - V1 - O1 - R2	+	0	0	0	0	3	0



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. sp1 N12	Ilhéus-BA-Première	C	8.x.2001	Coquille d'escargot	S&Rsp - (L) 1,5 - (O) ? - V1 - O1 - R1	-	1	0	0	0	0	2
T. sp1 N13	Ilhéus-BA-Première	C	8.x.2001	Coquille d'escargot	OS - (L) 3,9 - (O) ? - V2 - O2 - R1	++	4	0	4 (?)	3	3	4
T. sp1 N14	Ilhéus-BA-Première	C	11.x.2001	Coquille d'escargot	S&Rsp - (L) 1,5 - (O) ? - V1 - O1 - R1	-	1	0	1	0	0	0
T. sp1 N15	Ilhéus-BA-Première	C	30.iii.2002	Coquille d'escargot	ME - (L) 5 - (O) ? - V4 - O5 - R1 - 3 cocons vides d'une autre Ponerinae	+	9	2	5 (2♀ + 3♂)	3	2	16
T. sp1 N16	Ilhéus-BA-Première	C	4.iv.2002	Coquille d'escargot	Rsp - (L) 4 - (O) ? - V2 - O5 - R1	-	4	0	0	2	3	2
T. sp1 N17	Ilhéus-BA-Première	C	8.iv.2002	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 2,5 - (O) ? - V1 - O1 - R1	++	3	0	2 (2PN)	0	0	0
T. sp1 N18	Ilhéus-BA-Première	C	8.iv.2002	Coquille d'escargot	S&Rsp - (L) 2 - (O) ? - V2 - O1 - R1	Coquilles laissée sur le terrain et non retrouvée sur le lieu marqué						
T. sp1 N19	Ilhéus-BA-Première	C	8.iv.2002	Coquille d'escargot	OS - (L) 3,5 - (O) ? - V2 - O2 - R1 - coquilles laissée sur le terrain	Coquilles laissée sur le terrain et non retrouvée sur le lieu marqué						
T. sp1 N20	Ilhéus-BA-Première	C	24.iv.2002	Coquille d'escargot	Rsp - (L) 3,8 - (O) ? - V2 - O4 - R1	++	4	0	4 (3♀ + 1PN)	4	4	21
T. sp1 N21	Ilhéus-BA-Première	C	24.iv.2002	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 4 - (O) ? - V1 - O1 - R1	-	2	0	0	0	0	0
T. sp1 N22	Ilhéus-BA-Première	C	24.iv.2002	Coquille d'escargot	OS - (L) 3,5 - (O) ? - V2 - O2 - R1	-	2	0	0	0	0	0
T. sp1 N23	Ilhéus-BA-Première	C	24.iv.2002	Coquille d'escargot	Rsp - (L) 6 - (O) ? - V2 - O7 - R1	-	3	0	3 (3♀)	2	1	1
T. sp1 N24	Ilhéus-BA-Première	C	29.iv.2002	Coquille d'escargot	Rsp - (L) 2,1 - (O) ? - V2 - O2 - R1	+/-	3	0	1 (1♀)	0	0	0
T. sp1 N25	Ilhéus-BA-Première	C	3.v.2002	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 4 - (O) ? - V1 - O1 - R1	++	3	0	0	0	0	24
T. sp1 N26	Ilhéus-BA-Première	C	6.v.2002	Coquille d'escargot	ME - (L) 6 - (O) ? - V4 - O6 - R1 - 1 cocon vide d'une autre Ponerinae	+	4	0	3 (1♀ + 2♂)	6	0	6



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. sp1 N27	Ilhéus-BA-Première	C	6.v.2002	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 4,8 - (O) ? - V2 - O1 - R1	+	6	1	1 (?)	1	0	11
T. sp1 N28	Ilhéus-BA-Première	C	3.vii.2002	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 4 - (O) ? - V3 - O3 - R1	+	3	0	0	1	4	2
T. sp1 N29	Ilhéus-BA-Première	C	3.vii.2002	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 2 - (O) ? - V2 - O1 - R1	-	4	0	0	0	1	2
T. sp1 N30	Ilhéus-BA-Première	C	3.vii.2002	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 2 - (O) ? - V2 - O1 - R1	++	4	0	1 (♂)	0	4	21
T. sp1 N31	Ilhéus-BA-Première	C	3.vii.2002	Coquille d'escargot	8 - (L) 3 - (O) ? - V2 - O1 - R1	-	3	0	1 (?)	0	2	2
T. sp1 N32	Ilhéus-BA-Première	C	4.vii.2002	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) ? - V2 - O2 - R1	+/-	3	0	0	0	2	2
T. sp1 N33	Ilhéus-BA-Première	C	4.vii.2002	Coquille d'escargot	OS - (L) 3,8 - (O) ? - V2 - O2 - R1	-	3	0	0	0	2	3
T. sp1 N34	Ilhéus-BA-Première	C	24.ii.2003	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 2,5 - (O) ? - V2 - O2 - R1	++	3	1	4 (3♀ + 1♂)	11	5	3
T. sp1 N35	Ilhéus-BA-Première	C	12.vi.2006	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 0,9 - (O) 0,6x0,5 - V1 - O2 - R1	++	1	0	1 (1♀)	0	2	0
T. sp1 AN2	Ilhéus-BA-Première	C	18.ix.2001	Coquille d'escargot	Rspp - (L) 4 - (O) ? - V2 - O5 - R1	+/-	Ancien nid					0
T. sp1 AN3	Ilhéus-BA-Première	C	21.ix.2001	Coquille d'escargot	Rspp - (L) (moitié de coquille) - (O) ? - V2 - O4 - R1	+/-	Ancien nid					0
T. sp1 AN4	Ilhéus-BA-Première	C	26.ix.2001	Coquille d'escargot	P&Sspp - (L) 3 - (O) ? - V2 - O3 - R1	+/-	Ancien nid					1
T. sp1 AN5	Ilhéus-BA-Première	C	26.ix.2001	Coquille d'escargot	P&Sspp - (L) 3,5 - (O) ? - V3 - O4 - R1	+/-	Ancien nid					4
T. sp1 AN6	Ilhéus-BA-Première	C	29.ix.2001	Coquille d'escargot	Rspp - (L) 3,5 - (O) ? - V2 - O4 - R2	+/-	Ancien nid					4
T. sp1 AN7	Ilhéus-BA-Première	C	29.ix.2001	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 3 - (O) ? - V2 - O3 - R2	+/-	Ancien nid					0
T. sp1 AN8	Ilhéus-BA-Première	C	8.iv.2002	Coquille d'escargot	Rspp - (L) 3 - (O) ? - V2 - O4 - R1	+/-	Ancien nid					3



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. sp1 AN9	Ilhéus-BA-Première	C	3.v.2002	Coquille d'escargot	Rsp - (L) 1 - (O) ? - V1 - O1 - R1	+/-	Ancien nid					2
T. sp1 N36	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	C	13.v.2002	Coquille d'escargot	OS - (L) 2 - (O) ? - V1 - O1 - R2	+	6	1	0	0	0	1
T. sp1 N37*	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	C	13.v.2002	Coquille d'escargot	ME - (L) 6 - (O) ? - V5 - O7 - R1 - Usurpation de la coquille par sept ouvrières d' <i>Anochetus simoni</i> Emery	-	4	0	1 (1♀)	0	0	3
T. sp1 N38	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	C	20.v.2002	Coquille d'escargot	S&Rsp - (L) 4,2 - (O) ? - V4 - O5 - R2	+	7	0	1	2	1	4
T. sp1 N39	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	C	20.v.2002	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) ? - V2 - O2 - R1	+/-	6	0	0	0	0	3
T. sp1 N40	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	C	22.v.2002	Coquille d'escargot	P&Ssp - (L) 2,5 - (O) ? - V2 - O2 - R2	+/-	4	0	1 (1♀)	1	0	2
T. sp1 N41	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	C	24.v.2002	Coquille d'escargot	ME - (L) 5 - (O) ? - V4 - O4 - R2	+	4	0	0	0	0	6
T. sp1 N42	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	C	24.v.2002	Coquille d'escargot	ME - (L) 5,2 - (O) ? - V4 - O5 - R2	++	5	0	0	0	2	2
T. sp1 N43	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	C	5.vi.2002	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) ? - V2 - O2 - R1	++	3	0	0	0	0	4
T. sp1 N44	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	C	5.vi.2002	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) ? - V2 - O2 - R2 - 5 cocons vides d'une autre Ponerinae	-	0	0	1 (1♀)	0	0	1
T. sp1 N45	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	C	5.vi.2002	Coquille d'escargot	S&Rsp - (L) 2 - (O) ? - V1 - O1 - R2	++	4	0	2 (2♀)	2	4	7
T. sp1 N46	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	C	5.vi.2002	Coquille d'escargot	S&Rsp - (L) 2 - (O) ? - V1 - O1 - R2	++	4	0	1	0	1	4
T. sp1 N47	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	C	10.vi.2002	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) ? - V2 - O2 - R2	+	6	0	1	1	1	5
T. sp1 N48	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	C	10.vi.2002	Coquille d'escargot	S&Rsp - (L) 2 - (O) ? - V1 - O1 - R1	+	5	0	0	0	3	2
T. sp1 N49	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	C	10.vi.2002	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) ? - V2 - O2 - R2	+	5	0	1 (1♀)	1	1	11



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. sp1 N50	Ihéus-BA-Typhlo-meire	C	12.vi.2002	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) ? - V2 - O2 - R1	++	5	0	2 (1♂ + 1PN)	2	4	25
T. sp1 N51	Ihéus-BA-Typhlo-meire	C	12.vi.2002	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) ? - V2 - O2 - R1	+/-	4	0	0	0	4	2
T. sp1 N52	Ihéus-BA-Typhlo-meire	C	14.vi.2002	Coquille d'escargot	P&Sspp - (L) 2 - (O) ? - V2 - O2 - R2	-	2	0	0	0	0	1
T. sp1 N53	Ihéus-BA-Typhlo-meire	C	14.vi.2002	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 4 - (O) ? - V3 - O4 - R2	Coquille laissée sur le terrain et non retrouvée sur le lieu marqué						
T. sp1 N54	Ihéus-BA-Typhlo-meire	C	2.vii.2002	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 3 - (O) ? - V2 - O3 - R2	+/-	4	0	0	0	1	1
T. sp1 N55	Ihéus-BA-Typhlo-meire	C	2.vii.2002	Coquille d'escargot	Hspp - (L) 1 - (O) ? - V1 - O1 - R1	+	3	0	0	0	2	0
T. sp1 N56	Ihéus-BA-Typhlo-meire	C	2.vii.2002	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) ? - V2 - O2 - R2	+/-	7	0	0	0	1	14
T. sp1 N57	Ihéus-BA-Typhlo-meire	C	2.vii.2002	Coquille d'escargot	P&Sspp - (L) 4 - (O) ? - V4 - O5 - R2	+	3	0	0	2	3	2
T. sp1 N58	Ihéus-BA-Typhlo-meire	C	8.vii.2002	Coquille d'escargot	P&Sspp - (L) 4 - (O) ? - V4 - O5 - R2	+/-	9	0	0	0	3	10
T. sp1 N59	Ihéus-BA-Typhlo-meire	C	8.vii.2002	Coquille d'escargot	OS - (L) 2,5 - (O) ? - V1 - O1 - R2	+/-	3	0	0	2	1	27
T. sp1 N60	Ihéus-BA-Typhlo-meire	C	28.iii.2003	Coquille d'escargot	P&Sspp - (L) 3 - (O) ? - V2 - O3 - R1	+	2	0	0	0	2	4
T. sp1 N61	Barrolândia -BA - Col. Lacau S. & Ramos-Lacau L.S.	F	13-18.x.2002	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 3 - (O) ? - V1 - O1 - R2	?	4	0	1 (?)	0	0	3
T. sp1 N62	Barrolândia -BA	F	29.viii.2003	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 9,5 - (O) ? - V2 - O4 - R2	++	3	1	1 (?)	1	3	?
T. sp1 N63	Barrolândia -BA	F	29.viii.2003	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 8 - (O) ? - V2 - O4 - R3	-	1	0	4 (?)	0	0	?



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. sp1 N64	Barrolândia -BA	F	29.viii.2003	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 10 - (O) ? - V2 - O4 - R2	-	0	0	1 (1♀)	2	3	0
T. sp1 N65	Itambé-BA-OO	F	25.vi.2004	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 5 - (O) ? - V1 - O1 - R1	++	coquille non ouverte					
T. sp1 N66	Itambé-BA-OO	F	25.vi.2004	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 4 - (O) ? - V1 - O1 - R1	+	2	0	0	0	0	0
T. sp1 AN10	Itambé-BA-OO	F	25.vi.2004	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 4,3 - (O) 1x0,6 - V1 - O1 - R1	++	Ancien nid					1
T. sp1 AN11	Itambé-BA-OO	F	25.vi.2004	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 4,5 - (O) 0,9x0,6 - V1 - O1 - R2	++	Ancien nid					1
T. sp1 N67	Itambé-BA-OO	F	07.v.2005	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 4 - (O) ? - V1 - O1 - R1	-	2	0	0	0	0	1
T. sp1 N68	Itambé-BA-OO	F	07.v.2005	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 3,5 - (O) ? - V1 - O1 - R1	++	3	0	0	3	5	2
T. sp1 AN12	Itambé-BA-OO	F	07.v.2005	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 3,3 - (O) ? - V1 - O1 - R1	+	Ancien nid					0
T. sp1 AN13	Itambé-BA-OO	F	07.v.2005	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 4,1 - (O) - V1 - O1 - R1	+	Ancien nid					2
T. sp1 AN14	Itambé-BA-OO	F	07.v.2005	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 5,6 - (O) - V2 - O2 - R1	++	Ancien nid					0
T. sp1 N69	Itambé-BA-OO	F	20.viii.2006	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 4,5 - (O) ? - V1 - O1 - R1	++	2	0	2 (2♀)	3	2	3
T. sp1 N70	Itambé-BA-OO	F	20.viii.2006	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 4,5 - (O) ? - V1 - O1 - R1	++	2	0	0	4	3	1
T. sp1 N71	Itambé-BA-OO	F	20.viii.2006	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 3,8 - (O) ? - V1 - O1 - R1	++	1	0	0	1	0	0
T. sp1 N72	Itambé-BA-OO	F	20.viii.2006	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 4 - (O) ? - V1 - O1 - R1	++	6	0	0	3	3	7



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. sp1 N73	Itambé-BA-OO	F	20.viii.2006	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 4 - (O) ? - V1 - O1 - R1	++	4	0	2 (2♀)	3	3	3
T. sp1 N74	Itambé-BA-OO	F	20.viii.2006	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 3,7 - (O) ? - V1 - O1 - R1	++	3	0	0	1	3	5
T. sp1 N75	Itambé-BA-OO	F	20.viii.2006	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 4,3 - (O) ? - V1 - O1 - R1	++	3	0	1 (1♀)	2	1	2
T. sp1 N76	Itambé-BA-OO	F	20.viii.2006	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 1,7 - (O) ? - V1 - O1 - R1	++	coquille non ouverte					
T. sp1 AN15	Itambé-BA-OO	F	20.viii.2006	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 5 - (O) 0,8x0,4 - V2 - O1 - R1	+/-	Ancien nid					1
T. sp1 N77	Itambé-BA-MG	F	24.xii.2006	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 4 - (O) ? - V1 - O1 - R2	++	2	0	0	0	2	3
T. sp1 N78	Itambé-BA-OO	F	07.iv.2007	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 4,3 - (O) ? - V1 - O1 - R2	++	4	0	0	0	4	6
T. sp1 N79	Itambé-BA-OO	F	07.iv.2007	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 3,5 - (O) ? - V1 - O1 - R1	-	6	0	0	1	0	0
T. sp1 N80	Itambé-BA-OO	F	07.iv.2007	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 4,6 - (O) ? - V1 - O1 - R1	++	4	0	5 (♀)	3	5	0
T. sp1 N81	Itambé-BA-OO	F	07.iv.2007	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 2,4 - (O) ? - V1 - O1 - R1	++	coquille non ouverte					
T. sp1 AN16	Itambé-BA-OO	F	07.iv.2007	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 3,3 - (O) 0,7x0,5 - V1 - O1 - R1 - colonie de <i>W. auropunctata</i>	-	Ancien nid					2
T. sp1 AN17	Itambé-BA-OO	F	07.iv.2007	Coquille d'escargot	Bsp - (L) 2,8 - (O) 0,8x0,2 - V1 - O1 - R1	+/-	Ancien nid					5
T. sp1 N82	Itambé-BA-OO	F	09.ix.2007	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 3,5 - (O) 0,6x0,4 - V1 - O1 - R1	+	2	0	1	3	0	1



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. sp1 N83	Itororó-BA - Col. Ramos-Lacau L.S.	F	17.x.2004	Coquille d'escargot	Asp - (L) 1,9 - (O) 0,9x0,9 - V1 - O1 - R1	+	7	0	6 (6♀)	6	3	8
T. sp1 N84	Itororó-BA	F	17.x.2004	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 1,5 - (O) 0,5x0,6 - V1 - O1 - R1	-	3	0	5 (3♀ + ?)	4	12	2
T. sp1 AN18	Itororó-BA	F	17.x.2004	Coquille d'escargot	Bsp - (L) 3,1 - (O) 1x0,3 - V1 - O1 - R1	-	Ancien nid					1
T. sp1 AN19	Itororó-BA	F	17.x.2004	Coquille d'escargot	Rspp - (L) 3,6 - (O) 1,9x1,1 - V3 - O4 - R2	++	Ancien nid					48
T. sp1 N85	Brésil - BA - Ilhéus - CEPEC/CEPLAC -col. Zinck L.	C	27.i.2005	Nid en terre de guêpe solitaire à l'intérieur d'une coquille d'escargot	MG - (L) 11 - (O) 6x4,8 - V5 - O7 - R2	-	2	0	3 (1♀ + 2♂)	3	4	1
T. sp1 N86	Ilhéus-BA-CEPEC-Sol	C	14.iii.2005	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 2 - (O) 0,7x0,7 - V2 - O2 - R1	-	2	0	0	0	0	0
T. sp1 N87	Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina	C	05.v.2005	Coquille d'escargot	LC - (L) 2,1 - (O) 1x0,7 - V1 - O1 - R1	+	2	0	4	13	11	0
T. sp1 N88	Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina	C	05.v.2005	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 2 - (O) 0,8x0,7 - 1V - 1O - 1R	++	1	0	2	0	10	0
T. sp1 N89	Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina	C	05.v.2005	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 1,8 - (O) 0,7x0,6 - V2 - O1 - R1	++	1	0	0	1	18	1
T. sp1 N90	Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina	C	05.v.2005	Coquille d'escargot	OS - (L) 4,1 - (O) 2,1x0,7 - V2 - O2 - R2	+/-	4	0	2	11	10	2
T. sp1 N91	Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina	C	05.v.2005	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) 2x0,7 - V2 - O2 - R1	++	2	0	3	2	3	0
T. sp1 N92	Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina	C	05.v.2005	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 2 - (O) 0,7x0,7 - V2 - O2 - R1	+/-	3	0	1	2	5	0
T. sp1 N93	Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina	C	05.v.2005	Coquille d'escargot	Hspp - (L) 1 - (O) 0,4x0,4 - V1 - O1 - R1	+	2	0	1	4	0	0



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. sp1 N94	Ihéus-BA-CEPEC-Erythrina	C	05.v.2005	Coquille d'escargot	LC - (L) 2,4 - (O) 0,9x0,8 - V1 - O1 - R1	++	2	0	6 (6♀)	2	3	7
T. sp1 AN20	Ihéus-BA-CEPEC-Erythrina	C	05.v.2005	Coquille d'escargot	Hspp - (L) 1 - (O) 0,4x0,4 - V1 - O1 - R1	-	Ancien nid				0	
T. sp1 N95*	Ihéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Cavité dans la terre dans une coquille d'escargot	MG - (L) 12 - (O) 5,8x3,8 - V5 - O7 - R3	?	2	0	2 (?)	1	3	1
T. sp1 N96*	Ihéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) 1,8x0,5 - V2 - O2 - R1	+/-	1	0	1 (?)	0	0	0
T. sp1 N97*	Ihéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	LC - (L) 2 - (O) - V1 - O1 - R1	++	2	0	1 (1♂)	0	0	0
T. sp1 N98*	Ihéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	LC - (L) 2 - (O) 1x0,6 - V1 - O1 - R1	++	1	0	2 (?)	0	0	0
T. sp1 N99*	Ihéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	Hspp - (L) 1,2 - (O) 0,5x0,5 - V1 - O1 - R1	-	1	0	0	0	0	0
T. sp1 N100*	Ihéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	LS - (L) 2 - (O) - V1 - O1 - R1	-	1	0	0	0	0	0
T. sp1 N101*	Ihéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 2 - (O) ? - V2 - O2 - R1	++	6	0	2 (?)	0	0	0
T. sp1 N102*	Ihéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	LC - (L) 2,3 - (O) ? - V1 - O1 - R1	+	6	0	0	0	0	1
T. sp1 N103*	Ihéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	Hspp - (L) 1,2 - (O) 0,5x0,5 - V1 - O1 - R1	-	1	0	0	0	0	0
T. sp1 N104*	Ihéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	OS - (L) 3,8 - (O) 2,2x0,7 - V2 - O2 - R1	++	9	1	3 (?)	0	0	10



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. sp1 N105*	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	Hspp - (L) 1 - (O) 0,4x0,4 - V1 - O1 - R1	+	2	0	1 (?)	0	0	0	
T. sp1 N106*	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	LC - (L) 2,1 - (O) 0,9x0,5 - V1 - O1 - R1	++	7	1	2 (?)	0	0	0	
T. sp1 N107*	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 1,4 - (O) 0,7x0,5 - V1 - O1 - R1	+	5	0	2 (?)	0	0	0	
T. sp1 N108*	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	Hspp - (L) 1,1 - (O) 0,4x0,4 - V1 - O1 - R1	+/-	1	0	0	1	2	0	
T. sp1 N109*	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	LC - (L) 1,7 - (O) 0,7x0,4 - V1 - O1 - R1	+/-	7	0	2 (?)	0	0	4	
T. sp1 N110*	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	LC - (L) 1,3 - (O) 0,6x0,4 - V1 - O1 - R1	-	1	0	0	0	0	0	
T. sp1 N111	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	14.vi.2006	Coquille d'escargot	LC - (L) 2 - (O) ? - V1 - O1 - R1	-	1	0	0	0	0	0	M1
T. sp1 N112	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	14.vi.2006	Coquille d'escargot	LC - (L) 2,1 - (O) 0,9x0,6 - V1 - O1 - R1	-	1	0	0	0	1	0	M2
T. sp1 N113	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	14.vi.2006	Coquille d'escargot	LC - (L) 2 - (O) ? - V1 - O1 - R1	+	1	0	0	0	4	0	M3
T. sp1 N114	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	14.vi.2006	Coquille d'escargot	Hsp - (L) 1,1 - (O) 0,5x0,5 - V1 - O1 - R1	++	3	0	0	4	7	2	M6
T. sp1 N115	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	14.vi.2006	Coquille d'escargot	S&Rspp - (L) 2,2 - (O) ? - V1 - O1 - R1	+	3	0	1 (1♀)	3	11	1	M7
T. sp1 N116	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	14.vi.2006	Coquille d'escargot	Hsp - (L) 1 - (O) 0,4x0,4 - V1 - O1 - R1	-	1	0	0	0	2	0	M8
T. sp1 N117	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	14.vi.2006	Coquille d'escargot	Hsp - (L) 1,3 - (O) ? - V1 - O1 - R1	++	2	1	2 (2♂)	8	7	1	M9



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. sp1 AN21	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	14.vi.2006	Coquille d'escargot	LC - (L) 2,3 - (O) ? - V1 - O1 - R2	++	Ancien nid				7	M4
T. sp1 AN22	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	14.vi.2006	Coquille d'escargot	LC - (L) 2 - (O) ? - V1 - O1 - R1	-	Ancien nid				0	M5
T. sp1 AN23	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	14.vi.2006	Coquille d'escargot	S&Rsp - (L) 1,4 - (O) 0,6x0,5 - V1 - O1 - R1	+	Ancien nid				2	M10
T. sp1 AN24	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	14.vi.2006	Coquille d'escargot	Hsp - (L) 1 - (O) ? - V1 - O1 - R1	-	Ancien nid				1	M11
T. sp1 N118	Buerarema-BA	F	20.iii.2006	Coquille d'escargot	LS - (L) 2,1 - (O) 0,8x0,5 - V1 - O1 - R1	++	5	0	1	2	0	4
T. sp1 N119	Buerarema-BA	F	20.iii.2006	Coquille d'escargot	LS - (L) 2 - (O) 0,8x0,5 - V1 - O1 - R1	++	16	0	2	1	0	?
T. sp1 N120	Buerarema-BA	F	20.iii.2006	Coquille d'escargot	OS - (L) 3,8 - (O) 1,8x0,4 - V2 - O2 - R2	++	3	0	0	1	5	0
T. sp1 AN25	Buerarema-BA	F	20.iii.2006	Coquille d'escargot	S&Rsp - (L) 1,5 - (O) 0,6x0,5 - V1 - O1 - R2	+	Ancien nid				0	
T. sp.1 Santos P.P.7*	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H - Col. Santos P.P. (voir Santos et al. 2007c) - 7	C	04.iv.2007	Fragment de termitière de <i>Nasutitermes</i> sp. sur la litière	(Lxlxh) 50x50x44	?	3	Seuls les adultes ont été pris				
T. sp.1 Santos P.P.13*	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H - Col. Santos P.P. (voir Santos et al. 2007c) - 13	C	04.v.2007	Fragment de termitière de <i>Nasutitermes</i> sp. sur la litière	(Lxlxh) 53x53x66	?	2	Seuls les adultes ont été pris				



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. sp.1 Santos P.P.22*	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H - Col. Santos P.P. (voir Santos et al. 2007c) - 22	C	04.v.2007	Fragment de termitière de <i>Nasutitermes</i> sp. sur la litière	(Lxlxh) 71x71x79	?	?	Seuls les adultes ont été pris				
T. sp1 N121	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H'	C	10.vii.2007	Coquille d'escargot	LC - (L) 1,6 - (O) 0,6x0,4 - V1 - O1 - R1	-	1	1	1	3	0	0
T. sp1 N122	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H'	C	12.vii.2007	Coquille d'escargot	Lsp - (L) 1 - (O) 0,5x0,4 - V1 - O1 - R1	+	2	0	0	2	4	1
T. sp1 N123	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H'	C	12.vii.2007	Coquille d'escargot	LC - (L) 2,3 - (O) 0,8x0,8 - V1 - O1 - R1	+	1	0	0	0	0	1
T. sp1 N124	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H'	C	12.vii.2007	Coquille d'escargot	S&Rsp - (L) 2,1 - (O) 0,8x0,8 - V1 - O1 - R2	+	3	0	0	4	2	2
T. sp1 N125	Almadina-BA	F	18.ii.2008	Coquille d'escargot	P&Sspp - (L) 3,5 - (O) ? - V4 - O5 - R1	+	4	0	4 (2♀ + ?)	3	4	2
T. sp1 N126	Almadina-BA	F	18.ii.2008	Coquille d'escargot	P&Sspp - (L) 3,8 - (O) ? - V4 - O5 - R1	+	4	0	7 (5♀ + ?)	9	12	3
T. sp1 N127	Itapetinga-BA	F	22.v.2008	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 3,8 - (O) ? - V1 - O1 - R1	+	4	0	2 (2♀)	1	1	2
T. sp2 N1	Brésil, BA, Maraú, Região Ambuba - 493733E/8430740N - col. Alves H.S.R.	F	25.vii.2006	Coquille d'escargot	P&Sspp - (L) 2,4 - (O) 1x0,9 - V2 - O2 - R1	/	2	0	1 (1♀)	2	2	1
T. sp2 N2	Ubaitaba-BA - col. Santos, J.R.M.& Carmo J.C.S.	C	08.x.2007	Coquille d'escargot	P&Sspp - (L) 2,5 - (O) 1,1x1,0 - V2 - O2 - R1	+/-	1	0	1 (1♀)	4	0	0
T. sp2 N3	Itacaré-BA - col. Santos, J.R.M.& Carmo J.C.S.	F	09.x.2007	Coquille d'escargot	Lspp - (L) 2 - (O) 0,8x0,4 - V1 - O1 - R1	+	3	0	3 (2♀ + 1PN)	3	1	2



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. sp2 N4	Itacaré-BA - col. Santos, J.R.M.& Carmo J.C.S.	F	27.xi.2007	Coquille d'escargot	Lspp - (L) 2,4 - (O) 1x0,5 - V1 - O1 - R1	++	3	0	2 (1♀ + 1♂)	0	0	0
T. contumax Brandão et al. 1991*	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - Col. Diniz J.L.M	C	25.xi.1988	A la base d'une feuille de bromélia tombée sur le sol	?	?	3	1	2 (2♀)	3	0	?
T. contumax Delabie et al. 2000*	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire E - Fresneau D. (voir Delabie et al. 2000)	C	x.1995	Nid en terre de guêpes solitaire sur la litière	?	?	1	0	5 (3♀ + 2♂)	0	0	?
T. contumax N1	Ilhéus-BA-Première	C	25.ix.2001	Coquille d'escargot	MGJ - (L) 5,8 - (O) ? - V5 - O7 - R1	+	9	1	0	3	3	24
T. contumax N2	Ilhéus-BA-Première	C	7.x. 2001	Coquille d'escargot	MGJ - (L) 4,3 - (O) ? - V4 - O7 - R1	+/-	1	0	0	0	3	?
T. contumax N3	Ilhéus-BA-Première	C	8.x. 2001	Coquille d'escargot	Rsp - (L) 4 - (O) ? - V2 - O5 - R1	(-)	1	0	0	1	3	0
T. contumax N4	Ilhéus-BA-Première	C	30.iii.2002	Coquille d'escargot	MGJ - (L) 3,8 - (O) ? - V3 - O6 - R1	+/-	2	0	2 (♀)	5	4	2
T. contumax N5	Ilhéus-BA-Première	C	9.iv. 2002	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) ? - V2 - O2 - R1	+	2	1	3 (2♀ + 1♂)	4	6	2
T. contumax N6	Ilhéus-BA-Première	C	29.iv.2002	Coquille d'escargot	OS - (L) 3,8 - (O) ? - V2 - O2 - R1	+	1	0	0	0	0	1
T. contumax AN1	Ilhéus-BA-Première	C	6.v.2002	Coquille d'escargot	Rsp - (L) 3 - (O) ? - V2 - O4 - R3	+/-	Ancien nid					0
T. contumax AN2	Ilhéus-BA-Première	C	24.iv.2002	Coquille d'escargot	Rsp - (L) 4 - (O) ? - V2 - O5 - R2	+	Ancien nid					6



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. contumax AN3	Ilhéus-BA-Première	C	6.v.2002	Coquille d'escargot	MGJ - (L) 5,3 - (O) ? - V5 - O7 - R1	+/-	Ancien nid					0
T. contumax AN4	Ilhéus-BA-Première	C	3.vii.2002	Coquille d'escargot	MGJ - (L) 6 - (O) ? - V5 - O7 - R1	+/-	Ancien nid					0
T. contumax AN5	Ilhéus-BA-Typhlo-meire	C	5.vi.2002	Coquille d'escargot	MG - (L) 10 - (O) ? - V5 - O7 - R1 - une colonie d' <i>Anochetus simoni</i> Emery à l'intérieur	-	Ancien nid - 1 cadavre de femelle					10
T. contumax N7	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H'	C	07.iv.2003	Fragment de termitière de <i>Nasutitermes</i> sp. sur la litière	(Lxlxh) 30x25x15 - plusieurs chambre avec des trichomes, elles sont à quelques centimètres de profondeur	+/-	2	0	2 (2♀)	1	3	0
T. contumax AN6	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H'	C	07.iv.2003	Fragment de termitière de <i>Nasutitermes</i> sp. sur la litière	(Lxlxh) 55x50x45 - plusieurs chambre avec des trichomes dont les accès sont bouchés par un ensemble de trichomes et de cocons vides, elles sont à quelques centimètres de profondeur	+	Ancien nid					18
T. contumax N8	Brésil - BA - Ilhéus - CEPEC/CEPLAC (aire G)	C	10.iv.2003	Coquille d'escargot	MG - (L) 11 - (O) ? - V5 - O7 - R1	?	4	1	3 (?)	3	0	1
T. contumax N9	Itororó-BA	F	17.x.2004	Coquille d'escargot	ME - (L) 5,4 - (O) 3,3x2,2 - V4 - O6 - R2	+/-	2	0	0	4	1	3
T. contumax N10	Itororó-BA	F	17.x.2004	Coquille d'escargot	MG - (L) 11 - (O) 5,5x4,5 - V5 - O7 - R2	+/-	2	0	0	0	0	0
T. contumax N11	Itororó-BA	F	17.x.2004	Coquille d'escargot	MG - (L) 10 - (O) 5,8x4 - V5 - O7 - R1	++	3	0	0	3	1	0
T. contumax AN7	Itororó-BA	F	17.x.2004	Coquille d'escargot	MG - (L) 8 - (O) ? - V5 - O7 - R1	++	Ancien nid					4



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. contumax AN8	Itororó-BA	F	17.x.2004	Coquille d'escargot	MG - (L) 8,5 - (O) 5,2x3,2 - V5 - O7 - R2	++	Ancien nid					5	
T. contumax AN9	Itororó-BA	F	17.x.2004	Coquille d'escargot	Asp - (L) 2,6 - (O) 1x1 - V2 - O2 - R2	++	Ancien nid (un gastre et un thorax de femelle)					3	
T. contumax N12	Brésil - BA - Ilhéus - CEPEC/CEPLAC - col. Zinck L.	C	27.i.2005	Coquille d'escargot	MG - (L) 10 - (O) 5,3x3,3 - V5 - O7 - R2 - Un nid en terre de guêpe solitaire à l'intérieur	+	7	1	1 (1♂)	0	2	51	
T. contumax N13	Ilhéus-BA-CEPEC-Sol	C	14.iii.2005	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) 2x0,5 - V2 - O2 - R2	+	1	0	0	2	4	0	
T. contumax N14	Ilhéus-BA-CEPEC-Sol	C	14.iii.2005	Fragment de termitière de <i>Nasutitermes</i> sp. sur la litière	(Lxlxh) 30x30x35 - les 2 nids sont à quelques centimètre de profondeur et ils sont éloignés l'un de l'autre d'une vingtaine de centimètre, pour les deux, des touffes de trichomes bouchent l'entrée d'une cavité de 3 chambres de quelques centimètres de côtés	+	1	0	2	3	3	0	
T. contumax N15	Ilhéus-BA-CEPEC-Sol	C				+	1	0	1	1	0	0	
T. contumax N16*	BRASIL - BA - Itabepi - Fazenda Palmital - Mata mesofila altomontana encima de cresta da serra - col. Mariano Neto E.	C	14.iii.2005	Coquille d'escargot	MG - (L) 10,3 - (O) 6x4,4 - V5 - O7 - R1	+	2	Coquille ouverte plusieurs jours après la récolte, les femelles ont sans doute mangé leur couvain					7
T. contumax N17*	Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina	C	05.v.2005	Coquille d'escargot	Rspp - (L) 3,6 - (O) 1,6x1,5 - V3 - O4 - R1	+	2	0	2	3	4	0	



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. contumax N18*	Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina	C	05.v.2005	Coquille d'escargot	MG - (L) 11 - (O) ? - V5 - O7 - R1	+/-	1	0	0	0	2	0
T. contumax N19*	Ilhéus-BA-CEPEC-Erythrina	C	05.v.2005	Coquille d'escargot	MG - (L) 11 - (O) ? - V5 - O7 - R1	++	3	0	0	2	0	?
T. contumax N20*	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	MG - (L) 11,5 - (O) 5,8x3,8 - V5 - O7 - R1	?	colonie laissé dans sa coquille					
T. contumax N21*	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) 2x0,6 - V2 - O2 - R1	+/-	1	0	0	1	2	?
T. contumax N22*	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	LC - (L) 2,1 - (O) 0,9x0,5 - V1 - O1 - R1	+	2	0	1	2	0	1
T. contumax N23*	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) 2,2x0,6 - V2 - O2 - R1	+	4	5	5 (?)	0	0	0
T. contumax N24*	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	LC - (L) 1,7 - (O) 0,8x0,5 - V1 - O1 - R1	+	1	0	0	0	1	0
T. contumax AN10	Ilhéus-BA-CEPEC-Murraya	C	26.v.2005	Coquille d'escargot	Rsp - (L) 3 - (O) ? - V2 - O3 - R1	+/-	Ancien nid					2
T. contumax N25	Buerarema-BA	F	20.iii.2006	Coquille d'escargot	MG - (L) 9,5 - (O) 5,5x4,0 - V5 - O7 - R2 - (un cadavre de femelle à l'intérieur)	+	4	0	2 (2♀)	3	4	4
T. contumax N26	Buerarema-BA	F	23.iii.2006	Coquille d'escargot	OS - (L) 3,6 - (O) 1,8x0,4 - V2 - O2 - R2	+	2	0	2 (2PN)	2	5	1
T. contumax N27	Buerarema-BA	F	23.iii.2006	Coquille d'escargot	MG - (L) 12,1 - (O) 6,1x4,6 - V5 - O7 - R1	+	2	0	1 (1PN)	0	0	6
T. contumax N28	Buerarema-BA	F	23.iii.2006	Coquille d'escargot	MG - (L) 12,2 - (O) 6,4x4,3 - V5 - O7 - R2	++	coquille non ouverte					
T. contumax AN11	Buerarema-BA	F	23.iii.2006	Coquille d'escargot	MG - (L) 12,0 - (O) 6,1x4,4 - V5 - O7 - R2	+	Ancien nid					6



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. contumax AN12	Buerarema-BA	F	23.iii.2006	Coquille d'escargot	MG - (L) 12,2 - (O) 7,3x4,0 - V5 - O7 - R2 - Une colonie d' <i>Anochetus simoni</i> Emery à l'intérieur	+	Ancien nid					0
T. contumax N29	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	C	10.iv.2006	Coquille d'escargot	OS - (L) 4,1 - (O) 2,1x0,4 - V2 - O2 - R1	-	1	0	0	0	0	0
T. contumax N30	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H'	C	10.iv.2006	Coquille d'escargot	OS - (L) 2,3 - (O) 0,9x0,5 - V2 - O2 - R1	-	1	0	0	0	0	0
T. contumax N31	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H'	C	10.iv.2006	Coquille d'escargot	OS - (L) 3,6 - (O) 1,9x0,6 - V2 - O2 - R1	++	3	0	0	3	4	2
T. contumax N32	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H'	C	10.iv.2006	Coquille d'escargot	OS - (L) 4 - (O) 2,1x0,4 - V2 - O2 - R1	++	4	0	1 (?)	1	2	3
T. contumax AN13	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H'	C	10.iv.2006	Coquille d'escargot	Rsp - (L) 3,6 - (O) 1,7x1,2 - V3 - O4 - R1	-	Ancien nid					1
T. contumax N33	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	10.iv.2006	Nid en terre de guêpes solitaire sur la litière	(L) 2,5 - (d) 1,5 (1,1 à l'apex) - (O) 0,25	++	2	0	2	1	5	2
T. contumax N34	Brésil - BA - Ilhéus - CEPEC/CEPLAC	C	02.viii.2006	Coquille d'escargot	P&Ssp - (L) 3,3 - (O) 1,5x1,1 - V3 - O3 - R1	-	1	0	1 (1♀)	0	2	0
T. contumax Santos P.P.7*	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H - Col. Santos P.P. (voir Santos et al. 2007c) - 7	C	04.iv.2007	Fragment de termitière de <i>Nasutitermes</i> sp. sur la litière	(Lxlxh) 50x50x44	?	2	Seuls les adultes ont été pris				



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. contumax Santos P.P.10*	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H - Col. Santos P.P. (voir Santos et al. 2007c) - 10	C	iv.2007	Fragment de termitière de <i>Nasutitermes</i> sp. sur la litière	(Lxlxh) 45x45x40	?	4	Seuls les adultes ont été pris					
T. contumax Santos P.P.13*	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H - Col. Santos P.P. (voir Santos et al. 2007c) - 13	C	04.v.2007	Fragment de termitière de <i>Nasutitermes</i> sp. sur la litière	(Lxlxh) 53x53x66	?	5	Seuls les adultes ont été pris					
T. contumax N35	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H'	C	12.vii.2007	Coquille d'escargot	LC - (L) 2,1 - (O) 0,9x0,5	++	2	0	3 (1♀ + 1PN + ?)	2	2	?	
T. contumax N36	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H'	C	12.vii.2007	Fragment de termitière de <i>Nasutitermes</i> sp. sur la litière	Plusieurs fragments, celui contenant la colonie est en forme de croissant - (Lxlxh) 40x15x11 - 2 chambres utilisées avec des trichomes à quelques centimètres de profondeur	+/-	3	0	3 (1♀ + 2PN)	6	10	0	
T. contumax N37	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tiges de bambou entre 8 et 15 cm de longueur et 0,5 à 2 cm de diamètre (fermées à un bout) posées sur le sol à la base de plusieurs arbres		+	1	0	1 (1♀)	0	3	0	A1
T. contumax N38	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37		+	1	0	1 (1♀)	0	3	0	A2
T. contumax N39	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37		-	1	0	0	0	6	0	A3
T. contumax N40	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37		+	1	0	1 (1♀)	1	5	0	A4
T. contumax N41	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37		+	2	0	2 (2♂)	3	3	1	A5



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. contumax N42	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	-	1	0	0	0	0	0	A6
T. contumax N43	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	++	3	0	2 (2♀)	3	4	2	A7
T. contumax N44	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	++	2	0	6 (?)	5	8	0	A8
T. contumax N45	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	++	2	0	3 (3♀)	5	10	1	A9
T. contumax N46	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	++	3	0	6 (?)	10	12	2	A10
T. contumax N47	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	++	1	0	3 (3♀)	2	5	0	A11
T. contumax N48	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	++	2	0	2 (1♀ + 1PN)	3	3	2	A12
T. contumax N49	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	-	1	0	0	5	2	0	A13
T. contumax N50	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	-	1	0	0	1	5	0	B4
T. contumax N51	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	++	3	0	7 (5♀ + 2♂)	4	1	3	B2
T. contumax N52	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	+	1	0	1 (♀)	5	7	1	C1
T. contumax N53	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	+	2	0	3 (1♀ + 2♂)	9	8	1	C2
T. contumax N54	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	21.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	-	1	0	0	0	5	0	C3



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. contumax N55	Ilhéus-BA-CEPEC- Penicillata	EV	22.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	-	1	0	0	0	2	0	E1
T. contumax N56	Ilhéus-BA-CEPEC- Penicillata	EV	22.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	-	1	0	0	0	3	0	E2
T. contumax N57	Ilhéus-BA-CEPEC- Penicillata	EV	22.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	-	1	0	0	0	6	0	G3
T. contumax N58	Ilhéus-BA-CEPEC- Penicillata	EV	22.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	-	1	0	0	0	2	0	G2
T. contumax N59	Ilhéus-BA-CEPEC- Penicillata	EV	22.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	-	2	0	0	0	3	0	H1
T. contumax N60	Ilhéus-BA-CEPEC- Penicillata	EV	22.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	-	1	0	0	1	3	0	I1
T. contumax N61	Ilhéus-BA-CEPEC- Penicillata	EV	22.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	-	1	0	0	0	0	0	I2
T. contumax N62	Ilhéus-BA-CEPEC- Penicillata	EV	22.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	++	5	1	11 (1♀ + ?)	6	13	4	J1
T. contumax N63	Ilhéus-BA-CEPEC- Penicillata	EV	22.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	-	1	0	0	0	0	0	J2
T. contumax N64	Ilhéus-BA-CEPEC- Penicillata	EV	22.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	++	3	1	15 (4♀ + 6♂ + ?)	10	15	17	J3
T. contumax N65	Ilhéus-BA-CEPEC- Penicillata	EV	22.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	++	3	2	7 (1♀ + 3♂ + ?)	3	10	17	J5
T. contumax N66	Ilhéus-BA-CEPEC- Penicillata	EV	22.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	+	1	0	1 (?)	4	1	0	J6
T. contumax N67	Ilhéus-BA-CEPEC- Penicillata	EV	22.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37	++	4	0	9 (2♀ + 2♂ + ?)	9	6	2	J7



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. contumax N68	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	22.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37		+	3	0	4 (3♀ + 1PN)	7	9	2	J8
T. contumax N69	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	22.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37		++	4	1	6 (2♀ + ?)	8	4	1	J9
T. contumax N70	Ilhéus-BA-CEPEC-Penicillata	EV	22.vii.2007	Tige de bambou - idem T. contumax N37		++	6	1	10 (2♀ + 3♂ + ?)	7	4	1	J15
T. contumax N71	Brésil - BA - Ilhéus - CEPLAC/CEPEC - aire H'	C	16.x.2007	Nid en terre de guêpe solitaire sur la litière	(L) 2,3 - (d) 1,5 (1,0 à l'apex) - (O) 0,4	++	2	0	1 (1♂)	2	3	1	
T. contumax N72	Itapetinga-BA	F	22.v.2008	Coquille d'escargot	MG - (L) 8,4 - (O) 4x2,5 - V5 - O7 - R2	+	2	0	2 (2♀)	2	0	?	
T. contumax N73	Itapetinga-BA	F	22.v.2008	Coquille d'escargot	MG - (L) 8,2 - (O) 4,2x2,5 - V5 - O7 - R2	+	4	0	2 (1♀ + 1♂)	2	0	?	
T. contumax N74	Itapetinga-BA	F	22.v.2008	Coquille d'escargot	MG - (L) 8,5 - (O) 4,1x2,5 - V5 - O7 - R2	+	4	0	1 (1♂)	1	0	?	
T. contumax N75	Itapetinga-BA	F	22.v.2008	Coquille d'escargot	MG - (L) 8 - (O) 3,9x2,5 - V5 - O7 - R2	/							
T. contumax N76	Itapetinga-BA	F	22.v.2008	Coquille d'escargot	MG - (L) 8,4 - (O) 4x2,5 - V5 - O7 - R2	/							
T. contumax N77	Itapetinga-BA	F	22.v.2008	Coquille d'escargot	MG - (L) 7,6 - (O) 3,9x2,4 - V5 - O7 - R2	/							
T. contumax N78	Itapetinga-BA	F	22.v.2008	Coquille d'escargot	MG - (L) 8 - (O) 3,9x2,5 - V5 - O7 - R2	/							



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. mutilatus Kempf (1975) 1	Brésil - SP - Agudos - Fazenda Santo Antonio - Col. Kempf W.W. (Kempf 1975)	F	25.i.1953	Cavité dans le bois	le nid est dans une petite cavité sous l'écorce d'une racine d'arbre exposée	?	4	2	6(6♂)	4	0	?
T. mutilatus Kempf (1975) 2	Brésil - SP - Agudos - Fazenda Santo Antonio - Col. Kempf W.W. (Kempf 1975)	F	04.xii.1955	Cavité dans le bois	le nid est sous une branche en décomposition dans un nid de termites du genre <i>Diversitermes</i> (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae)	?	2	0	0	0	0	?
T. mutilatus Viçosa	Brésil - MG - Viçosa - Mata do Paraiso - Col. Mariano C.S.F. & Nascimento I.C.	F	23.xi.2000	Cavité dans le bois	Dans une chambre à l'extrémité d'un tronc d'arbre en décomposition couché sur le sol (partie dure du tronc)	?	2	1	1	1	0	?
T. mutilatus Rio Claro N1	RioClaro-SP (aire de récolte en contrebas du CEIS)	Cr	01.x.2003	Monticule en terre de termitière	Une souche calcinée au milieu du monticule - la couche externe du monticule présente quelques trous - 2 groupes de chambre avec des trichomes : l'un à 20cm de haut et à 10cm de la surface et l'autre à 10cm de haut et à quelques centimètres de la surface, la colonie se trouve juste à côté de ces chambres qui sont exposées à l'E-SE - 1 <i>Penicillata</i> paralysé dans l'une des chambres - termites trouvés à la base du monticule : non identifiable - autres fourmis trouvées dans le monticule : aucune	+/-	5	0	5 (5♀)	2 (1♀)	0	0



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. mutilatus Rio Claro N2	RioClaro-SP (aire de récolte au-dessus du CEIS)	Cr	15.x.2003	Monticule en terre de termitière	1x1x0,4 - Monticule adossée à un petit arbre, la couche protectrice externe s'effrite et laisse apparaître des trous - C2 dans des chambres à 15cm du sol et à 10cm de profondeur du côté sud - C3 à 30cm à l'est de C2, dans des chambres à 40 cm du sol et à 5cm de profondeur et du côté est - C4 à 30cm au nord de C3, dans des chambres à 40 cm du sol et à 5cm de profondeur et du côté nord-est - termites trouvés à la base du monticule : <i>Neocapritermes brasiliensis</i> Snyder et <i>Termes</i> sp. - autres fourmis trouvées dans le monticule : <i>Camponotus</i> sp.1, <i>Camponotus</i> sp.2, <i>Solenopsis</i> sp. et <i>Pseudomyrmex termitarius</i> F. Smith	+/-	1	0	3 (3 ♀)	3	2	1
T. mutilatus Rio Claro N3	RioClaro-SP (aire de récolte au-dessus du CEIS)	Cr	18.x.2003	Monticule en terre de termitière		+/-	2	0	3 (3 ♀)	2	3	2
T. mutilatus Rio Claro N4	RioClaro-SP (aire de récolte au-dessus du CEIS)	Cr	18.x.2003	Monticule en terre de termitière		+/-	4	0	3 (3 ♀)	5	9	0
T. mutilatus Rio Claro N5	RioClaro-SP (aire de récolte au-dessus du CEIS)	Cr	01.xi.2003	Monticule en terre de termitière		+/-	1	0	2 (2 ♀)	11	10	0



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. mutilatus Rio Claro N6	RioClaro-SP (aire de récolte au-dessus du CEIS)	Cr	02.xi.2003	Monticule en terre de termitière	2x2x0,80 - Monticule avec un petit arbre au milieu, la couche protectrice externe s'effrite et laisse apparaître des trous - C6 dans des chambre du côté est, à 60 de hauteur et à 15cm de profondeur - C7 à 20cm au sud de C8, dans des chambre du côté sud, à 65 en hauteur et à 15cm de profondeur - termites trouvés à la base du monticule : <i>Termes</i> sp. et <i>Armitermes</i> sp.1 - autres fourmis trouvées dans le monticule : <i>Pachycondyla marginata</i> Roger	+/-	2	0	7 (4 ♀ + ?)	7	2	0
T. mutilatus Rio Claro N7	RioClaro-SP (aire de récolte au-dessus du CEIS)	Cr	02.xi.2003	Monticule en terre de termitière		+/-	2	0	2 (2 ♀)	4	2	0
T. mutilatus Rio Claro AN1	RioClaro-SP (aire de récolte en contrebas du CEIS)	Cr	30.x.2003	Monticule en terre de termitière	0,75x0,75x0,45 - Monticule en bon état, un côté brûlé - nid juste dans la partie supérieur du monticule - termites trouvés à la base du monticule : <i>Orthognathotermes</i> <i>insignis</i> Araujo - autres fourmis trouvées dans le monticule : aucune	+/-	Ancien nid avec des trichomes, 1 femelle morte et 1 cocon vide					
T. mutilatus Itambé N8	Itambé-BA-OO	F	07.v.2005	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 4,8 - (O) 0,7x0,5 - V1 - O1 - R1	++	2	0	0	1	0	1
T. mutilatus Itambé N9	Itambé-BA-OO	F	07.v.2005	Coquille d'escargot	NC&OO - (L) 5,5 - (O) 0,9x0,7 - V2 - O2 - R1	++	2	0	0	0	0	0
T. mutilatus Itambé N10	Itambé-BA-MG	F	24.xii.2006	Coquille d'escargot	NC&OO (coquille tronqué bouché à l'apex par de la terre) - (L) 2,5 - (O) 0,9x0,5 - V1 - O1 - R2	+/-	1	0	0	2	2	0
T. mutilatus Itambé N11	Itambé-BA-MG	F	24.xii.2006	Coquille d'escargot	MG - (L) 7,2 - (O) 3,8x2,5 - V5 - O7 - R2 - ancien nid de <i>W. auropunctata</i>	+/-	2	0	2 (2 ♀)	2	0	4
T. mutilatus Itambé AN2	Itambé-BA-MG	F	24.xii.2006	Coquille d'escargot	MG - (L) 8,7 - (O) 4,4x2,5 - V5 - O7 - R2	?	Ancien nid avec 1 femelle morte et 2 cocons vides					



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. mutilatus Itambé AN3	Itambé-BA-MG	F	24.xii.2006	Coquille d'escargot	MG - (L) 7,7 - (O) 3,6x2,3 - V5 - O7 - R2 - un nid de <i>W. auropunctata</i> dans la coquille	+	Ancien nid					
T. mutilatus Itambé N12	Itambé-BA-OO	F	22.iii.2008	Fragment de termitière de <i>Nasutitermes</i> sp. sur la litière	(LxIxh) 30x25x30 - nid dans des chambres avec un peu de trichomes à environ 5cm de profondeur	+/-	5	1	4 (2♂ + 2♀)	3	2	0
T. mutilatus Panga N13	Uberlândia-MG	Cr	18.v.2005	Monticule en terre de termitière	50x50x50 - Monticule en bonne état avec quelques petits trous - les chambres des nids de n'ont pas été repérées lors du taillage du monticule	?	3	le couvain a sans doute été perdu lors du taillage du monticule de terre				
T. mutilatus Panga N14	Uberlândia-MG	Cr	18.v.2005			?	2	le couvain a sans doute été perdu lors du taillage du monticule de terre				
T. mutilatus Panga N15	Uberlândia-MG	Cr	19.xi.2005	Monticule en terre de termitière	Monticule déjà taillé en mai 2005, il ne reste qu'un fragment de 40x40x20 - le nid a été détruit lors du taillage du monticule et il n'a pas pu être observé	?	7*	0	8 (2♂ + 3♀ + ?)	3	6	2
T. mutilatus Panga N16	Uberlândia-MG - Col. Pacheco R. & Jahyny B.	Cr	28.xi.2005	Monticule en terre de termitière	Une cavité avec un petit trou dans mélange friable de terre et de sable au niveau d'un talus (ancienne termitière?)	++	1	0	4 (4♀)	3	1	0
T. mutilatus Panga AN4	Uberlândia-MG	Cr	29.xi.2005	Monticule en terre de termitière	0,25x0,25x20 - fragment d'un monticule plus grand, surface avec quelques trous et des algues vertes, des racines dans la terre - des chambres et couloirs avec des trichomes à 10cm de hauteur et 10cm de profondeur	+	Ancien nid					
T. mutilatus Bonito N17	Bonito-MS	F	9.xi.2005	Coquille d'escargot	<i>Pomacea canaliculata</i> Lamarck - (L) 4 - (O) 3,3x2,6	-	1	0	5 (2♀ + 3PN)	4	0	0
T. mutilatus Pereira	Brésil - RJ- Casimiro de Abreu, Rio das Ostras e Macaé - Reserva Biológica da União - Col. Pereira M.P.S	F	vii.2006	Cavité dans le bois	Dans une branchette sèche d' <i>Eucalyptus</i> (20cm de long et 2cm de diamètre - branchette artificieusement trouée de 10cm de profondeur de chause côté)	?	3	0	2	0	0	?



Annexe 6. Tableau récapitulatif des récoltes des nids de *Thaumatomyrmex*

T. mutilatus (?) AN Foz do Iguacu	FozdoIguaçu-PR	F	17.iii.2008	Cocon de Lepidopetera du genre <i>Acharia</i> Hübner (Limaconidae).	Une dizaine d'ancien nid trouvés dans des cocons agglomérés à la base de troncs d'arbres - (Lxl) 2-3x0,5-1 - ces cocons contenaient des trichomes en grande quantité ainsi qu'un ou plusieurs cocons vides de fourmi	++	Ancien nid					
T. sp11 N1	LaSelva-Costa Rica	F	viii. 2004	Endocarpe <i>Dipteryx</i>	(Lxl) 6,4x3 - (O) C 1,4x1 - un peu de terre au milieu	++	3	1	1 (1♀)	2	3	0
T. sp11 N2	LaSelva-Costa Rica	F	viii. 2004	Endocarpe <i>Dipteryx</i>	(Lxl) 5,3x3 - (O) C 1,3x1 - colonie à un bout et colonie de <i>Wasmannia auropunctata</i> Roger à l'autre, séparation par un mur de terre au milieu de l'endocarpe	++	3	0	0	2	4	0
T. sp11 N3	LaSelva-Costa Rica	F	viii. 2004	Endocarpe <i>Dipteryx</i>	(Lxl) 5,8x3 - (O) A 1x1 - colonie sur l'un des coté au milieu de l'endocarpe dans une poche de terre et une colonie de <i>Pheidole rugiceps</i> Wilson au bout opposé à l'ouverture	-	3	0	3 (2♀ + 1♂)	0	3	0
T. ferox Mann	Honduras - San Juan Pueblo - Col. Mann W.M. (Mann 1922)	F	ii-iii.1920	Cavité dans le bois	Dans une cavité dans une branche en décomposition	?	2	0	1	1	0	?
T. atrox Shik	Panama - Barro Colorado Island - Col. Shik J.	F	viii.2005	Cavité dans le bois	Dans un bout de tige de bambou placé sur la litière et récolté après 52 jours	+	10	0	2 (2♀)	7	0	?
T. sp. Kaspari & Vargo (1995)	Panama - Barro Colorado Island - Col. Kaspari M. (voir Kaspari & Vargo 1995)	F	?	?	?	?	10	?	?	?	?	?

