



HAL
open science

Structuration des communautés de fourmis de la litière en forêt guyanaise

Mélanie Fichaux

► **To cite this version:**

Mélanie Fichaux. Structuration des communautés de fourmis de la litière en forêt guyanaise. Biologie animale. Université de Guyane, 2018. Français. NNT : 2018YANE0005 . tel-02373117

HAL Id: tel-02373117

<https://theses.hal.science/tel-02373117>

Submitted on 20 Nov 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Thèse



En vue de l'obtention du grade de

Docteur de l'Université de Guyane

Discipline : *Sciences et Technologies*

Spécialité : Physiologie et biologie des organismes-populations-interactions

Présentée et soutenue publiquement le 26 septembre 2018 par :

MELANIE FICHAUX

Structuration des communautés de fourmis de la litière en forêt guyanaise

JURY

Eric MARCON	IPEF AgroParisTech	Examineur
Heidy SCHIMANN	CR INRA	Examineur
Maurice LEPONCE	Professeur RBINS	Examineur
Claire FORTUNEL	CR IRD	Rapporteur
Régis CEREGHINO	PU Toulouse	Rapporteur
Jérôme ORIVEL	DR CNRS	Co-Directeur de Thèse
Christopher BARALOTO	DR FIU	Co-Directeur de Thèse

Remerciements

En premier lieu, je tiens à remercier Jérôme Orivel et Christopher Baraloto pour m'avoir permis et avoir cru en mon aptitude à réaliser cette thèse, et pour m'avoir enseigné tout au long de ces années.

Je remercie Eric Marcon pour m'avoir accueillie au sein de l'UMR EcoFoG et pour ses précieux conseils sur les analyses statistiques.

Je tiens également à remercier Abdennebi Omrane pour son investissement et l'aide qu'il m'a fournie en tant que directeur de l'ED « Diversités, santé et développement en Amazonie ».

Je voudrais remercier Claire Fortunel, Régis Céréghino, Heidi Schimann, Maurice Leponce et Eric Marcon pour avoir accepté de faire partie du jury de cette thèse.

Un grand merci à Jacques Delabie, pour son chaleureux accueil au sein de son laboratoire à Itabuna, et pour l'aide précieuse qu'il m'a apporté dans mes premiers pas dans la détermination des espèces de fourmis Néotropicales.

Je remercie les étudiants en stage qui ont participé à la réalisation de cette thèse en m'assistant sur le terrain et dans le labo : Jordan Galli, Benoît Béchade et Arthur Weyna. Je remercie aussi les autres personnes qui ont participé, de près ou de loin, à la réalisation de cette thèse : Julian Donald, Gaëlle Jaouen, Frédéric Petitclerc, Jason Vleminckx, Jérôme Murienne, Sandrine Etienne, Axel Touchard, Olan Jacky, Elodie Courtois, Tony Shengli. Un merci particulier à Jason pour son aide précieuse au niveau de l'analyse des données.

Merci aux membres de l'UMR EcoFoG, étudiants, chercheurs et membres du personnel technique et administratif, pour les échanges lors des pauses café, pour leur aide au quotidien, et pour faire régner cette bonne humeur sur le campus agronomique : Anthony Chassaing, Josie Santini, Carole Legrand, Valérie Troispoux, Eliane Louisanna, Amilceda Milorme, Pascal Padolus, Stéphane Traissac, Bruno Hérault, Céline Leroy, Heidi Schimann, Audrey Sagne, Geraldine Derroire, Benoît Burban, Jocelyn Cazal, et bien d'autres.

Je remercie également toute l'équipe BTSB de l'INU Champollion pour leur chaleureux accueil tarnais et pour m'avoir fait une place dans leur laboratoire pour me permettre de finir de rédiger cette thèse dans des conditions idéales.

Merci aux colocs et autres amis guyanais pour les moments de détente et les innombrables balades en forêt et sur les fleuves de Guyane : Elodie, Vincent, Audric, Niklas, Tim, Claire, Ariane, Nathan, Pierre V., Pauline, Romain & Audrey, Axel C., Hector, Marta, KK, Fifi, Pierre F., Mélaine, Marina, Hadrien, Stan, Olivier, et bien d'autres. Un merci tout particulier à Elo, pour son soutien inconditionnel et ses nombreux conseils qui m'ont été d'une très grande aide.

Un grand merci à Axel T. pour ses précieux conseils, ses encouragements et son soutien sans faille tout au long de ces années.

Je tiens également à remercier ceux qui m'ont encouragé à poursuivre dans cette voie et à découvrir le monde fascinant des fourmis. Je pense notamment à l'équipe d'Antarea, ce groupe de myrmécologues passionnés, et également à Gloria Luque, pour son grand soutien et son aide lors de mes recherches de thèse.

Merci également à tous ceux, amis et famille, qui étaient loin pendant mes années de thèse, mais qui ont cru en moi et m'ont aidé à trouver le courage de me lancer dans cette aventure, et d'aller jusqu'au bout.

Résumé

L'objectif général de cette thèse est de déterminer quelles sont les règles d'assemblages des communautés de fourmis en forêt tropicale. Plus spécifiquement, nous avons étudié le rôle de l'exclusion compétitive, du filtrage environnemental et des limites de dispersion dans la distribution des espèces de fourmis de la litière en forêt guyanaise. Pour cela, nous avons évalué comment la diversité des assemblages de fourmis varie le long de gradients environnementaux et géographiques, en considérant les trois facettes de la diversité (i.e. taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle) à différentes échelles spatiales. Les fourmis ont été récoltées dans cinq sites au sein de la région, à l'aide de deux pièges complémentaires – les pots-pièges (« pitfall traps ») et les mini-extracteurs Winkler – conformément au protocole de récolte ALL (« Ants of the Leaf Litter Protocol »). Dans un premier temps, nous avons évalué le rôle du filtrage environnemental et de l'exclusion compétitive dans l'assemblage des espèces à l'échelle locale. Pour cela, nous avons évalué la variation de la diversité et de la structure des assemblages entre habitats contrastés près de Saül (forêts de plateau, de pente et de bas-fond) et d'un gradient altitudinal le long du Mont Itoupé. Des patrons observés de structure fonctionnelle et phylogénétique plus faibles qu'attendus au hasard suggèrent que le filtrage environnemental agit sur la distribution des espèces en Guyane. En revanche, l'hypothèse d'une sur-dispersion fonctionnelle et/ou phylogénétique entre espèces qui co-occurrent localement (i.e. à l'échelle des points de récolte) n'est pas soutenue par nos résultats. Nous avons par la suite intégré la dimension spatiale afin de déterminer le rôle respectif de facteurs environnementaux et spatiaux dans la variation de la diversité des assemblages de fourmis. Nos résultats montrent que les communautés de fourmis sont fortement structurées par les variations environnementales à l'échelle régionale. Toutefois, la géographie influence également la distribution des espèces de fourmis à travers la région. D'après l'ensemble de nos résultats, le filtrage environnemental semble être la force majeure de structuration des assemblages d'espèces de fourmis en forêt guyanaise, tant à l'échelle locale qu'à l'échelle régionale. Ainsi, en réponse aux variations environnementales, les espèces sont réparties de manière fragmentaire sur le territoire. Les patrons de diversité sont également influencés par la géographie à l'échelle régionale, résultant en un turnover dans la composition spécifique des assemblages de fourmis entre localités éloignées. Ce travail ouvre la voie à l'intégration des fourmis dans des analyses des patrons coordonnés de diversité de différents groupes taxonomiques inventoriés conjointement, dans le but d'orienter les stratégies de conservation de la biodiversité et à améliorer les modèles de distribution des espèces en réponse aux changements climatiques.

Abstract

The overall aim of this thesis is to disentangle assembly rules of ant communities in tropical forest. More specifically, we studied the role of competitive exclusion, environmental filtering and dispersal limitation on the distribution of leaf-litter ant species in French Guianese forest. To this end, we evaluated how the diversity of ant communities varies along environmental and geographic gradients, using the three facets of diversity (i.e. taxonomic, phylogenetic and functional dimensions) at different spatial scales. Ants were collected in five sites within the region, using two complementary traps – the pitfall traps and the Winkler mini-extractors – according to the Ants of the Leaf Litter Protocol (“ALL Protocol”). First, we evaluated the role of environmental filtering and competitive exclusion in assembling species at local scale. To this end, we assessed the variation of diversity and structure of assemblages across contrasted habitats near Saül (hilltop, slope and seasonally-flooded forests) and along an elevational gradient at the Mont Itoupé. Observed patterns of functional and phylogenetic structure lower than expected by chance suggest that environmental filtering acts on the distribution of ant species in French Guiana. In contrast, the hypothesis of functional and/or phylogenetic overdispersion between locally co-occurring species (i.e. at the scale of sampling points within each plot) is not supported by our results. We then included the spatial dimension to determine the respective influence of environmental and spatial factors on the variation of diversity of ant communities. Our results show that ant communities are strongly structured by environmental variations at the regional scale. In addition, the geography also influences the distribution of ant species throughout the region. Taken together, our results suggest that environmental filtering is the main driver structuring communities of ant species in French Guianese rainforest, both at local and regional scales. Thus, in response to environmental variations, species are distributed in a patchy way throughout the region. Patterns of diversity are also influenced by the geography at the regional scale, leading to a turnover in species composition of ant communities between distant areas. This thesis lays to the integration of ants in analyses of coordinated patterns of diversity among taxonomic groups that have been simultaneously inventoried, in order to guide strategies of biodiversity conservation and to improve models of species distribution in response to climate change.

Structuration des communautés de fourmis de la litière en forêt guyanaise

Table des matières

1. Introduction	1
1-1. Extrême diversité en région tropicale.....	2
1-2. Règles d'assemblage des espèces.....	3
1-2-1. La limitation de dispersion (« dispersal limitation »).....	4
1-2-2. Le filtrage environnemental (« environmental filtering »).....	5
1-2-3. Les interactions interspécifiques.....	6
1-3. Comment identifier les règles d'assemblage ?.....	7
1-3-1. Approche fonctionnelle.....	8
1-3-2. Approche phylogénétique.....	9
1-3-3. Complémentarité des approches.....	10
1-4. Importance de l'échelle spatiale.....	11
1-5. Les fourmis.....	12
1-5-1. Intérêt des fourmis dans les études de biodiversité.....	12
1-5-2. Règles d'assemblages des fourmis : généralités.....	14
1-6. Objectifs et structure de la thèse.....	14
2. Méthodologie	19
2-1. Site d'étude : la Guyane française.....	20
2-1-1. Caractéristiques géomorphologiques et climatiques.....	20
2-1-2. La biodiversité en Guyane française : enjeux et connaissances actuelles.....	22
2-2. Sites de récolte.....	22
2-3. Gradients étudiés.....	24
2-4. Période et effort d'échantillonnage.....	24

2-5. Méthodes d'échantillonnage	25
2-5-1. Pot-pièges (« pitfall traps »).....	25
2-5-2. Mini-extracteurs Winkler	26
2-5-3. Choix et complémentarité des méthodes d'échantillonnage.....	27
2-6. Acquisition des données taxonomiques	28
2-6-1. Identifications morphologiques.....	28
2-6-2. Identifications moléculaires.....	29
2-7. Acquisition des données morphologiques.....	30
Article I – Capturing functional diversity of leaf litter ant assemblages.....	34
Abstract	34
Introduction.....	35
Materials and methods	36
Study sites.....	36
Ant sampling and identification	37
Morphological data	37
Data analyses.....	38
Results	40
Discussion.....	45
3. Rôle des filtres biotiques et abiotiques dans la distribution des espèces à l'échelle locale	51
Article II - Habitats shape taxonomic and functional composition of Neotropical ant assemblages	54
Abstract	55
Introduction.....	55
Materials and Methods	58
Study site	58
Ant sampling.....	58
Specimen identification.....	59
Morphological data	59
Data analysis.....	60
Results	63
Taxonomic and functional alpha diversity	63
Taxonomic and functional beta diversity	67

Functional structure	69
Discussion	70
Variation in ant diversity across contrasted habitats.....	70
Structuring mechanisms of ant assemblages	71
Article III – Local variation of taxonomic, functional and phylogenetic diversity of ant assemblages along an elevational gradient.....	86
Abstract	86
Introduction.....	87
Materials and methods	89
Ant sampling and identification	89
Morphological data	89
Phylogenetic data.....	90
Environmental data	90
Data analysis.....	92
Results	94
Variation of diversity along the elevational gradient.....	94
Variation of environmental parameters along the elevational gradient	95
Environmental determinants of diversity	96
Functional and phylogenetic structure of assemblages.....	96
Discussion	97
Effect of environmental parameters on diversity of ant assemblages	98
Functional and phylogenetic structure of assemblages.....	99
4. Rôle respectif des facteurs environnementaux et spatiaux dans la distribution des espèces à l'échelle régionale.....	108
Article IV – The role of environment and space in structuring taxonomic, phylogenetic and functional diversity of ant assemblages in the French Guianese rainforest.....	110
Abstract	110
Introduction.....	111
Materials and Methods	113
Study sites.....	113
Ant sampling and identification	113
Morphological data	113

Phylogenetic data	114
Environmental data	114
Data analysis.....	115
Results	117
Community composition	117
Variation partitioning	117
Discussion	121
Conclusion	123
5. Discussion générale.....	128
5-1. Organisation des communautés de fourmis de la litière en forêt guyanaise	129
5-1-1. Rôle des limites de dispersion.....	129
5-1-2. Rôle du filtrage environnemental	130
5-1-3. Rôle des interactions compétitives.....	132
5-2. Vers une approche multi-taxa pour identifier les déterminants de la distribution des espèces en forêt tropicale.....	134
5-3. Conclusions générales et perspectives	136
6. Bibliographie	140
7. Annexe.....	158

1. Introduction

L'un des enjeux majeurs en écologie des communautés est de comprendre à quelles règles d'assemblage les espèces répondent (Chesson 2000; Weiher & Keddy 2001). La coexistence des espèces et la structure des communautés résulte de processus écologiques et évolutifs agissant en interaction et à différentes échelles spatiales. Comprendre ce qui détermine la structure des assemblages d'espèces requiert une analyse coordonnée des schémas de répartition observés et des processus sous-jacents. En particulier, les rôles relatifs des événements stochastiques et de dispersion, des filtres biotiques et abiotiques dans la distribution et la coexistence des espèces restent un sujet de débat (Hubbell 2001; Tilman 2004; Ricklefs 2004; HilleRisLambers *et al.* 2012). Savoir dans quelle mesure les communautés locales sont des échantillons aléatoires du pool régional d'espèces persiste comme une question fondamentale en écologie, en particulier dans les milieux hyper-diversifiés telles que les forêts tropicales.

1-1. Extrême diversité en région tropicale

Au niveau des forêts tropicales, la diversité des espèces animales et végétales est immensément forte tant aux échelles locales que régionales, et se caractérise également par de fortes variations à différentes échelles spatiales (ex. Tuomisto *et al.* 2003a; Hardy *et al.* 2012). Face à ces variations, une question essentielle est celle de comprendre comment les communautés locales sont structurées à partir des pools régionaux d'espèces. Compte tenu de la forte diversité tropicale, répondre à cette question constitue un challenge de taille, qui a inspiré de nombreuses théories et hypothèses sur la coexistence des espèces (Hubbell 2001; Wright 2002; Kraft, Valencia & Ackerly 2008). Toutefois nos connaissances sont encore limitées concernant les facteurs qui sous-tendent la distribution des espèces pour de nombreux groupes taxonomiques. Par exemple, d'importantes lacunes demeurent dans la compréhension des règles d'assemblage des arthropodes terrestres malgré leur considérable diversité, en particulier dans les forêts tropicales humides (Basset *et al.* 2012; Lamarre *et al.* 2016).

Malgré leur importance écologique, les forêts tropicales humides font face à des pressions importantes dues à l'augmentation croissante de la démographie humaine et aux changements globaux. Une meilleure compréhension du fonctionnement de la biodiversité tropicale est donc essentielle pour permettre d'orienter les stratégies de conservation et de gestion de ces milieux hyper-diversifiés.

1-2. Règles d'assemblage des espèces

L'assemblage des communautés se définit comme l'action de différents processus écologiques et évolutifs qui entrent en jeu de sorte à former, à partir d'un pool régional d'espèces, des communautés locales qui diffèrent par leur richesse et leur composition spécifique (HilleRisLambers *et al.* 2012). Tout d'abord, l'histoire évolutive du « pool » régional d'espèces (Ricklefs 2004) ainsi que des facteurs aléatoires (Hubbell 2001; Tilman 2004) peuvent contraindre le pool d'espèces disponibles pour coloniser un environnement. Les limites de dispersion des espèces ont également pour conséquence de réduire le nombre d'espèces capables de coloniser un site (Tuomisto, Ruokolainen & Yli-Halla 2003b; Myers *et al.* 2013). Par la suite, les espèces doivent passer à travers deux importants filtres, qui sont représentés par les contraintes abiotiques de l'environnement et par les interactions biotiques entre les espèces présentes dans cet environnement (Götzenberger *et al.* 2012). Les processus évoqués se succèdent spatialement et temporellement, toutefois leur action peut avoir un effet rétroactif dans ce système (**Figure 1.1**). Les communautés locales sont ainsi définies par l'action cumulée de ces différents processus. Ce cadre théorique permet de mesurer le rôle relatif des différents processus, puisque les communautés locales devraient refléter le résultat de leur effet cumulé. La distribution des phénotypes et des patrons de parenté entre espèces qui coexistent au sein des communautés sont les éléments sur lesquels les études d'assemblage des communautés se focalisent pour tenter de déterminer le rôle des différents processus dans la structuration des communautés (cf. section **1-3**).

Dans cette thèse, l'aspect historique n'est pas pris en considération pour expliquer les patrons de diversité observés. Sont donc pris en compte et présentés ici le rôle des limites de dispersion, du filtrage environnemental (filtres abiotiques) et des interactions interspécifiques (filtres biotiques).

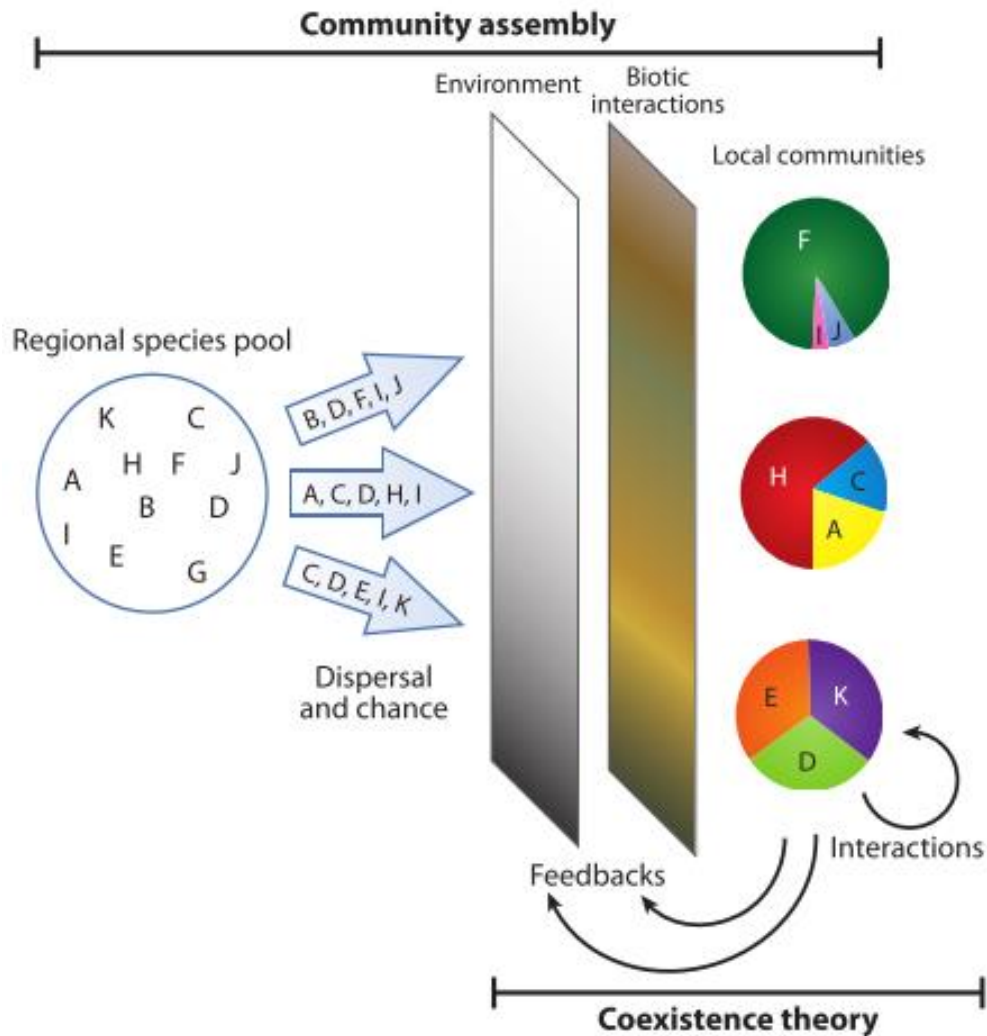


Figure 1.1 – Illustration des processus entrant en jeu dans l’assemblage des communautés et dans la théorie de la coexistence (HilleRisLambers et al. 2012).

1-2-1. La limitation de dispersion (« dispersal limitation »)

La dispersion d’une espèce définit la capacité des individus de l’espèce à se déplacer depuis leur site de naissance pour coloniser de nouveaux environnements dans lesquels ils vont s’établir et se reproduire. La dispersion d’une espèce dépend d’un ensemble de facteurs intrinsèques à l’espèce elle-même (i.e. caractéristiques comportementales, physiologiques, morphologiques), mais aussi propres à l’environnement. Par exemple la dispersion des plantes, qui s’opère par la dispersion des graines, est déterminée par la taille et la forme des graines, la phénologie des plantes, ainsi que par des variations climatiques et des événements stochastiques survenant dans l’environnement. Un ensemble de paramètres détermine donc la capacité des espèces de

pool régional à coloniser différents milieux, définissant ainsi la limitation de dispersion des espèces.

Une dispersion limitée se traduira au niveau des communautés par une plus grande similitude dans la composition des communautés locales voisines par rapport à des communautés locales éloignées, en raison du flux d’individus plus important entre communautés locales voisines (Hubbell 2001). Les patrons de dispersion peuvent être confondus avec ceux générés par des processus déterministes tels que ceux liés à l’environnement, car les gradients environnementaux sont souvent structurés dans l’espace (Legendre 1993). Une méthode pour évaluer le rôle des limites de dispersion dans la génération des patrons de diversité consiste à partitionner le rôle respectif de la géographie et de l’environnement (Borcard, Legendre & Drapeau 1992).

1-2-2. Le filtrage environnemental (« environmental filtering »)

Les filtres environnementaux sont représentés par les caractéristiques abiotiques de l’environnement que les espèces doivent tolérer pour pouvoir s’établir dans le milieu. La métaphore du « filtrage environnemental » décrit ainsi l’environnement comme un filtre qui permet uniquement l’établissement et le maintien d’espèces qui possèdent des phénotypes particuliers (Kraft *et al.* 2015). Ce processus agit donc sur les traits des espèces (caractéristiques morphologiques, physiologiques ou comportementales; Violle *et al.* 2007), en éliminant les espèces qui ne possèdent pas des traits compatibles avec les contraintes abiotiques de l’environnement (Keddy 1992; Weiher & Keddy 1995). La tolérance des espèces envers les caractéristiques abiotiques d’un environnement sera donc reflétée par la ressemblance phénotypique des espèces qui sont établies dans ce milieu. Quantifier le lien entre les conditions abiotiques d’un habitat et les traits des espèces représente une voie de recherche privilégiée pour déterminer le rôle du filtrage environnemental dans la distribution des espèces (cf. section **1-3-1**).

Le filtrage environnemental est un processus lié au concept théorique de la niche écologique des espèces, qui est généralisé au niveau des communautés. Il se focalise sur le lien entre les organismes et l’environnement, ce dernier étant vu comme une importante force sélective. Par exemple, la température est un facteur abiotique déterminant dans la distribution des espèces (Dunn *et al.* 2009; Jenkins *et al.* 2011; Lessard *et al.* 2011), qui empêche par exemple l’établissement d’espèces intolérantes au gel dans des communautés de haute montagne.

Ce processus a été démontré chez les plantes (ex. Cornwell & Ackerly 2009; Kraft & Ackerly 2010; Baraloto *et al.* 2012; Fortunel *et al.* 2014; Lamanna *et al.* 2014) et dans une moindre mesure chez les invertébrés (ex. Wiescher, Pearce-Duvert & Feener 2012; Fowler, Lessard & Sanders 2014; Lamarre *et al.* 2016).

1-2-3. Les interactions interspécifiques

Les interactions biotiques regroupent un ensemble d’interactions se produisant entre organismes de la même espèce ou d’espèces différentes, ainsi qu’entre organismes qui diffèrent par un niveau taxonomique plus élevé (par exemple entre des organismes appartenant à des familles ou à des ordres différents). Selon le résultat de l’interaction sur les deux organismes impliqués, cette interaction peut être qualifiée de positive, négative ou neutre. La compétition, la prédation ainsi que le parasitisme sont des interactions négatives, car elles ont pour effet de diminuer le niveau de fécondité, croissance et/ou survie de l’espèce cible. A l’inverse, les interactions positives telle que le mutualisme apportent un bénéfice aux organismes impliqués.

Les interactions biotiques représentent le dernier processus qui entre en jeu dans l’assemblage des communautés (**Figure 1.1**). Ce processus agit donc sur les espèces issues du pool régional qui sont parvenues à passer les filtres environnementaux. L’effet des interactions biotiques peut varier en fonction des conditions abiotiques du milieu, et peut amener à la diminution ou à la disparition d’espèces dans le milieu, ainsi qu’à l’établissement de nouvelles espèces. Nous présentons ici le seul type d’interactions qui a été évalué dans cette thèse et qui représente la principale interaction étudiée dans les études d’assemblage de communautés : la compétition. Toutefois, d’autres types d’interactions, telle que la facilitation, peuvent se produire entre les espèces qui co-occurrent au sein d’une communauté et influencer les patrons de diversité observés.

Dans le cadre de l’assemblage des communautés, l’effet des interactions compétitives est évalué par le biais de son effet sur les phénotypes des espèces, partant du postulat que la compétition devrait être plus forte parmi les espèces qui possèdent des niches – et donc des phénotypes – similaires (MacArthur & Levins 1967), et devrait conduire à l’exclusion de l’espèce la moins performante (Gause 1934). Les interactions compétitives sont donc considérées comme un facteur qui limite la similarité des espèces qui co-occurrent localement via l’exclusion d’espèces qui convoitent les mêmes ressources.

Initialement, l’étude de l’assemblage des communautés se focalisait sur l’effet des interactions compétitives entre espèces, la question étant de savoir si ces interactions pouvaient conduire à des patrons prévisibles de co-occurrence entre espèces dans les communautés locales (Diamond 1975). La naissance de la théorie neutre de la biodiversité (Hubbell 2001) a relancé le débat au sujet des processus impliqués dans l’assemblage des communautés (HilleRisLambers *et al.* 2012), en remettant en question les théories déterministes basées sur la niche des espèces. Selon la théorie neutre, l’assemblage des communautés est essentiellement déterminé par des

événements stochastiques et de dispersion, suggérant que les espèces sont écologiquement équivalentes (Hubbell 2001).

Un cadre théorique récent stipule que le résultat de la compétition dépend d'une part des différences de niche qui ont pour effet de stabiliser la coexistence, et d'autre part des différences de performance qui déterminent la dominance compétitive (Chesson 2000). Cette théorie contemporaine de la coexistence des espèces suggère donc qu'il existe des hiérarchies compétitives d'espèces possédant des phénotypes similaires. Certaines différences phénotypiques conduiront à une dominance compétitive d'une espèce sur une autre, tandis qu'un certain niveau de différenciation phénotypique permettra à une espèce moins compétitive de se maintenir dans la communauté (Chesson 2000; HilleRisLambers *et al.* 2012). Ainsi, le résultat de la compétition entre espèces dépendrait de facteurs biotiques et abiotiques, qui définissent quelles différences phénotypiques vont déterminer la coexistence des espèces. Ce nouveau cadre souligne les difficultés inhérentes à l'évaluation de l'importance relative des différents filtres biotiques et abiotiques responsables de l'assemblage des communautés.

1-3. Comment identifier les règles d'assemblage ?

Traditionnellement, les études de biodiversité se sont attachées à quantifier les patrons de diversité taxonomique pour inférer les processus écologiques et évolutifs sous-jacents. Toutefois, l'étude du déplacement de caractères entre espèces qui cohabitent a été formalisée sous la théorie de niche multidimensionnelle depuis plusieurs décennies (Hutchinson 1957), suivie par la théorie de « limiting similarity » (MacArthur & Levins 1967). Les niches (sensu Hutchinson 1957) peuvent être quantifiées en évaluant les hypervolumes des traits fonctionnels qui caractérisent l'espace fonctionnel occupé par une communauté d'espèces.

Depuis lors, d'importantes avancées méthodologiques et conceptuelles ont été réalisées pour permettre la mesure de la diversité fonctionnelle et phylogénétique, proposées afin de pallier aux limitations d'une approche centrée sur la diversité spécifique. La diversité spécifique est une composante essentielle de la biodiversité, cependant elle ne rend pas compte des stratégies écologiques et du rôle de l'histoire évolutive des espèces. Or ces informations sont cruciales pour déterminer les processus écologiques et évolutifs qui jouent un rôle dans la production des niveaux de diversité observés (Swenson 2011). Ainsi deux approches ont été développées afin de mesurer la similarité des espèces par le biais (*i*) de leurs traits fonctionnels et (*ii*) de leur parenté phylogénétique (Webb *et al.* 2002; McGill *et al.* 2006; Cavender-Bares *et al.* 2009; Cadotte, Carscadden & Mirotchnick 2011).

1-3-1. Approche fonctionnelle

Une espèce peut être vue comme un ensemble d’individus possédant des traits phénotypiques et comportementaux qui déterminent quand et où ils peuvent exister et comment ils interagissent avec les individus d’autres espèces (McGill *et al.* 2006). De manière générale, les traits correspondent à des propriétés des organismes quantifiables, classiquement mesurés au niveau individuel. Plus spécifiquement, les traits fonctionnels sont des traits qui influencent la performance ou la fitness d’un organisme (McGill *et al.* 2006). Ces traits peuvent être morphologiques (ex : la taille des dents chez une espèce prédatrice), physiologiques (ex : tolérance thermique) ou encore phénologiques (ex : période du stade larvaire chez un insecte) (Violle *et al.* 2007; Cadotte *et al.* 2011).

Une attention grandissante est portée à l’étude du rôle des traits fonctionnels des espèces sur l’assemblage des communautés (Cadotte *et al.* 2011). La variation des traits au sein d’une communauté correspond à ce qui est communément appelé la « diversité fonctionnelle ». Cette diversité peut être vue comme une représentation des niches ou des fonctions écologiques des espèces (Petchey, Hector & Gaston 2004; McGill *et al.* 2006; Petchey & Gaston 2006; Villéger, Mason & Mouillot 2008). Ainsi la diversité fonctionnelle renseigne sur la richesse de stratégies écologiques des espèces – i.e. leur combinaison respective de valeurs de traits fonctionnels (Petchey & Gaston 2006; Villéger *et al.* 2008) – en lien avec les caractéristiques environnementales. En d’autres termes, la diversité fonctionnelle révèle la réponse fonctionnelle des espèces face aux filtres environnementaux. Des habitats qui diffèrent dans leurs caractéristiques abiotiques devraient donc supporter un sous-ensemble du pool régional d’espèces, qui correspond aux espèces qui portent des traits adaptés aux contraintes de l’habitat (Keddy 1992; Weiher & Keddy 1995). La diversité fonctionnelle est donc réduite au sein de chaque habitat, par rapport à l’ensemble des stratégies existant au niveau régional (**Figure 1.2**).

La diversité fonctionnelle peut aussi être utilisée pour mesurer l’intensité des interactions compétitives entre espèces. A l’inverse du filtrage environnemental, un pattern de sur-dispersion des traits est attendu entre espèces qui co-occurrent au sein d’une communauté (MacArthur & Levins 1967; Diamond 1975; Gotelli & McCabe 2002), en raison de l’exclusion compétitive d’espèces possédant des traits similaires (**Figure 1.2**).

De nombreux indices de mesure de diversité fonctionnelle ont été proposés, permettant de mesurer différents aspects de cette diversité (Mouchet *et al.* 2010; Schleuter *et al.* 2010). L’important développement méthodologique de cette approche a donc permis de donner accès à diverses informations complémentaires sur l’organisation fonctionnelle des communautés (**Figure 1.3**).

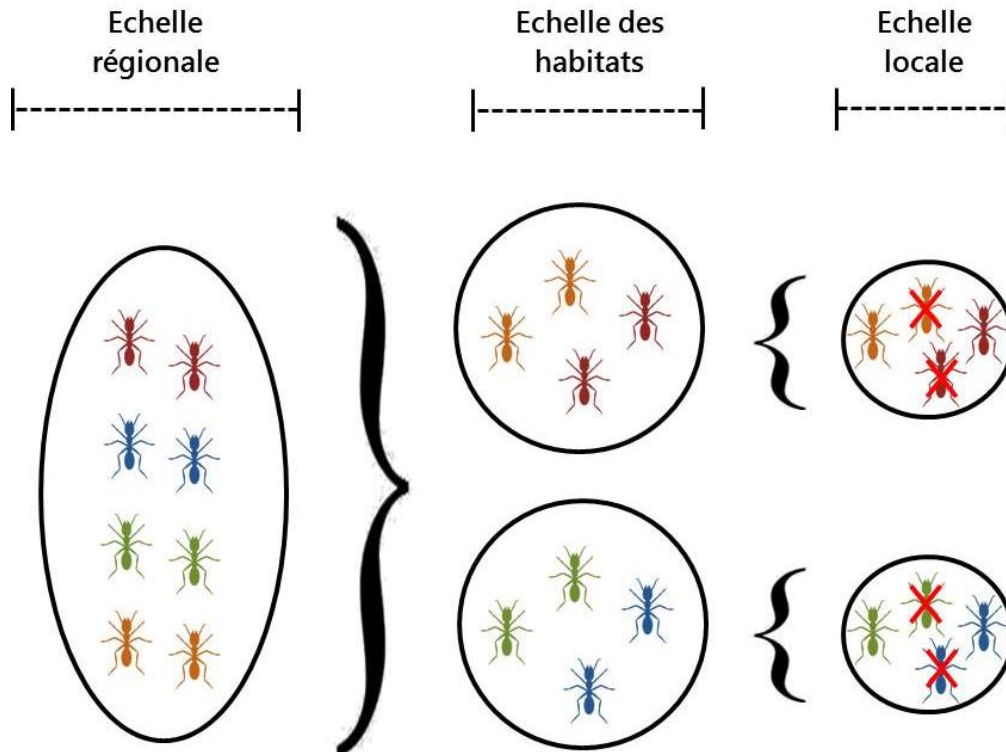


Figure 1.2 – Illustration de l’effet respectif du filtrage environnemental et de l’exclusion compétitive sur le phénotype des espèces. Le pool régional d’espèces présente quatre différents phénotypes. Sous l’effet du filtrage environnemental, des habitats différents renferment un sous-ensemble des phénotypes présents dans le pool régional (i.e. réduction phénotypique ou fonctionnelle). Au sein de chaque communauté, les interactions compétitives entre espèces ont pour effet de limiter localement la présence d’espèces qui présentent des phénotypes similaires (i.e. sur-dispersion phénotypique ou fonctionnelle).

1-3-2. Approche phylogénétique

La proximité phylogénétique entre espèces est une information qui peut être utilisée pour expliquer le partitionnement des niches, en partant du postulat que des espèces phylogénétiquement proches ont tendance à avoir des niches écologiques – et donc des traits – similaires ; il s’agit de l’hypothèse de conservatisme phylogénétique des niches des espèces au cours du temps (Faith 1992; Webb 2000; Webb *et al.* 2002; Losos 2008; Wiens *et al.* 2010). Ainsi la distance phylogénétique entre espèces peut être utilisée comme proxy des différences écologiques entre ces espèces, les espèces étant supposées d’autant plus proches d’un point de vue écologique qu’elles ne le sont d’un point de vue évolutif. Toutefois l’usage de la phylogénie comme proxy pour inférer des processus impliqués dans l’assemblage des communautés a fait l’objet de vives critiques (Mayfield & Levine 2010; Pavoine & Bonsall 2011; Gerhold *et al.* 2015). Ces auteurs soulignent notamment le manque de corrélation entre les mesures de dispersion phylogénétique et fonctionnelles (Swenson & Enquist 2009; Pavoine & Bonsall 2011) ainsi que la

dépendance des échelles spatiales et temporelles de la structure phylogénétique des communautés (Cavender-Bares *et al.* 2009).

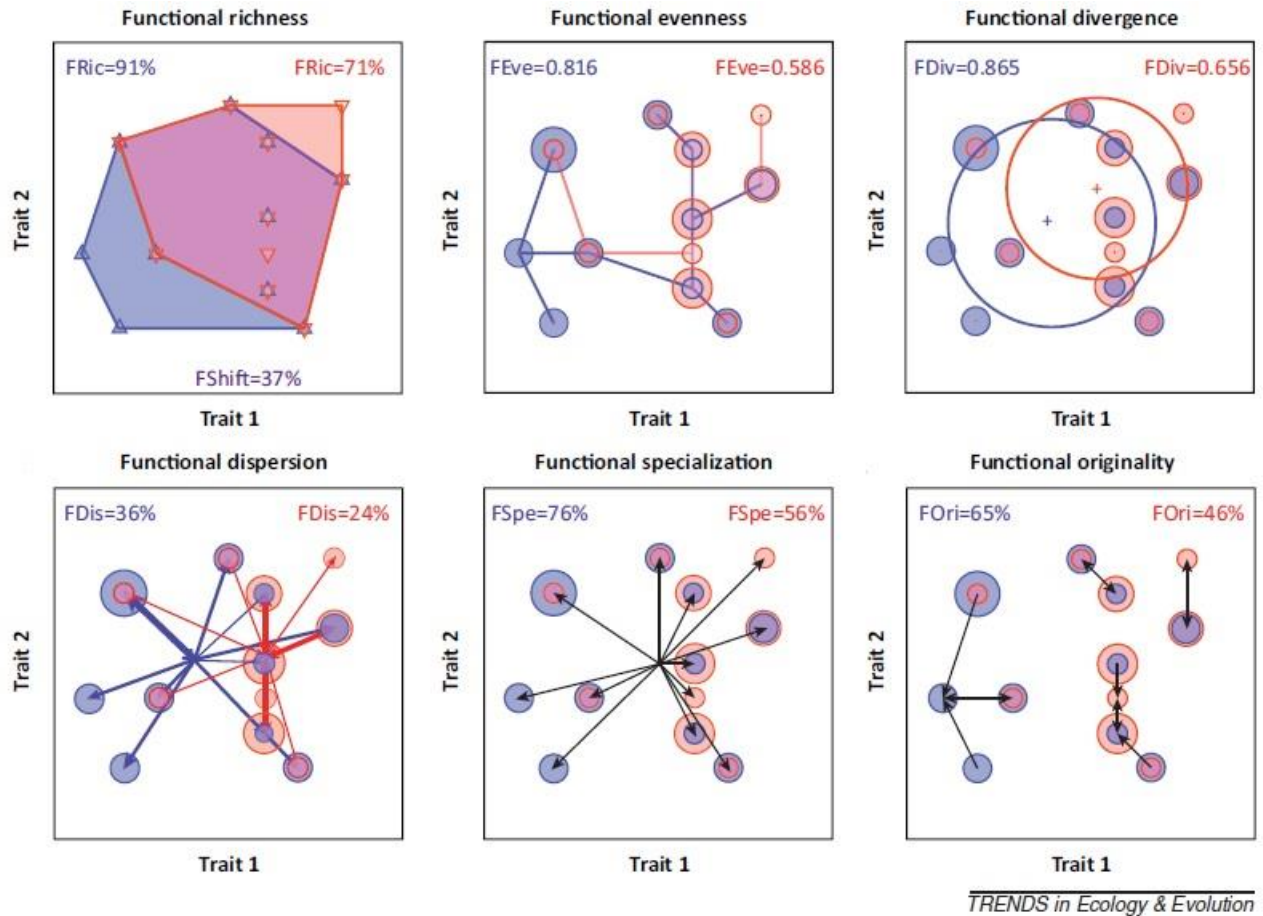


Figure 1.3 – Exemples d’indices de diversité fonctionnelle mesurés sur deux assemblages (en bleu et en rouge) (schéma modifié à partir de Mouillot *et al.* 2013).

1-3-3. Complémentarité des approches

La phylogénie est donc utilisée dans cette thèse en complément de l’approche fonctionnelle, permettant de rendre compte de stratégies écologiques non mesurées (car difficilement mesurables ou qui n’ont pas été prises en compte dans l’étude) et qui sont conservées au cours du temps. Idéalement, les trois principaux composants de la diversité (i.e. diversité spécifique, fonctionnelle et phylogénétique) doivent être prises en compte dans les études d’écologie des communautés afin d’inférer les processus responsables de la structure des communautés (Swenson 2011; **Figure 1.4**). Ainsi, un nombre croissant d’études intègrent les dimensions taxonomiques, fonctionnelles et phylogénétiques afin d’évaluer les processus qui agissent sur la structure des communautés animales et végétales (Swenson & Enquist 2009; Kraft & Ackerly

2010; Baraloto *et al.* 2012; Dehling *et al.* 2014; Arnan, Cerdá & Retana 2015; Blaimer *et al.* 2015; Cisneros, Fagan & Willig 2016; Liu *et al.* 2016). Ces études soulignent la complémentarité des trois facettes (taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle) de la biodiversité afin d’inférer les processus sous-jacents aux patrons de diversité observés. En effet, deux communautés qui se caractérisent par une diversité taxonomique similaire peuvent être composées d’espèces possédant des histoires phylogénétiques et des phénotypes similaires ou différents. Il est donc nécessaire d’intégrer la dimension phylogénétique et/ou fonctionnelle afin de déterminer quels sont les facteurs qui agissent sur la structuration des communautés (Devictor *et al.* 2010). La seule évaluation de la diversité taxonomique ne permet pas de déterminer quels processus d’assemblage sont en œuvre. Par exemple, la mise en évidence de l’influence relative du filtrage environnemental et de la limitation de dispersion sur une communauté d’espèces nécessite l’évaluation des patrons de diversité taxonomique et fonctionnelle (et/ou phylogénétique). En effet, une sous-dispersion fonctionnelle est attendue sous l’effet du filtrage environnemental, tandis qu’une agrégation taxonomique est attendue en réponse aux limitations de dispersion (Cilleros *et al.* 2016).

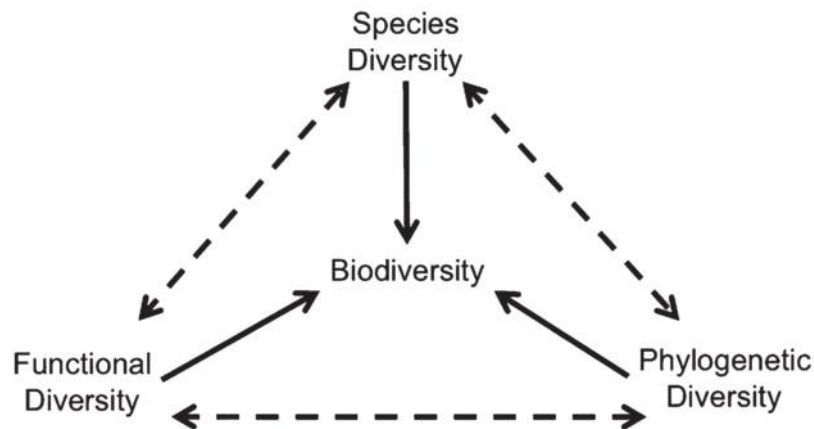


Figure 1.1 – Schéma représentant les trois principaux composants de la biodiversité (Swenson 2011).

1-4. Importance de l’échelle spatiale

L’importance relative des processus impliqués dans l’assemblage des communautés varie en fonction de l’échelle spatiale. Ainsi, l’effet de la compétition devrait être prédominant à faible échelle spatiale, c’est-à-dire à l’échelle des interactions directes entre individus ; en revanche, les limites de dispersion et le filtrage environnemental devrait davantage agir à des échelles plus larges puisque les caractéristiques environnementales telles que la topographie ou le climat varient sur des distances plus larges que les interactions entre individus (Weiher & Keddy 1995; Swenson *et al.* 2007; Cavender-Bares *et al.* 2009; **Figure 1.2**). Il est donc attendu que les patrons

de structure fonctionnelle et/ou phylogénétique des communautés varie avec l'échelle spatiale, reflétant ainsi les transitions entre les processus qui agissent sur les communautés.

A une échelle donnée (ex. **A**, **Figure 1.5**), la distribution des espèces peut dépendre de plusieurs facteurs ; ainsi il peut être difficile de définir le rôle respectif des facteurs qui agissent sur l'assemblage des espèces. Seules des méthodes permettant de partitionner la variance entre ces facteurs peuvent aider à déterminer les mécanismes qui régissent l'assemblage des communautés à cette échelle. Par ailleurs, des signatures antagonistes de plusieurs processus peuvent se masquer mutuellement, résultant en un pattern de structure fonctionnelle et/ou phylogénétique similaire à celui attendu au hasard. La méthode la plus pertinente pour mettre en évidence des processus aux signatures spatiales différentes consiste donc à étudier les patrons de diversité à différentes échelles spatiales.

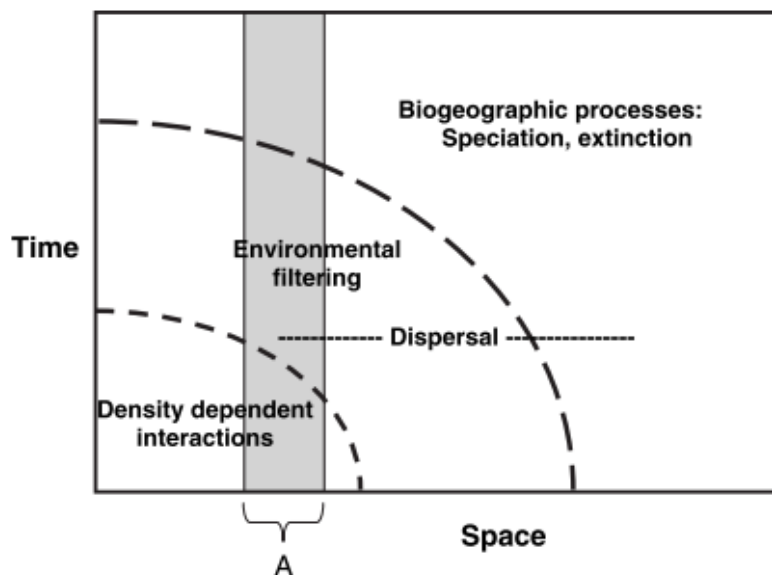


Figure 1.2 – Schéma représentant le rôle des différents processus qui régissent l'organisation des espèces à différentes échelles temporelles et en fonction de l'échelle spatiale de l'analyse (Cavender-Bares *et al.* 2009).

1-5. Les fourmis

1-5-1. Intérêt des fourmis dans les études de biodiversité

La plupart des études portant sur l'assemblage des communautés en région tropicale se sont focalisées sur les assemblages d'arbres. Les études sur les invertébrés, et en particulier les insectes, sont peu nombreuses malgré la très grande richesse spécifique au sein de ce groupe (Basset *et al.* 2012). Parmi les arthropodes, les fourmis constituent un modèle idéal pour les études de biodiversité, pour les raisons suivantes :

1) leur forte diversité et ubiquité à travers les différents écosystèmes terrestres (Hölldobler & Wilson 1990) ; la famille des Formicidae comprend plus de 13,300 espèces décrites à travers le monde, répartis en 17 sous-familles et 333 genres (www.antcat.org) et de nouvelles espèces sont régulièrement découvertes ;

2) la facilité à les récolter par diverses techniques peu coûteuses et rapides à mettre en place (Bestelmeyer *et al.* 2000). Le développement de ces diverses méthodes permet de collecter les fourmis inféodées à différentes strates de l'environnement, notamment les espèces de la litière et les espèces arboricoles. Par exemple, le protocole ALL (Ants of the Leaf Litter Protocol) a été développé pour l'échantillonnage ciblé des fourmis de la litière (Agosti & Alonso 2000) ;

3) le caractère sessile de la plupart des espèces de fourmis, qui établissent leurs colonies dans des nids stationnaires, permettant une surveillance des espèces au cours du temps ;

4) leur taxonomie est relativement accessible et bien résolue, notamment depuis les récents travaux moléculaires réalisés au niveau de cette famille (Moreau *et al.* 2006; Ward 2007; Rabeling, Brown & Verhaagh 2008; Ward *et al.* 2015). De nombreuses clés de détermination, photos d'espèces, et informations sur l'écologie et la distribution des espèces sont disponibles (ex : www.antwiki.org). Une importante base de données numériques a été développée, indiquant les références des spécimens et rassemblant des informations sur l'histoire de vie des fourmis (www.antweb.org). La base de données GABI (« Global Ant Biodiversity Informatics ») intègre les coordonnées géographiques des fourmis (d'après des données publiées et des bases de données privées) fournissant ainsi des informations sur la répartition spatiale des espèces (Guénard *et al.* 2017). La base de données *GlobalAnts* a été récemment développée dans le but de rassembler des informations sur la richesse spécifique, l'abondance, la composition et les traits fonctionnels des fourmis à l'échelle des communautés (Parr *et al.* 2017). Le développement de ces diverses bases de données permet une meilleure compréhension de la répartition des espèces à travers le monde, donnant lieu à des études à l'échelle globale (Dunn *et al.* 2009; Jenkins *et al.* 2011; Gibb *et al.* 2015) ;

5) leur important rôle écologique dû à la variété des rôles fonctionnels auxquels elles participent, notamment liés à l'aération du sol, la dispersion de graines et le cycle des nutriments, qui leur vaut la dénomination d' « ingénieurs écosystémiques » (Folgarait 1998) ;

6) de nombreuses associations ont été démontrées entre la morphologie des espèces et les fonctions écologiques associées (Weiser & Kaspari 2006). Par exemple, plusieurs études ont trouvé un lien entre la taille des fourmis, la longueur de leurs pattes et la complexité de l'habitat (Kaspari & Weiser 1999; Sarty, Abbott & Lester 2006; Gibb & Parr 2010, 2013). Ainsi la longueur des pattes et la taille du corps peuvent limiter le déplacement des fourmis à travers les interstices de la litière, une hypothèse formulée sous l'expression de « size-grain hypothesis » (Kaspari & Weiser 1999).

1-5-2. Règles d'assemblages des fourmis : généralités

La compétition a longtemps été considérée comme la force majeure qui structure les communautés de fourmis (Hölldobler & Wilson 1990; Cerdá, Arnan & Retana 2013). Les observations fréquentes de comportements agressifs en vue de l'expulsion de congénères pour monopoliser des ressources (ex. alimentaires ou sites de nidification) supportent cette hypothèse. L'existence de hiérarchies de dominance (Cerdá, Retana & Cros 1997), de territorialité (Adams 2016) et l'observation de patrons de co-occurrences d'espèces plus faibles qu'attendu au hasard (Gotelli & Ellison 2002; Sanders *et al.* 2007a; Camarota *et al.* 2016) soulignent également l'importance de la compétition dans la distribution des espèces de fourmis. Le résultat de la compétition détermine l'accès aux ressources et quelles espèces peuvent survivre et coexister dans un environnement donné, conditionnant ainsi le partitionnement des niches (Diamond 1975).

Par ailleurs, des variations importantes dans la composition des assemblages de fourmis sont observées en lien avec les conditions environnementales, soulignant l'importance des gradients environnementaux pour expliquer la diversité et la structure des assemblages de fourmis (Gotelli & Ellison 2002; Gibb & Parr 2010; Yates, Gibb & Andrew 2011; Yates *et al.* 2014; Arnan, Cerdá & Retana 2012, 2014; Wiescher *et al.* 2012). La température représente l'un des principaux facteurs abiotiques susceptibles d'influencer l'établissement d'une espèce dans un milieu, permettant ainsi d'expliquer des variations de diversité des assemblages de fourmis dans différentes régions (Sanders *et al.* 2007b; Dunn *et al.* 2009; Jenkins *et al.* 2011). D'autres facteurs tels que la topographie du milieu (Vasconcelos, Macedo & Vilhena 2003), la couverture forestière (Chen *et al.* 2015) ainsi que la texture du sol (Schmidt, Schoereder & Caetano 2016; Costa-Milanez *et al.* 2017) peuvent jouer un rôle important dans la distribution des espèces de fourmis.

1-6. Objectifs et structure de la thèse

L'objectif général de cette thèse est de contribuer à la compréhension des facteurs qui déterminent la distribution et la coexistence des espèces. Plus spécifiquement, cette thèse vise à comprendre comment la myrmécofaune est structurée le long de gradients environnementaux et géographiques en forêt tropicale. Ce travail porte sur des communautés de fourmis de la litière collectées dans cinq sites en forêt guyanaise, rassemblant un total de 458 espèces (**Annexe 7.1**). Le rôle des limites de dispersion et des filtres biotiques et abiotiques sont évalués à partir des patrons de diversité en utilisant une approche multidimensionnelle de la diversité. Sont ainsi étudiées les dimensions taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle des assemblages de fourmis, le long de gradients environnementaux et géographiques. Ce

travail vise donc à définir le rôle de différents processus écologiques (dispersion, filtres biotiques et abiotiques) à partir de patrons de diversité de la communauté, et ce, en considérant les trois facettes de la diversité, à différentes échelles spatiales. Les résultats sont présentés dans ce manuscrit sous la forme d'articles scientifiques soumis (**Articles I et II**) et en voie de soumission (**Articles III et IV**).

Puisque l'influence relative des différents processus d'assemblage est supposée varier en fonction de l'échelle spatiale (**Figure 1.5**), nous avons choisi une approche consistant à évaluer le rôle de chaque processus à l'échelle spatiale à laquelle sa signature devrait être observable. Ainsi, le rôle des limites de dispersion a été évalué à l'échelle régionale (**Article IV**). Le rôle du filtrage environnemental a été évalué à l'échelle du site (**Articles II et III**) et à l'échelle régionale (**Article IV**). Des variations environnementales entre assemblages à l'échelle d'un site de récolte ainsi qu'à l'échelle de la région devraient permettre de détecter un effet du filtrage environnemental à ces deux échelles spatiales. Le rôle des limites de dispersion n'a pas été évalué entre assemblages à l'échelle du site car nous avons supposé que cette échelle spatiale était trop faible pour que la signature de ce processus soit observable. Enfin, le rôle des interactions compétitives a été évalué à l'échelle des points de récolte au sein de chaque parcelle (**Articles II et III**). Nous avons supposé que l'effet des interactions entre espèces doit être visible à une échelle spatiale très fine, correspondant à l'échelle à laquelle les individus entrent en interaction. Dans ces études, nous avons supposé que cette échelle correspond à l'échelle des points de récolte au sein de chaque parcelle (cf. **Figure 2.4**).

Avant d'aborder ces études, la méthodologie générale de cette thèse est présentée dans le chapitre suivant (chapitre 2). Ce chapitre intègre une étude (**Article I**) que nous avons réalisée afin d'évaluer la complémentarité des deux pièges de récolte utilisées dans cette thèse (i.e. piège à fosse et mini-Winkler) pour mesurer la diversité fonctionnelle des communautés de fourmis. La complémentarité de ces deux pièges pour estimer la diversité spécifique est reconnue depuis longtemps (Olson 1991; Agosti & Alonso 2000; Delabie *et al.* 2000). Dans cette étude, nous avons évalué si ces deux pièges permettaient de récolter des espèces possédant des traits morphologiques différents, et si cette complémentarité était cohérente entre deux habitats contrastés (i.e. *terra firme* et bas-fonds). Cet article est en révision pour la revue *Insect Conservation and Diversity* :

- **Article I** : « Capturing functional diversity of leaf litter ant assemblages »

Dans le chapitre 3, nous nous sommes attachés à déterminer le rôle du filtrage environnemental et de l'exclusion compétitive (i.e. filtres abiotiques et biotiques) dans l'assemblage des communautés à l'échelle locale – c'est-à-dire à l'échelle d'un site de récolte, soit environ

100km². Pour cela, deux études ont été réalisées, chacune d'elle portant sur les récoltes effectuées au sein d'un unique site, à savoir Saül (**Article II**) et Itoupé (**Article III**). Dans la première étude du chapitre 3 (**Article II**), nous avons comparé les patrons de diversité taxonomique et fonctionnelle des assemblages de fourmis issus d'habitats contrastés (i.e. forêts de plateau, de pente et de bas-fond). Le rôle du filtrage environnemental et de l'exclusion compétitive sont évalués en analysant les patrons de diversité fonctionnelle entre espèces dans différents habitats et entre espèces qui co-occurrent localement, pour tester l'effet du filtrage environnemental et de l'exclusion compétitive, respectivement. Cet article est en révision pour la revue *Oecologia* :

- **Article II** : « Habitats shape taxonomic and functional diversity of Neotropical ant assemblages »

Dans la seconde étude du chapitre 3 (**Article III**), le rôle du filtrage environnemental et de l'exclusion compétitive sont étudiés en mesurant la variation de la diversité taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique des communautés de fourmis le long d'un gradient altitudinal. Cette étude a été réalisée à partir des récoltes effectuées le long du Mont Itoupé, deuxième plus haut sommet de Guyane française. L'acquisition d'un ensemble de données environnementales (i.e. données climatiques, de composition du sol et données LiDAR) a permis une évaluation du rôle de différents paramètres environnementaux dans les patrons de diversité des assemblages de fourmis le long du gradient altitudinal. Cet article est en préparation pour une soumission à la revue *Biotropica* :

- **Article III** : « Local variation of taxonomic, functional and phylogenetic diversity of ant assemblages along an elevational gradient »

Par la suite (chapitre 4), nous avons intégré la dimension spatiale afin de déterminer le rôle de facteurs environnementaux et spatiaux dans la variation de la diversité taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique des assemblages de fourmis. Nous avons ainsi cherché à déterminer le rôle respectif du filtrage environnemental et des limites de dispersion dans la distribution des espèces en forêt guyanaise. Cette étude (**Article IV**) englobe plusieurs sites de récolte de sorte à évaluer l'organisation des communautés de fourmis à l'échelle régionale. Des mesures de composition du sol et de structure de la végétation ont été effectuées dans chaque parcelle pour évaluer le rôle de l'environnement dans les patrons de diversité observés. Cet article est en préparation pour une soumission à la revue *Ecology* :

- **Article IV** : « The role of environment and space in structuring taxonomic, phylogenetic and functional diversity of ant assemblages in the tropical rainforest of French Guiana »

Au travers de ces différentes études, cette thèse vise à apporter des compléments à la connaissance fondamentale des facteurs qui déterminent la distribution des espèces de fourmis

1.6. Introduction – Objectifs et structure de la thèse

à différentes échelles spatiales en région tropicale. Ce travail s’inscrit également dans une démarche de contribution aux connaissances de la biodiversité présente en Guyane française. Parallèlement aux articles scientifiques, les données issues de la thèse vont permettre le développement de base de données numériques et de clés de détermination (travaux en cours de réalisation), visant à faciliter l’identification des espèces de fourmis sur le territoire guyanais, et de manière plus générale en région Néotropicale.

2. Méthodologie

2-1. Site d'étude : la Guyane française

2-1-1. Caractéristiques géomorphologiques et climatiques

La Guyane française est un département et région d'Outre-Mer situé sur la côte nord-est de l'Amérique du Sud entre le fleuve du Maroni (à l'ouest) et l'Oyapoque (à l'est). L'essentiel du territoire, soit plus de 95% de la région, est couvert par la forêt. Le relief de la Guyane se caractérise par de faibles contrastes topographiques, l'essentiel de la région se situant à une altitude comprise entre 100 et 200 mètres. Le territoire présente toutefois plusieurs montagnes et inselbergs isolés ; ainsi 4% du territoire est constitué de « forêts sub-montagnardes », situées à une altitude supérieure à 500m (Guitet *et al.* 2015). La région est donc constituée de différents paysages géomorphologiques (**Figure 2.1**), qui sont basés sur les conditions environnementales telles que l'altitude, la pente et le drainage du sol (Guitet *et al.* 2013).

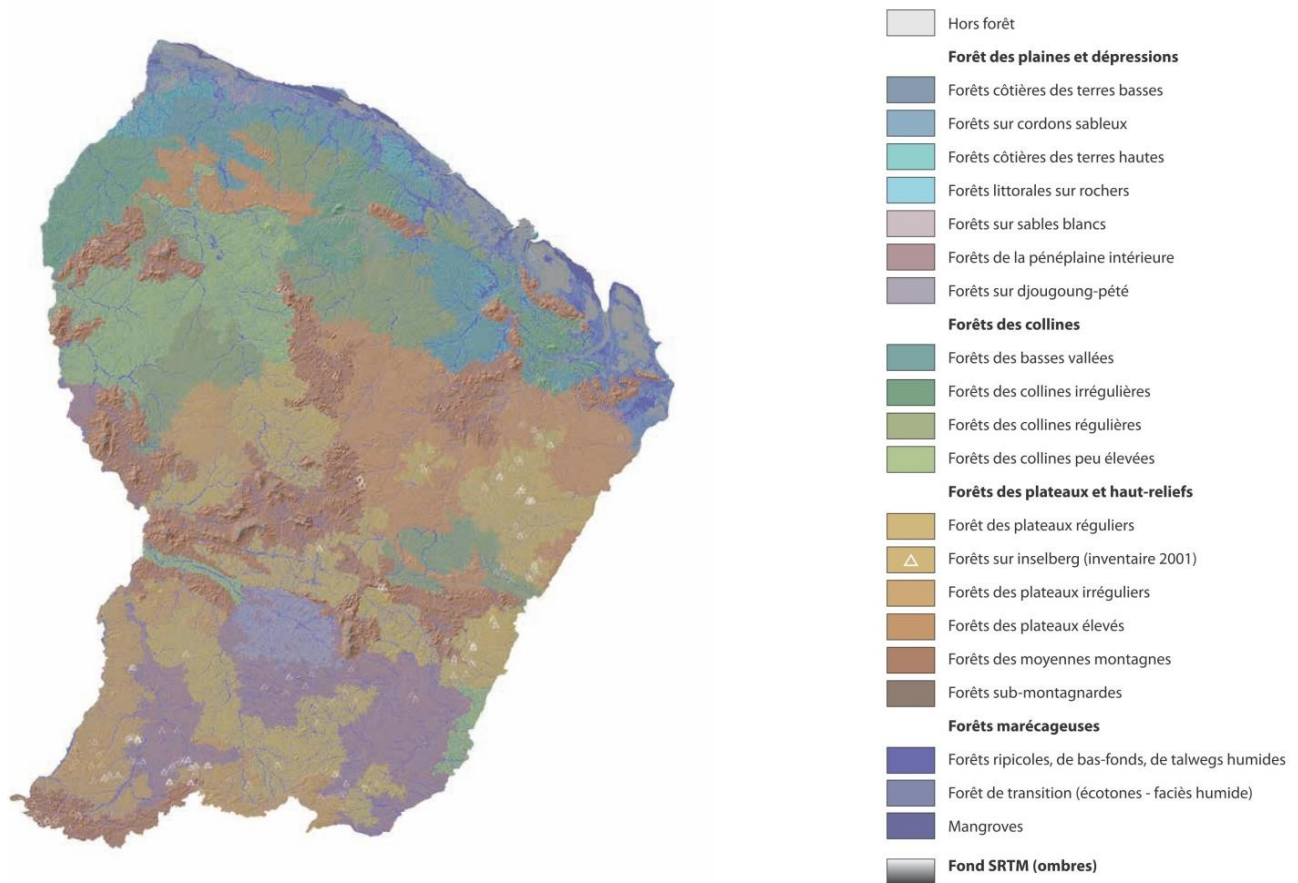


Figure 2.1 – Carte des habitats forestiers guyanais (Guitet et al. 2015).

2.1. Méthodologie – Site d'étude

Le territoire connaît un climat de type équatorial humide, influencé par la Zone Intertropicale de Convergence (ZIC), avec des températures moyennes avoisinant les 26°C. La position proche de l'équateur confère au territoire une bonne stabilité climatique. On observe ainsi de faibles amplitudes thermiques annuelles ainsi qu'une grande régularité des vents au cours de l'année. Les variations climatiques se définissent essentiellement par le régime des pluies, déterminé par les déplacements de la ZIC au cours de l'année. Selon la position de la ZIC, quatre saisons peuvent être identifiées : la grande saison des pluies (début avril à fin juin), la grande saison sèche (début juillet à fin novembre), la petite saison des pluies (début décembre à mi-février) et la petite saison sèche (mi-février à fin mars). Les précipitations annuelles sont de l'ordre de 3000 mm mais il existe un fort gradient de pluviométrie décroissant d'est en ouest (**Figure 2.2**). Il existe également de fortes variations interannuelles en raison du phénomène « El Niño » qui influence le territoire et se traduit par des années particulièrement sèches.

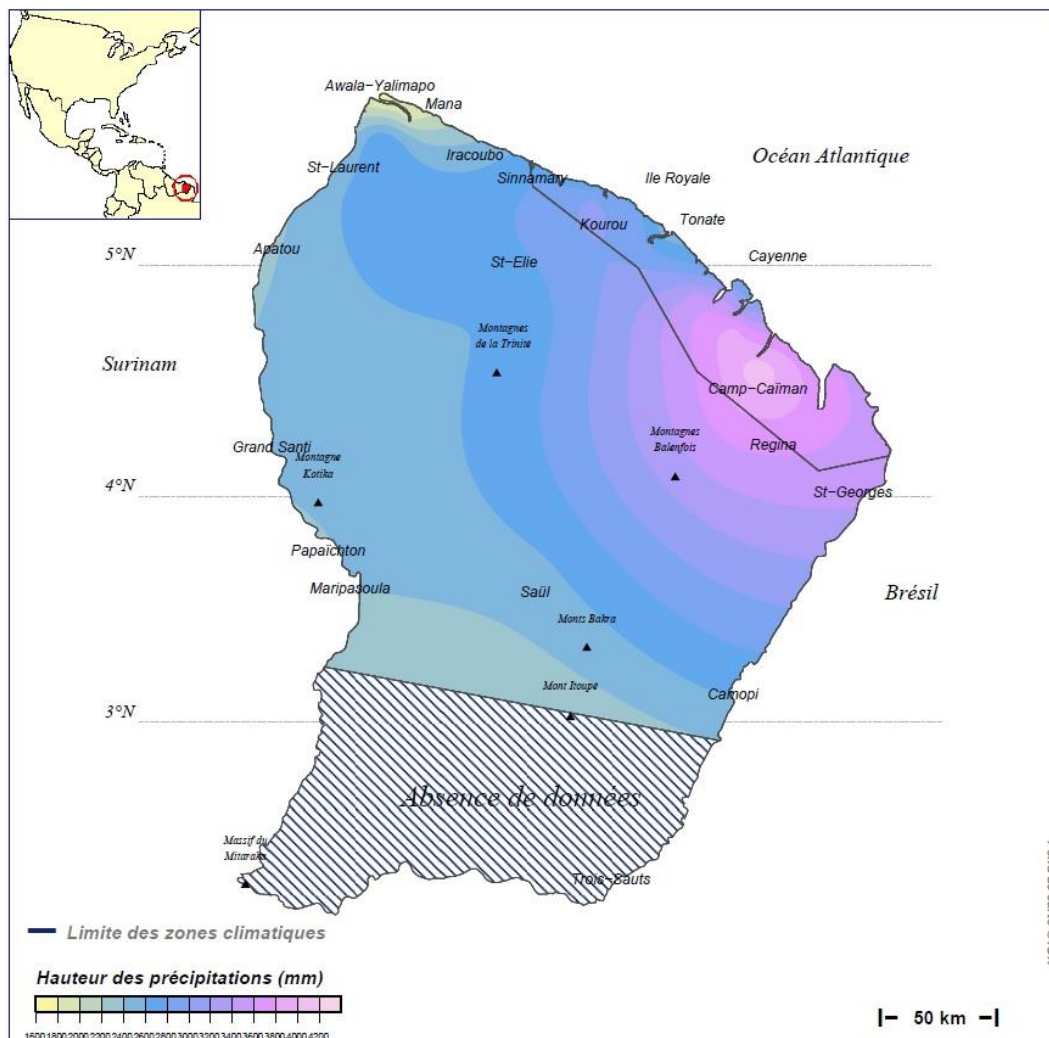


Figure 2.2 – Moyenne annuelle des cumuls pluviométriques (période 1981/2010, Météo France, édition 23-02-2016).

2-1-2. La biodiversité en Guyane française : enjeux et connaissances actuelles

Les changements induits par l'Homme conduisent à un appauvrissement de la biodiversité à travers le monde et, bien que situées au premier rang des préoccupations de conservation, les forêts tropicales restent fortement touchées par la déforestation et la fragmentation, parmi d'autres sources de perturbation (Malhi *et al.* 2014).

La forêt tropicale guyanaise représente l'une des dernières forêts tropicales qui demeurent très peu perturbées par les activités humaines récentes (Hammond 2005), jouissant d'une biodiversité exceptionnelle. La diversité végétale guyanaise est très forte, avec plus de 1800 espèces d'arbres sur le territoire, et entre 80 et 240 espèces par hectare (Baraloto *et al.* 2013).

D'après les études sur les communautés de fourmis réalisées en Guyane française ces dernières années (Groc 2011; Salas-López 2016), on peut raisonnablement estimer que la richesse spécifique de la myrmécofaune dans la région dépasse 1.000 espèces. La myrmécofaune guyanaise est donc extrêmement riche ; toutefois les facteurs qui structurent les assemblages de fourmis en forêt guyanaise demeurent méconnus.

2-2. Sites de récolte

Huit sites ont été échantillonnés à travers la Guyane française (**Figure 2.3**), selon un protocole standardisé pour différents groupes taxonomiques, développé dans le cadre du projet stratégique DIADEMA du LabEx CEBA. Cette procédure vise à permettre une évaluation coordonnée des patterns d'assemblages des communautés animales et végétales appartenant à différents groupes taxonomiques, et ce, le long de gradients géographiques et environnementaux. Cette thèse s'inscrit donc dans ce projet qui réunit différentes équipes et dont les financements ont permis d'impliquer de nombreux collaborateurs ayant participé à l'acquisition des données cette thèse.

Parmi les huit sites échantillonnés, cinq sites sont inclus dans cette étude, à savoir Saül (crique Limonade), la Trinité, Kaw, le Mont Itoupé et Mitaraka (**Tableau 2.1**). En raison de l'important nombre d'échantillons récoltés, associé à un nombre conséquent d'étapes chronophages d'acquisition des données, les trois autres sites (Laussat, Paracou et le CSG) n'ont pas pu être traités dans cette thèse.

Entre cinq et neuf parcelles ont été échantillonnées dans chaque site de récolte (**Tableau 2.1**). Le choix des sites et des parcelles a été défini de sorte à représenter différents gradients environnementaux et géographiques susceptibles d'être déterminants dans la distribution des espèces.

2.2. Méthodologie – Sites de récolte

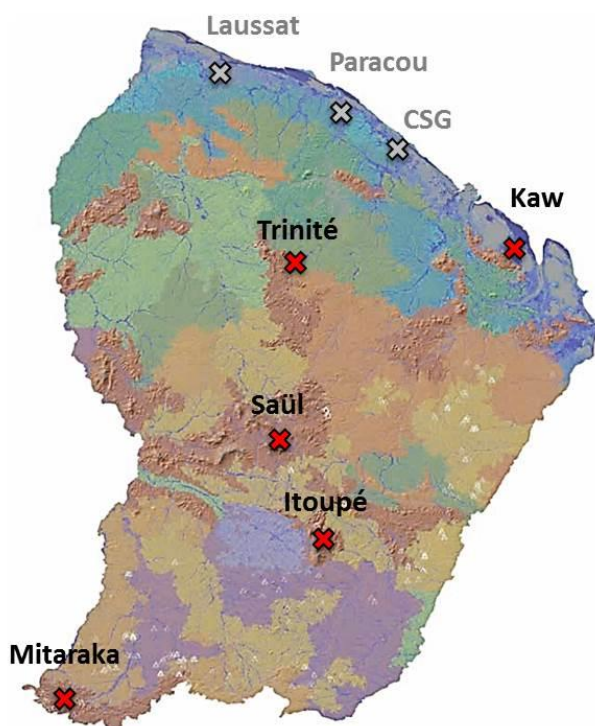


Figure 2.3 – Carte des habitats forestiers en Guyane française (typologie définie par l’ONF) et sites de récolte des fourmis échantillonnés entre 2013 et 2017. Les sites marqués en gris ont fait l’objet de récolte mais n’ont pas pu être inclus dans cette thèse.

Tableau 2.1 – Informations sur la récolte des fourmis et la répartition des habitats forestiers échantillonnés dans chaque site de récolte. P = pot-piège ; W = mini-Winkler.

Sites	Période	Durée	Méthode	Nb. d'échantillons	Nb. de parcelles par habitat		
					Terra firme	Bas-fonds	Pente
Saül	Oct. 2013	15 jours	P	180	3	3	3
			W	180			
Trinité	Nov. 2013	3 jours	P	100	3	2	
	Avril 2017	10 jours	W	100			
Kaw	Mars 2014	5 jours	P	60	3		
			W	60			
Mitaraka	Mars 2015	15 jours	P	180	3	3	3
			W	180			
Itoupé	Nov. 2014	15 jours	P	180	9		
			W	180			

2-3. Gradients étudiés

Les trois principaux gradients évalués dans cette étude sont les suivants :

- Gradient d'habitats : les fourmis ont été récoltées dans quatre types d'habitats forestiers, à savoir des forêts de plateau (*terra firme*), des forêts de bas-fonds, des forêts de pente et des forêts de sables blancs ;
- Gradient altitudinal : des récoltes ont été effectuées le long du Mont Itoupé (2^{ème} sommet de Guyane) à 450m, 600m et 800m d'altitude, permettant d'évaluer la répartition des espèces le long de ce rare gradient au niveau de la Guyane. Il s'agit notamment d'évaluer le renouvellement dans la composition des assemblages à moyenne altitude et ceux en haute altitude, en raison de la fréquente présence d'une couverture nuageuse au sommet qui confère à cette forêt des caractéristiques environnementales particulières ;
- Gradient géographique : les récoltes effectuées dans différents sites à travers la Guyane française permettent d'évaluer l'influence de la distance spatiale dans la distribution des espèces.

2-4. Période et effort d'échantillonnage

Les récoltes ont été effectuées au cours de différentes missions entre 2013 et 2017 (**Tableau 2.1**), soit lors de la grande saison sèche (mi-juillet à mi-novembre) soit lors de la petite saison sèche (début mars à mi-avril). Effectuer les collectes de fourmis de la litière en saison sèche – et uniquement lors de jours non pluvieux – permet de s'affranchir, autant que possible, de biais d'échantillonnage dus aux conditions de terrain et de maximiser le nombre d'espèces récoltées. En saison des pluies, le lessivage fréquent voire parfois très important (par ex. au niveau des forêts de pente) peut être une importante source de perturbation pour l'installation et la pérennité des colonies de fourmis vivant et/ou fourrageant dans la litière. Il est par ailleurs recommandé d'éviter de collecter les fourmis au niveau de zones immergées ou lorsque la litière est très humide car l'activité des fourmis qui vivent et/ou fourragent dans et sur la litière peut être ralentie dans de telles conditions (Kaspari 2000). De plus, la performance de l'échantillonnage par tamisage (section **2-5-2**) est nettement amoindrie lorsque la litière est humide car les débris de litière récupérés et transférés dans le tamis risquent de s'agglutiner, ce qui peut fortement nuire à l'extraction des insectes présents dans cette portion de litière.

Le même protocole méthodologique a été utilisé pour l'ensemble des sites étudiés. En chaque site, plusieurs parcelles ont été échantillonnées (**Tableau 2.1**). Dans chaque parcelle, une aire de récolte de 30m * 40m représentait la zone d'échantillonnage des fourmis. Dans cette zone, nous avons défini 20 points de récolte, espacés de 10m du point le plus proche (**Figure 2.4**). En

chaque point de récolte, les fourmis ont été récoltées à l'aide de deux pièges complémentaires, le piège à fosse (appelé aussi « pot piège ») et le mini-Winkler (voir section « Méthodes d'échantillonnage »). Ce design méthodologique a été défini conformément aux recommandations du protocole ALL (« Ants of the Leaf Litter ») développé par Agosti & Alonso (2000), communément utilisé dans les études sur la diversité des fourmis tropicales (Groc *et al.* 2009). Ce protocole suggère de définir 20 points d'échantillonnage espacés de 10 mètres et recommande l'utilisation du mini-extracteur Winkler et du piège à fosse en chaque point de récolte, de sorte à collecter au moins 70% de la myrmécofaune.

2-5. Méthodes d'échantillonnage

2-5-1. Pot-pièges (« pitfall traps »)

Ce piège consiste à placer dans le sol un pot en plastique partiellement rempli d'un mélange d'eau, de savon et de sel. Le piège doit être entièrement enterré de sorte à ce qu'il ne soit pas visible et ainsi que les fourmis se déplaçant à la surface du sol tombent dans le pot. Une assiette en plastique est maintenue à environ 10cm au-dessus du sol de sorte à protéger les pièges d'éventuels débris provenant des arbres et de la pluie (**Figure 2.4**). L'eau savonneuse salée placée dans le gobelet est utilisée en raison de ses propriétés non attractive et non répulsive. De plus, le détergent empêche les organismes tombés dans le piège d'en ressortir, tandis que le sel retarde leur décomposition, ainsi les organismes sont bien conservés jusqu'au retrait des pièges. Après 72h d'échantillonnage ininterrompu, les pièges sont retirés et les organismes piégés sont transférés dans des pots remplis d'alcool à 70° le jour de la récolte. Cette méthode est simple, peu onéreuse et rapide à mettre en place. Cette méthode permet la récolte de fourmis indépendamment de leur période d'activité, ciblant essentiellement les fourmis fourrageant activement à la surface de la litière (Bestelmeyer *et al.* 2000).

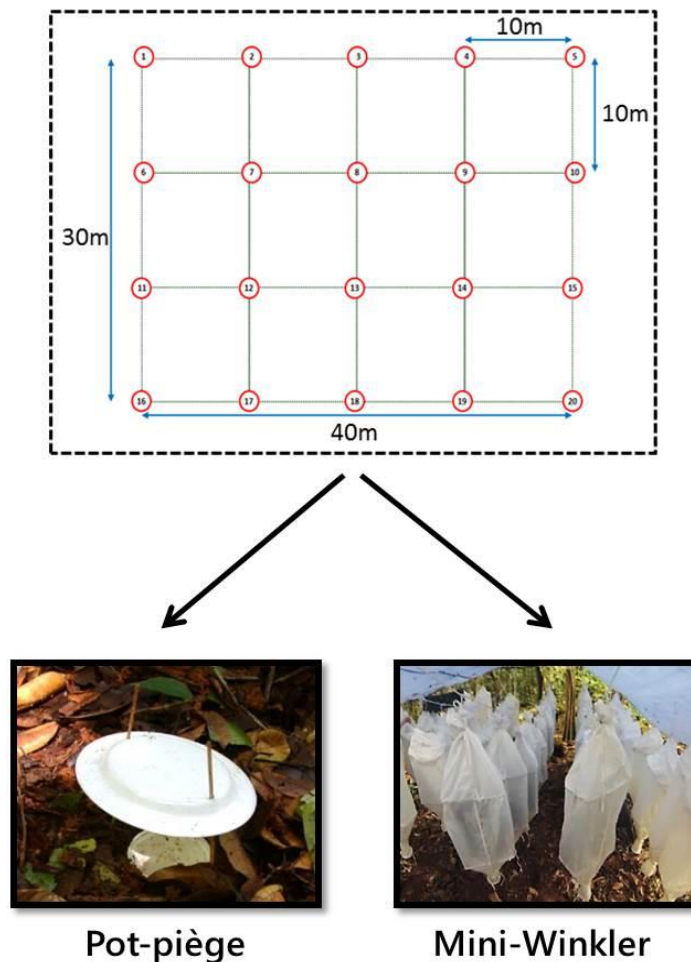


Figure 2.4 – Grille de récolte dans chaque parcelle, et photos des méthodes d'échantillonnage des fourmis en chaque point de récolte.

2-5-2. Mini-extracteurs Winkler

Cette méthode consiste à collecter des échantillons de litière sur une surface d'un mètre carré que l'on tamise avant de la placer dans un sac numéroté pour une extraction ultérieure sur le lieu d'installation des mini-extracteurs (ou « mini-Winkler »). Dans cet appareillage, la litière tamisée est transférée dans un sac maillé suspendu au-dessus du sol, placé à l'intérieur d'un sac en coton (**Figures 2.4 & 2.5**). Un gobelet en plastique est préalablement placé en bas du sac en coton, contenant de l'alcool à 70°. Ce procédé permet de séparer les organismes vivants des débris de litière collectés dans le tamis. Le piège est maintenu ainsi pendant 48h, délai recommandé par le protocole ALL (Agosti *et al.* 2000a). Cette méthode est fortement recommandée pour les inventaires de fourmis du sol dans des habitats forestiers dans lesquels la litière est abondante (Bestelmeyer *et al.* 2000; Gotelli *et al.* 2011), tels que dans les forêts

tropicales (ex. Olson 1991; Fisher 1999). Cette technique est particulièrement efficace pour la récolte de fourmis de petite taille, cryptiques et peu mobiles nichant dans la litière ou dans le sol (Bestelmeyer *et al.* 2000).

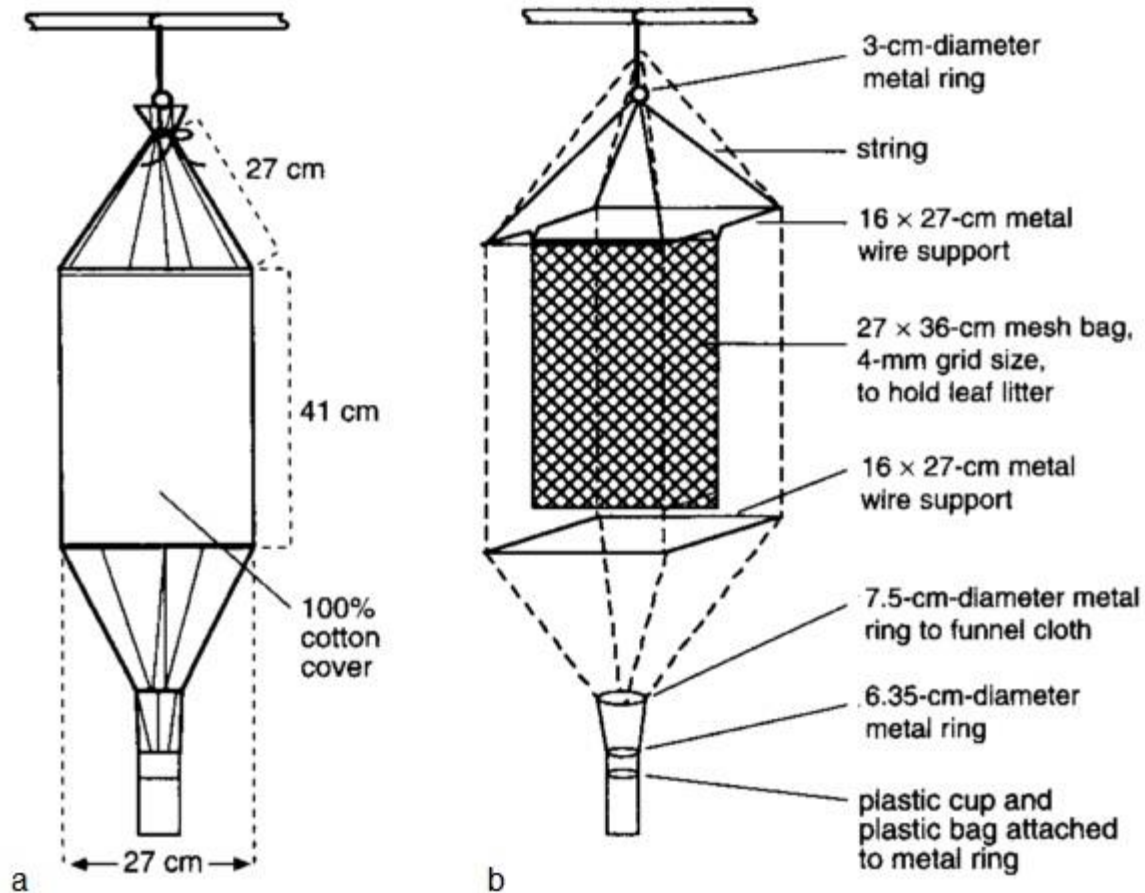


Figure 2.5 – Informations sur le mini-Winkler. (a) Dimensions du sac en coton dans laquelle la litière est déposée ; (b) vue en trois dimensions détaillant le contenu du sac en coton (Fisher 1999; Bestelmeyer *et al.* 2000).

2-5-3. Choix et complémentarité des méthodes d'échantillonnage

De nombreuses méthodes ont été développées pour la récolte des fourmis, chacune d'elle étant biaisée en faveur d'espèces présentant certains attributs, tels qu'en lien avec la taille et le comportement des individus. A cet effet, une recommandation commune est d'appliquer un inventaire structuré dans lequel plusieurs méthodes sont utilisées simultanément de sorte à générer un inventaire le plus complet en termes de nombre d'espèces (Bestelmeyer *et al.* 2000; Delabie *et al.* 2000; King & Porter 2005; Lopes & Vasconcelos 2008).

Les deux méthodes utilisées dans cette thèse sont considérées comme des méthodes de collecte complémentaires pour l'estimation de la richesse spécifique d'une surface prospectée (ex. Olson 1991; Delabie *et al.* 2000; Lopes & Vasconcelos 2008) bien que ces techniques donnent lieu à une certaine redondance dans les espèces collectées. Ainsi le protocole ALL qui recommande l'usage de ces deux méthodes est un protocole validé et couramment utilisé, et son application dans cette thèse permet de comparer les résultats obtenus avec ceux de diverses études réalisées à travers le monde (Fisher *et al.* 2000; Lopes & Vasconcelos 2008; Donoso & Ramón 2009; Groc *et al.* 2009). De plus, appliquer la même méthodologie permet d'intégrer ces différentes études en vue de tester des hypothèses à l'échelle globale (Ward 2000; Dunn *et al.* 2007, 2009; Jenkins *et al.* 2011).

Bien que l'usage conjoint du pot-piège et du mini-Winkler soit recommandé en raison de la complémentarité de leur ciblage spécifique, aucune étude n'a mesuré l'ampleur des différences morphologiques des fourmis ciblées par l'une ou l'autre méthode. Plusieurs études ont démontré que les fourmis collectées par les pots-pièges sont en moyenne de plus grande taille que les fourmis collectées à l'aide de la méthode du mini-Winkler (Olson 1991; Parr & Chown 2001). Toutefois il serait intéressant de mesurer les différences relatives à d'autres traits morphologiques, qui traduiraient des variations dans les rôles fonctionnels des fourmis ciblées par l'une ou l'autre des méthodes. Ce travail a fait l'objet d'un article soumis dans le journal *Insect Conservation and Diversity* (**Article I**). Cette étude confirme que les deux pièges sont complémentaires pour mesurer la richesse spécifique des assemblages de fourmis en forêt tropicale. En termes de diversité fonctionnelle, l'usage conjoint des deux pièges trouve sa justification dans les forêts de *terra firme* tandis que les deux méthodes aboutissent à des niveaux de diversité fonctionnelle similaires dans les forêts de bas-fond. La saturation en eau du sol et l'inondation saisonnière dans les forêts de bas-fond sont probablement des facteurs limitant pour l'installation des colonies de fourmis de la litière, notamment pour les espèces à nidification hypogée. En raison de la plus faible diversité fonctionnelle des communautés de fourmis des bas-fonds, les deux pièges aboutissent à la récolte de fourmis similaires dans cet habitat (**Article I**).

2-6. Acquisition des données taxonomiques

2-6-1. Identifications morphologiques

L'acquisition de la base de données taxonomique passe par plusieurs étapes :

- séparer les fourmis des autres organismes présents dans les échantillons ; en effet les pièges utilisés n'étant pas sélectifs, de nombreux organismes appartenant à des groupes

taxonomiques variés sont récoltés ; on retrouve par exemple des coléoptères, des orthoptères, des diptères ou encore des arachnides ;

- séparer les spécimens de fourmis par morpho-espèces ;
- épingler un spécimen par morpho-espèce pour chaque échantillon ; cette étape facilite l'identification des spécimens et permet leur numérisation (**Figure 2.6**) ;
- identifier les spécimens à l'espèce dans la mesure du possible (un code est attribué aux autres morpho-espèces) ;
- harmoniser les identifications entre les morpho-espèces récoltées dans les différents sites.

La phase d'identification morphologique des spécimens s'est déroulée entre 2014 et 2017. Ces identifications ont été réalisées avec l'aide d'un taxonomiste spécialiste des fourmis Néotropicales, le Pr. Jacques H.C. Delabie (Centro de Pesquisas do Cacau, Bahia, Brésil) lors d'une visite dans son laboratoire en octobre-novembre 2015. Les identifications des morpho-espèces disponibles à cette date (pour les sites Saül, Kaw et Trinité prospectés en 2013-2014) ont pu être vérifiées par le Pr. Delabie, fournissant une importante collection de référence (présente à l'UMR Ecofog) qui a guidé les identifications ultérieures. Des collections de références ont également été déposées au Laboratoire de Myrmécologie du Centro de Pesquisas do Cacau (CEPLAC, Bahia, Brésil) sous les références #5761 (mini-extracteurs Winkler) et #5762 (pot-pièges).

Un projet de numérisation des espèces de fourmis collectées lors de cette étude est en cours de réalisation (ex : **Figure 2.6**). Ce travail permettra de développer des clés de détermination des espèces récoltées sur le territoire guyanais, de sorte à faciliter les identifications ultérieures des spécimens récoltés en forêt guyanaise, mais aussi plus généralement en région Néotropicale.

2-6-2. Identifications moléculaires

Afin de faciliter le processus d'identification des espèces, en particulier pour les genres pour lesquels l'identification à l'espèce s'avère très difficile voire impossible à partir de critères morphologiques fiables (par ex. en raison de l'absence de clés valides), le gène ARNr 16S a été séquencé sur au moins trois spécimens par morpho-espèces. Cette procédure a permis de discriminer des spécimens de fourmis précédemment groupés sous le même nom de morpho-espèce ou, au contraire, de regrouper plusieurs morpho-espèces en une seule. Cette procédure a été réalisée entre 2014 et 2015 pour les espèces récoltées dans les sites suivants : Saül, Kaw et Trinité ; en 2016 pour le site d'Itoupé et en 2017 pour le site de Mitaraka.

2-7. Acquisition des données morphologiques

Afin d'intégrer la dimension fonctionnelle dans l'étude de la structuration des communautés de fourmis, des mesures morphologiques renseignant sur le mode de vie des espèces et leurs stratégies écologiques ont été réalisées entre 2016 et 2017. Les traits sélectionnés sont des caractéristiques renseignant sur les préférences de microhabitat, les stratégies de fourragement et le régime alimentaire des espèces. Les mesures suivantes ont été réalisées : longueur et largeur de la tête, longueur des mandibules, longueur du clypeus, longueur du scape antennaire, longueur de l'œil, longueur du fémur, largeur du pronotum et longueur de Weber (**Figure 2.6, Tableau 2.2**).

Pour chaque espèce, au moins quatre spécimens ont été mesurés lorsque cela était possible (moyenne = 3,7), soit un total de 1.674 spécimens pour lesquels les traits ont été mesurés. Les traits de chaque espèce sont ensuite représentés par la moyenne des valeurs obtenues pour l'ensemble des spécimens mesurés pour cette espèce. Pour les espèces polymorphiques et dimorphiques, seulement des fourmis de la caste ouvrière « minor » ont été mesurées. Les mesures ont été réalisées à l'aide d'un micromètre oculaire d'une précision de 0.01mm, monté sur une loupe binoculaire Leica M80 (Leica Microsystems, Heerbrugg, Switzerland).

2.7. Méthodologie – Acquisition des données morphologiques

Tableau 2.2 – Liste des traits morphologiques mesurés et supposées fonctions écologiques associées

Trait	Signification fonctionnelle supposée	Source
Longueur de la tête	Prédicteur de la masse corporelle ; indicateur de la quantité de ressources consommées	(Kaspari & Weiser 1999)
Largeur de la tête	Indicateur de la musculature mandibulaire, associée à la position trophique	(Kaspari 1993; Weiser & Kaspari 2006)
Longueur des mandibules	Renseigne sur la taille des proies capturées ; associée à la spécialisation trophique	(Fowler <i>et al.</i> 1991; Weiser & Kaspari 2006)
Longueur du clypeus	Ce trait est utilisé comme un indicateur du comportement d'absorption de liquides	(Davidson, Cook & Snelling 2004)
Longueur du scape antennaire	Associé aux capacités sensorielles, indicateur de la capacité d'une fourmi à naviguer et communiquer avec ses congénères	(Weiser & Kaspari 2006)
Longueur de l'œil	Indicateur du type de fourragement, du microhabitat et de la position trophique (les fourmis prédatrices et les fourmis hypogées ont des plus petits yeux)	(Weiser & Kaspari 2006)
Longueur du fémur	Indicateur de la vitesse de déplacement et la complexité de l'habitat (de longues pattes sont associées à des environnements simplifiés)	(Feener Jr., Lighton & Bartholomew 1988)
Largeur du pronotum	Prédicteur de masse corporelle, associé à la résistance à la dessiccation et à la température	(Kaspari & Weiser 1999)
Longueur de Weber	Proxy de la longueur corporelle totale, corrélé à des caractéristiques métaboliques et l'utilisation de l'habitat (à savoir, des fourmis de petite taille utilisent des espaces plus réduits)	(Weber 1938; Kaspari & Weiser 1999)

Au cours de cette thèse, l'ensemble des échantillons récoltés dans cinq des huit sites prospectés – Saül, Trinité, Kaw, Itoupé et Mitaraka – ont été triés, et les fourmis identifiées à l'espèce et mesurées. Cela représente un total de 1.400 échantillons traités (**Tableau 2.1**), 70.525 individus récoltés et identifiés, aboutissant à un total de 458 espèces appartenant à 66 genres. Les questions abordées dans cette thèse sont traitées en utilisant ce jeu de données.

2.7. Méthodologie – Acquisition des données morphologiques

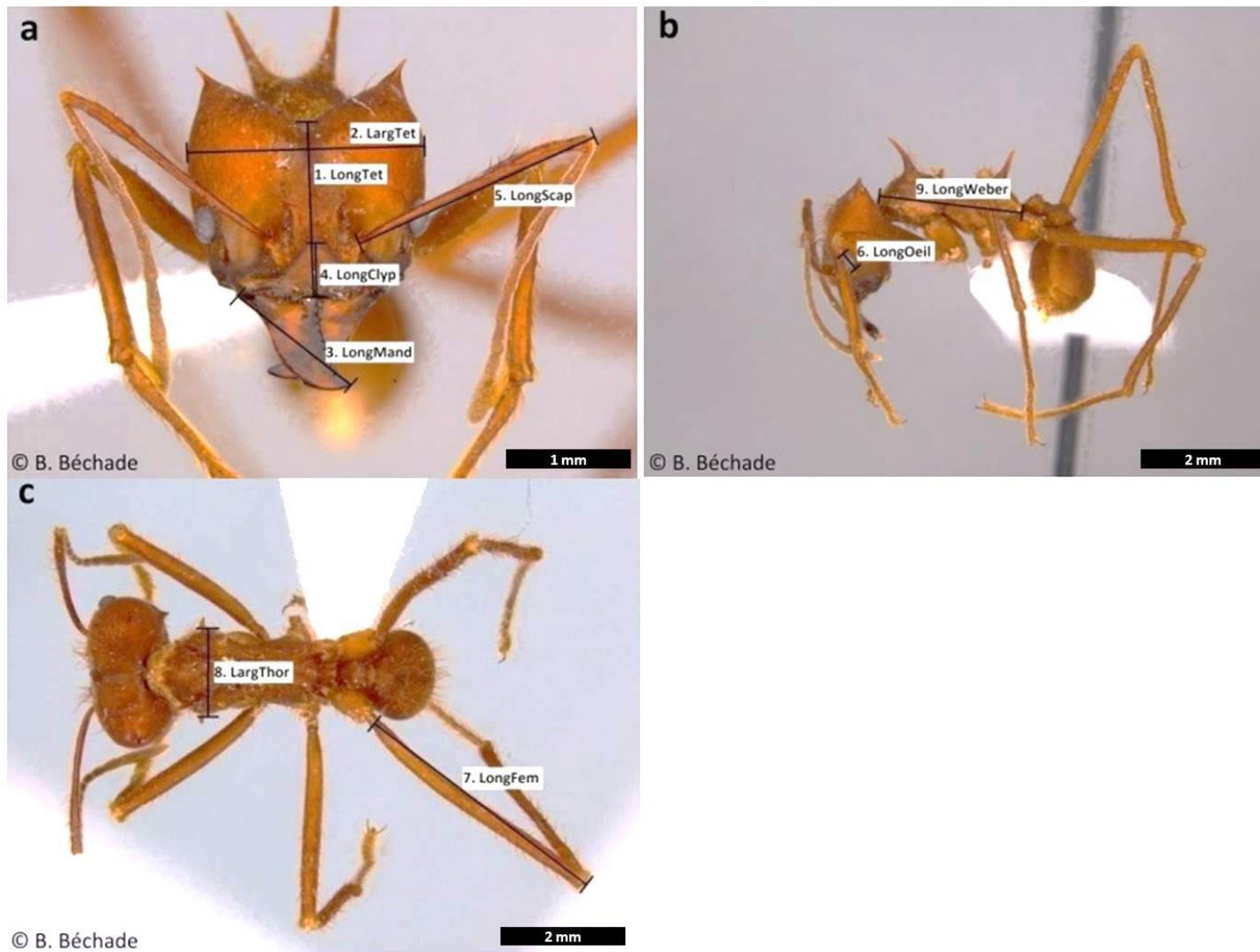


Figure 2.6 – Photographies d'une fourmi *Atta cephalotes* montée sur paillette, vue de face (a), en vue latérale (b) et en vue dorsale (c)

Article I – Capturing functional diversity of leaf litter ant assemblages

Under review in *Insect Conservation and Diversity*

Fichaux Mélanie^{1*}, Petitclerc Frédéric¹, Baraloto Christopher², Orivel Jérôme¹

¹ CNRS, UMR Ecologie des Forêts de Guyane (EcoFoG), AgroParisTech, CIRAD, INRA, Université de Guyane, Université des Antilles, Campus agricole, BP 316, F-97379 Kourou cedex, France

² International Center for Tropical Botany, Department of Biological Sciences, FIU, Miami, USA.

* **Correspondence:** fichaux.mel@gmail.com

Abstract

The extreme diversity of species and the environments in which they occurred have led to the development of a multitude of sampling methods for measuring the biodiversity. The choice of sampling methods is a crucial step for conducting biodiversity inventories, and depends on the focal taxa and the environment under study. For hyperdiverse groups such as arthropods, researchers generally employ a combination of sampling methods. For leaf-litter ant inventories, the association of pitfall traps and mini-Winkler extractors has proven to be efficient for adequately estimate species richness of a community, but little is known about their complementarity for measuring other dimensions of diversity. To address this gap, we collected ants in thirty-five plots distributed in five areas in the rainforest of French Guiana using both pitfall traps and mini-Winkler extractors and we measured metrics of functional diversity of ant assemblages. Two forest habitats were sampled in order to evaluate the consistency of complementarity between both methods across contrasted habitats. We found that the application of both methods yielded to values of functional diversity and community-weighted mean traits that differed from those obtained with each single method. These results highlight the complementarity of both traps for capturing ant functional diversity in tropical forests. However, these results were significant only in *terra firme* forests, while both methods yielded similar functional diversity in seasonally-flooded forests. The level of complementarity of pitfalls traps and mini-Winkler extractors for measuring functional diversity of ant assemblages thus depends on the habitat under study.

Keywords: sampling method, functional diversity, ants, tropical forest habitats

Introduction

From the fundamental question about how many species there are on Earth to the implementation of particular conservation programs, no universal ecological sampling protocol has been developed. Moreover, biological surveys often lead researchers to face a trade-off between the sampling intensity, the financial costs and the time for laboratory work to meet project deadlines (Souza *et al.* 2012). Selecting a collecting method(s) thus represents a particularly crucial step for adequately characterizing an animal community while satisfying financial and temporal aspects of the research studies. As a consequence, a variety of sampling methods have been developed according to the focal taxa, the strata under study and/or the goal of the study (e.g. Erwin 1989; Sparrow *et al.* 1994; Bestelmeyer *et al.* 2000; Southwood & Henderson 2000; Silver 2007). This is particularly true for arthropods because of their highly diverse taxonomic diversity, ecology and abundance. Even though some sampling protocols have proven to be efficient to estimate the species richness of particular taxonomic groups, their adequacy for the determination of other dimensions of biodiversity still remains mostly unknown.

Ants (Hymenoptera: Formicidae) are a valuable taxa for biodiversity inventories because of (i) their high abundance and dominance across terrestrial ecosystems and their moderate species richness, especially in the tropics (Groc *et al.* 2009; Silva & Brandão 2014); (ii) their implication in a wide range of key ecological functions such as predation, scavenging and seed dispersal (Folgarait 1998; Del Toro, Ribbons & Pelini 2012); and (iii) the existence of time- and cost-effective sampling methods (Agosti *et al.* 2000b). For ant species richness inventories, it has been advocated to combine several sampling methods in order to adequately sample the ant fauna (Delabie *et al.* 2000; Longino, Coddington & Colwell 2002). The methods commonly used for litter ant inventories include pitfall traps, extraction from the litter and baits (Alonso & Agosti 2000; Bestelmeyer *et al.* 2000; Delabie *et al.* 2000). Several authors have recommended the use of pitfall traps combined with litter extraction (using Winkler extractors) for collecting a large enough proportion of the leaf-litter ant fauna and thus for adequately characterizing the local litter ant community (Olson 1991; Delabie *et al.* 2000). Agosti and Alonso (2000) proposed a standard protocol for collecting ground-dwelling ants (the ants of the leaf litter, or ALL, protocol), which can be rapidly implemented and ensures the collection of at least 70% of the ant fauna (Delabie *et al.* 2000). However, the effectiveness of this protocol for measuring different dimensions of diversity has not been clearly proven.

Along with species diversity, functional diversity represents an important aspect of biodiversity to be considered in biodiversity surveys. With recent methodological and conceptual advances (e.g. Cornwell, Schilck & Ackerly 2006; McGill *et al.* 2006; Kraft *et al.* 2008; Cadotte *et al.* 2011), the

quantification of ecological differences and similarities among co-occurring species has become the focus of a number of studies. The use of functional traits enables researchers to identify sets of organisms with common features and, conversely, to detect organisms with original traits. Trait-based approaches are often used to evaluate changes in biodiversity after disturbance (Villéger *et al.* 2010; Liu *et al.* 2016) or to understand patterns of species assembly (Paine *et al.* 2011; Wiescher *et al.* 2012; Baraloto *et al.* 2012; Yates *et al.* 2014).

The choice of method to sample the focal taxa can determine the outcome of the study by filtering the range of traits displayed by the species collected. In ants for instance, pitfall traps have been reported to favor the collection of large and active ant species, whereas Winkler extractions favor small-sized, cryptic species (Olson 1991; Bestelmeyer *et al.* 2000; Silva *et al.* 2013). However, to our knowledge, no study has quantified the differences in the functional diversity and composition of tropical ant communities collected by each sampling method, based on precise morphological measurements. To address this shortcoming, we analyzed the extent to which pitfall trap collection and mini-Winkler extraction represent complementary or redundant methods to quantify functional diversity of leaf-litter ant communities. We employed both sampling methods in the same thirty-five plots distributed within five localities in the rainforest of French Guiana. As a second objective, we evaluated whether patterns of functional dissimilarity between methods were consistent across the two contrasted habitats sampled (i.e. *terra firme* and seasonally-flooded forests).

Materials and methods

Study sites

Ants were sampled in thirty-five plots located within five regions of French Guiana – Kaw Mountain, Saül area, the Mont Itoupé, the Natural Reserve of Trinité and the Mont Tumuc-Humac (**Appendix S-I.1**). The region experiences an equatorial humid climate affected by the Inter-Tropical Convergence Zone (ITCZ), with mean annual temperatures of around 26°C and a mean humidity of 80%. Ant collections were performed between 2013 and 2017, during the dry season. The sampled plots were established in two different forest habitats, i.e. *terra firme* (27 plots) and seasonally-flooded forests (8 plots). These habitats strongly differed in soil properties and seasonal water stress, and their associated forest structure (Baraloto *et al.* 2011). Soil waterlogging is rare in *terra firme* forests, while soil surfaces in seasonally-flooded forests are submerged for at least two consecutive months each year (Baraloto *et al.* 2007; Ferry *et al.* 2010; Soares *et al.* 2013).

Ant sampling and identification

Each plot represented an area of 30m x 40m, within which we established a grid system of 20 points separated by at least 10m, as recommended by the ALL protocol (Agosti & Alonso 2000). At each sampling point, we collected ants using the two following methods:

- *Pitfall traps*: we positioned a plastic cup partially filled with a solution of water, soap and salt, which was left in the ground for 72 hours. We used this mixture to prevent insects from escaping and the decay of caught individuals, and due to its neutral attraction (non-repellent and non-attractive). Pitfall traps (hereafter referred to as “Pitfalls”) were sheltered from direct rainfall by a plastic dish supported approximately 10 cm above ground level by wooden sticks. All pitfall samples were then transferred into 70% ethanol.

- *Mini-Winkler sacs*: this method consisted to collect 1m² leaf-litter samples and to extract ants from these samples using mini-Winkler extractors (hereafter referred to as “Winklers”). In this apparatus, the sifted litter is held in a mesh sack suspended inside a larger cotton enclosure. A plastic cup containing 70% ethanol is placed at the bottom of the cotton sack to collect insects that drop from the mesh sack over a period of 48 hours.

Ants were then identified to species level whenever possible, or assigned a morphospecies number code. Voucher specimens were deposited in the Laboratorio de Mirmecologia, Cocoa Research Centre CEPEC/CEPLAC (Itabuna, Bahia, Brazil) under the references #5761 (mini-Winkler traps) and #5762 (pitfall traps). Morphological identifications were complemented by a molecular identification by sequencing the 16S rRNA in at least four specimens per morphospecies for which morphological identification proved to be problematic (for more details about the protocol, see Kocher *et al.* 2016).

Morphological data

For each ant species, at least four minor-caste workers of each species were randomly selected for measurements whenever possible; this relatively low threshold resulted from a necessary trade-off between the high number of species collected within the sampled areas and the high amount of time required to perform the measurements. Thirteen species could not be measured and were thus not included in the functional analyses. We measured nine morphological attributes using an ocular micrometer accurate to 0.01mm mounted on a Leica M80 dissecting microscope (Leica Microsystems, Heerbrugg, Switzerland). Traits were selected based on their expected link to resource and microhabitat use; more specifically, we measured traits associated to diet, foraging strategies and microhabitat preferences (**Table I.1**).

Table I.1 – List of morphological traits measured and their hypothesized ecological functions.

Traits	Hypothesized ecological functions
Weber's length	Proxy for body size, associated to habitat complexity (Weber 1938; Kaspari & Weiser 1999).
Head width	Indicator of mandibular musculature, associated to trophic position (Kaspari 1993; Weiser & Kaspari 2006).
Head length	Indicator of body size (Kaspari & Weiser 1999) and body mass which determines the quantity of resources consumed.
Pronotum width	Predictor of body mass (Kaspari & Weiser 1999).
Femur length	Indicator of foraging speed, associated to habitat complexity (Feener Jr. <i>et al.</i> 1988).
Scape length	Associated with sensory abilities (Weiser & Kaspari 2006), indicative of an ant's ability to navigate and move through its surroundings (Yates <i>et al.</i> 2014).
Eye length	Indicator of feeding behavior; hypogaecic ant species have smaller eyes compared to epigaeic ant species (Weiser & Kaspari 2006; Yates <i>et al.</i> 2014).
Clypeus length	Related to liquid absorption abilities (Davidson <i>et al.</i> 2004); clypeus length is here used as a surrogate for liquid feeding habits in ants.
Mandible length	Longer mandibles are associated with larger prey consumption (Fowler <i>et al.</i> 1991). In some cases (i.e. trap-jaw ants), sublinear to linear and long mandibles are used as extremely rapid trap for hunting and killing fast preys (Gronenberg, Tautz & Hölldobler 1993).

Data analyses

All analyses were conducted using R 3.4.4 statistical software (R Core Team 2018). Analyses were performed using species occurrence data, i.e. the number of sampling points per plot in which a species occurred (regardless of the number of species individuals) using one single sampling method. A single species could thus be recorded between 0 to 20 times per sampling method in each assemblage.

In order to evaluate the efficiency and complementarity of pitfall traps and mini-Winkler extractors, we compared the taxonomic and functional diversity of ant assemblages collected using each sampling method independently, as well as the diversity obtained by the combination of both methods. All analyses were conducted for both habitats separately (i.e. *terra firme* and seasonally-flooded forests) to assess whether the efficiency of sampling methods was similar in highly contrasted tropical habitats.

Taxonomic metrics - Taxonomic diversity was represented by Species Richness (SR), i.e. the number of species that occurred at least one time in each assemblage. The efficiency of the sampling for collecting a representative part of the species diversity in the region was evaluated comparing observed species richness and Chao 2 estimator of species richness obtained with each method.

Functional multivariate metrics - Functional diversity was estimated using the nine morphological traits of ant species in each assemblage. For each species, all traits except Weber's length were divided by

the latter trait to correct for individual body size (**Table I.1**). A principal component analysis (PCA) was then performed on a matrix of the log-transformed mean traits per species. The multivariate measures were calculated based on the first three principal components. We measured the Functional Richness (FRic, Villéger *et al.* 2008) of each ant assemblages collected by each sampling method or the combination of both methods. FRic represents the volume of the minimum convex hull occupied by all species of the assemblage (Cornwell *et al.* 2006); it corresponds to the range of species traits in a multidimensional trait space. Because the range is highly sensitive to outliers, we also measured the Functional Dispersion (FDis, Laliberté & Legendre 2010) and Functional Originality (FOri, Mouillot *et al.* 2008) of assemblages collected using each single method or the combination of both methods. FDis represents the mean distance of species to the center of the functional space filled by all species of the community, weighted by their occurrences. Functional Originality (FOri) measures the weighted mean distance to the nearest species in the functional space of the community, informing about the functional redundancy between species. The three functional indices were computed using the R “MultidimFD” function (Mouillot *et al.* 2013 <<http://www.ecolag.univ-montp2.fr/software>>).

Overall trait space for each assemblage was also estimated with a hypervolume method using the R “hypervolume” package (Blonder 2017). Unlike other multidimensional methods such as Functional Richness (Villéger *et al.* 2008), this hypervolume is not sensitive to outliers and allows holes in the trait space, giving a more accurate approximation of the real occupied functional space. This methods was used to quantify the proportion of hypervolumes that overlap between sampling methods, i.e. the fraction of them sharing the same functional space (Blonder *et al.* 2014). In order to reduce the number of dimensions (which is recommended for this analysis), we used the first three PCA axes to calculate the hypervolume for each assemblage. The units of hypervolumes are reported as the standard deviations of centered and scaled log-transformed trait values, raised to the power of the number of trait dimensions used (sd^{number} of dimensions). Hypervolumes were calculated with a fixed bandwidth of 1.6 for each axis and each assemblage. The overlap between the hypervolumes of each pairs of assemblages (i.e. assemblages of the same plot collected by Pitfall or Winkler) was calculated as a Jaccard overlap index = [volume(intersection Pitfall, Winkler) / volume(union Pitfall, Winkler)] varying between 0 (no overlap) and 1 (complete overlap). The overlap calculation was done for each of the 35 pairs of assemblages. We then generated 100 random communities for each assemblage and we calculated hypervolumes obtained with both sampling methods, in order to compare the 35 hypervolumes obtained with each technique with those obtained in random sets of species present in the respective assemblages. This analysis was performed in order to identify whether the traits of species of the 35 communities were clustered in one or both sampling methods. A reduction in the hypervolume (observed value lower than the 5th percentile) of species collected with one sampling method in an assemblage would indicate that this method selected for species with a small range of traits compared to all possible traits displayed by species collected with both sampling methods in the respective assemblage.

Functional univariate metrics - In order to evaluate variation in individual traits across sampling methods, the community-weighted mean value (CWM, Lavorel *et al.* 2008) were calculated for each of the nine morphological traits in the assemblages collected either by Pitfalls, Winklers or their association, using the R package “FD” (Laliberté, Legendre & Shipley 2014).

Statistical analyses - Because data were not normally distributed, statistical significance of differences in species richness (SR), functional richness (FRic), functional dispersion (FDis), functional originality (FOri) and the CWMs between methods (i.e. Pitfalls, Winklers and their association) among each habitat was calculated using the nonparametric statistical Kruskal-Wallis test. Pairwise Mann-Whitney *U* tests with critical *p*-values reduced to account for multiple tests were used to determine which methods showed significant differences in diversity metrics among each habitat.

Results

A total of 70,285 individuals have been collected across the 1,400 total samples from the five regions and the combination of pitfall traps and Winkler extractors. No ants were found in 4 Winkler samples (0.6%) and 43 Pitfall samples (6.1%). The specimens collected were distributed in 458 species belonging to 65 genera.

A higher number of individuals, species and genera were sampled using Winklers (58,725 individuals, 389 species and 59 genera) compared to Pitfalls (11,448 individuals, 287 species and 55 genera). The use of Pitfalls and Winklers thus allowed collecting 62.7% and 84.9% of the total number of species, respectively. A total of 69 species were unique to Pitfalls whereas 171 species were unique to Winklers.

An application of the Chao 2 richness estimator showed that 550 species (s.e. = 39) could be sampled in the study sites using only Winklers while 393 species (s.e. = 29) could be sampled using only Pitfalls. The association of both methods could allow the collection of 680 species (s.e. = 50), which means that we collected around 67% of the estimated number of species.

The number of species per assemblage collected using Winklers was much higher than that collected using Pitfalls in both habitats; the combination of both methods allowed collecting a higher number of species than both methods separately (**Figs I.1A-B**). Similar results were observed for Functional Richness, with much higher values in assemblages collected by Winklers compared to Pitfalls; the values obtained with the combination of both methods was similar to that obtained using Winklers alone (**Figs I.1C-D**). In *terra firme* forests, Functional Dispersion was lower using Winklers compared to combination of both methods (**Fig. I.1E**), while Functional Originality was lower using Pitfalls compared

to Winklers and the combination of both methods (**Fig. I.1G**). In contrast, no differences were found in Functional Dispersion and Originality between methods in swamp forests (**Figs I.1F-H**).

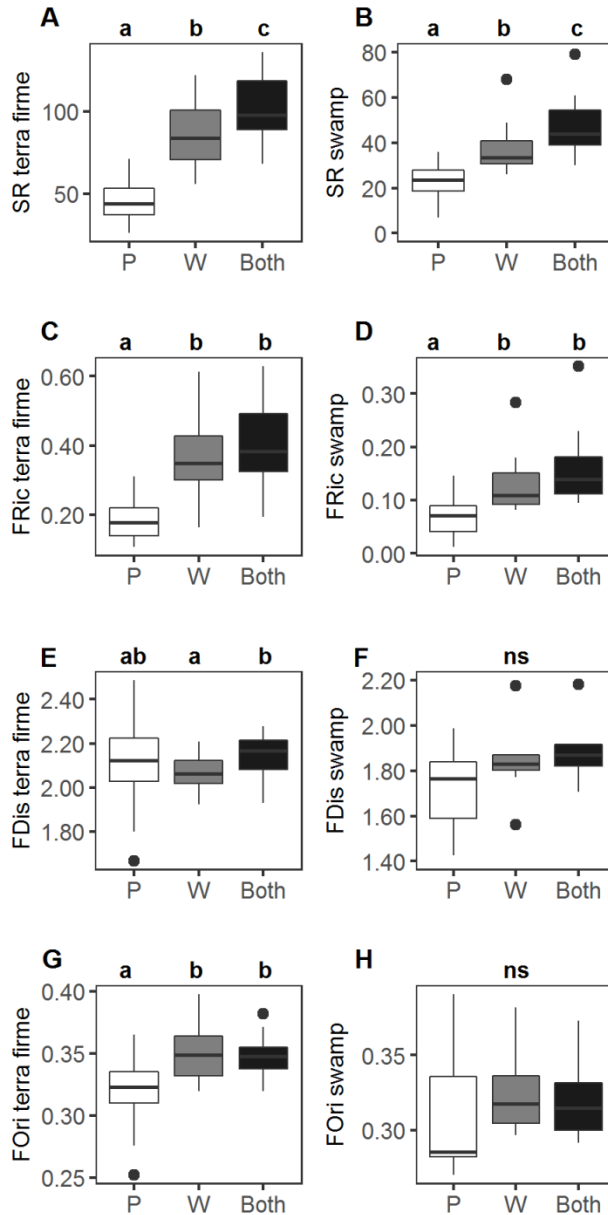


Figure I.1 – Comparison of diversity indices between sampling methods in both habitats. (A-B) Species Richness, (C-D) Functional Richness, (E-F) Functional Dispersion and (G-H) Functional Originality in assemblages collected by Pitfalls, Winklers and their combination in *terra firme* (left) and seasonally-flooded forests (“swamp”; right).

The sampling method had a strong effect on individual traits of *terra firme* ant communities (**Fig. I.2**). Ants collected using Winklers in this habitat had a longer and larger head, longer mandibles and a

larger pronotum (all traits relative to body size). In contrast, Pitfalls allowed collecting bigger ants, with longer femurs, scapes and eyes (relative to body size). The integration of both sampling methods provided intermediate values of traits, which differed significantly from those obtained with both methods for all traits except relative eye length and relative clypeus length (**Fig. I.2**). In swamp forests, the single-trait differences between both sampling methods and their association were non-significant (**Fig. I.3**).

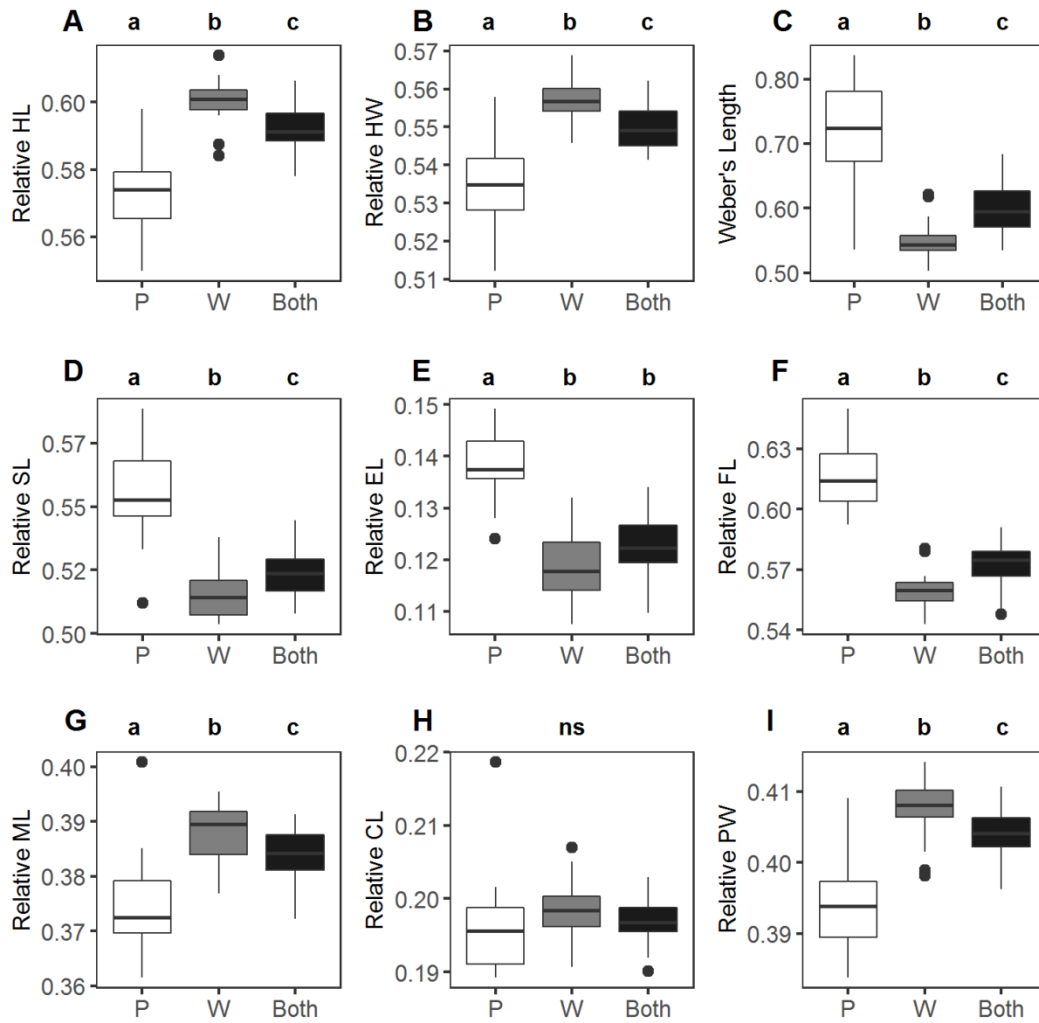


Figure I.2 – Community-weighted mean values (CWM) of all species in *terra firme* forests for each trait (log-transformed values). Different letters indicate significant pairwise differences using Mann-Whitney tests between methods for each trait ($p < 0.05$).

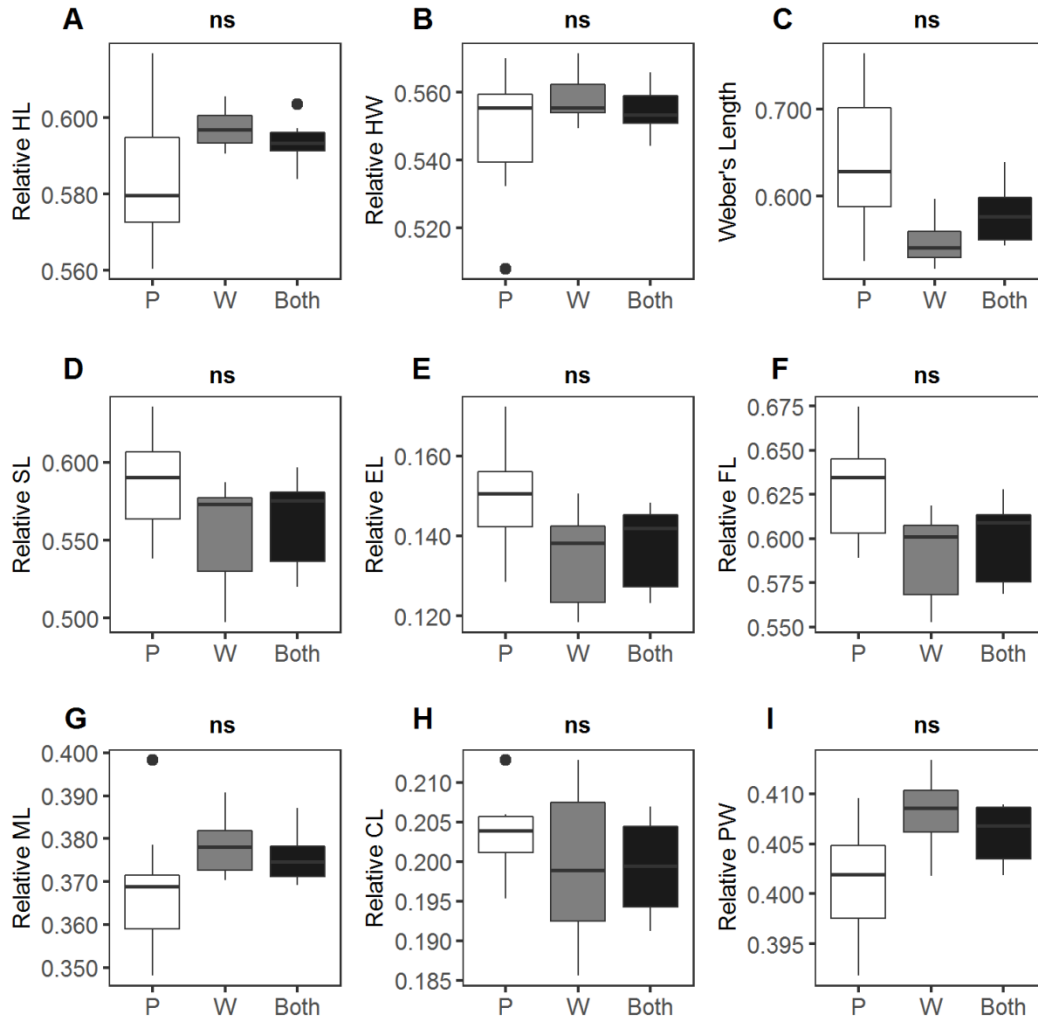


Figure I.3 – Community-weighted mean values (CWM) of all species in seasonally-flooded forests for each trait (log-transformed values). Pairwise comparisons between methods for each trait were performed using Mann-Whitney tests, and no significant differences have been found.

The measure of hypervolumes provided similar results to those obtained with Functional Richness; higher values were observed with the combination of both methods compared to Pitfalls, and similar results were observed between Winklers and the combination of methods. While hypervolumes obtained using Winklers were higher than those of Pitfalls in *terra firme* forests, similar values were observed across these two methods in swamp forests (**Fig. I.4**). The degree of overlapping among the hypervolumes of the different assemblages (i.e. Pitfalls vs. Winklers) was relatively high, and the unique fractions of Winkler hypervolumes were higher than those of Pitfall hypervolumes (**Table I.2**). We found a pattern of functional clustering in 40.7% (11/27) and 7.4% (2/27) of hilltop assemblages using Pitfalls and Winklers, respectively. In

contrast, 12.5% (1/ 8) of swamp assemblages were functionally clustered whatever the sampling method.

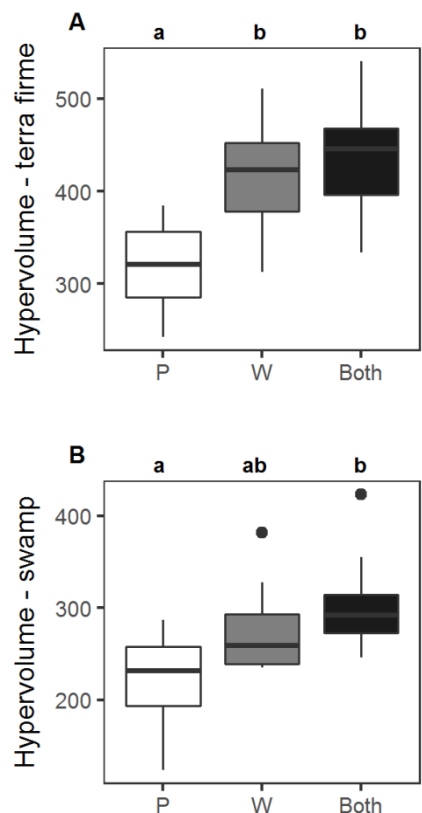


Figure 1.4 – Hypervolume sizes for each sampling method in each habitat. Different letters indicate significant pairwise differences using Mann-Whitney tests between methods for each habitat ($p < 0.05$).

Table 1.2 – Hypervolume-derived metrics representing the proportion of hypervolume overlap between Pitfall and Winkler assemblages, the proportion of unique fraction of Pitfall hypervolumes and the proportion of unique fraction of Winkler hypervolumes. Given are the range values (and the mean values in brackets) for each habitat separately.

	n	Overlap Pitfall/Winkler	Unique fraction Pitfall	Unique fraction Winkler
<i>Terra firme</i>	27	58 – 82 % (68 %)	2 – 18 % (7 %)	13 – 37 % (28 %)
Swamp	8	48 – 74 % (66 %)	3 – 16 % (8 %)	17 – 51 % (29 %)

Discussion

According to the ALL protocol, the combination of pitfalls traps and Winkler extractor leads to good estimation of species richness of leaf-litter ant communities, while investigations of efficiency and complementarity of both sampling methods for measuring functional diversity have not been evaluated to date. In this tropical area, mini-Winkler extractors proved to be the most effective method in estimating ant species and functional diversity, but the combination of both traps led to mixed results. Associating both traps for accurately estimating functional diversity of leaf-litter ants found its justification for *terra firme* forests, whereas the use of Winklers alone was sufficient to capture a representative part of the ant functional diversity in seasonally-flooded forests.

Overall, the use of mini-Winkler extractors alone can be sufficient for approximating overall species richness, allowing for the collection of about 85% of the total species richness in the area sampled. Moreover, a much higher number of species was obtained using mini-Winkler extractors compared to pitfall traps and about 37.3% of species were collected exclusively using Winklers. These findings support the results of previous studies showing that litter sifting is better suited than pitfall trapping for estimating overall species richness in tropical forests (Olson 1991; Fisher 1999; Delabie *et al.* 2000; Gotelli *et al.* 2011). However, while the mean number of species was higher in Winkler than in Pitfall samples, the combination of both traps allowed for collecting a significantly higher number of species, highlighting the complementarity of both sampling methods to adequately characterize the overall species diversity in tropical areas (Delabie *et al.* 2000).

In *terra firme* forests, pitfall traps enabled to collect larger species, with long scapes, eyes and femurs (relative to body size). In contrast, litter extraction captured smaller species, with long and large head, long mandibles and large pronotum (relative to body size). These results confirm that pitfall traps favor the collection of large ant species, contrasting with the small-sized, cryptic species most likely collected using Winkler extractors (Olson 1991; Bestelmeyer *et al.* 2000; Parr & Chown 2001; Silva *et al.* 2013). The traits of species collected using Winklers in *terra firme* forests are characteristics of hypogaeic ants, i.e. small species having long and large head, small eyes and scapes compared to epigaeic species.

In spite of the marked differences in traits of species collected by each sampling method in *terra firme* forests, a higher diversity in trait values of species was captured using Winklers compared to Pitfalls, as highlighted by the higher values of functional richness and hypervolumes in Winkler assemblages. Thus, not only were the volumes of functional space as defined by

extreme trait values higher in Winkler assemblages, but also these volumes were more filled than those of Pitfall assemblages. These findings confirm that Winklers captured a higher diversity of species in terms of their functional attributes. The fact that the overall functional space of assemblages measured using both methods was similar to that obtained using Winklers alone suggests that the use of Winklers is sufficient for estimating overall functional diversity of ant communities.

Furthermore, the relatively high degree of hypervolume overlapping across sampling methods informed about the redundancy in traits of species collected using both methods. The very weak hypervolume fractions unique to Pitfalls indicate that most of trait combinations of species collected using Pitfalls were also captured in Winkler samples. Given the lower number of species in Pitfall assemblages compared to Winklers ones, these results could be simply explained by differences in species diversity, since this component is generally correlated to functional richness (Villéger *et al.* 2008; Bihn, Gebauer & Brandl 2010). However, while accounting for the number of species, we found a higher prevalence of functional clustering in Pitfalls than Winklers assemblages collected in *terra firme* forests. This finding highlights that pitfall trapping selects for a small range of traits of species occurring in *terra firme* forests.

Nevertheless, species collected in the *terra firme* habitat using Winklers were relatively more packed into the trait space, leading to lower values of functional dispersion in assemblages collected using this method compared to values obtained by the combination of Pitfalls and Winklers. Thus, while the functional space of species obtained using Pitfalls was much lower than that of Winklers, measures of functional dispersion showed that pitfall traps contributed to the capture of a higher proportion of species which are distant from the centroid of the functional space in *terra firme* forests.

In contrast, the traits of species in seasonally-flooded assemblages did not significantly differed across methods, in spite of the lower number of species collected using Pitfalls in this habitat. Moreover, the superior efficiency of Winklers over Pitfalls disappeared in this habitat, leading to functional patterns that are similar to those under null expectation. These results corroborate those of a previous study showing that the species occurring in seasonally-flooded forests had traits which were more characteristics of epigaeic ant species compared to *terra firme* forests, i.e. species with longer legs, eyes, scapes and clypeus (Fichaux *et al.* under review). These tendencies were assumed to be related to the soil waterlogging and the risk of flooding which are likely to make this habitat unsuitable for the establishment of ant colonies in the litter. The lower frequency of hypogaeic species in swamp forests may explain why both sampling methods resulted in collections of ants with similar traits. *Terra firme* forests offer a higher diversity of niches for ant species due to litter accumulation, thus comprising both hypogaeic and epigaeic ants, favoring the sampling by litter extraction. This explanation was further

supported by the higher values of functional originality obtained using Winklers compared to Pitfalls in *terra firme* assemblages, contrasting with the similar values obtained using all methods in swamp assemblages. In contrast to swamp forests, a higher functional redundancy was thus observed using pitfall traps compared to Winklers in *terra firme* assemblages.

Taken together, our results suggest that the application of an integrated sampling approach combining pitfall traps and litter extraction found its justification for *terra firme* forests, while both methods had quite similar efficiency for capturing ant functional diversity in seasonally-flooded forests. Moreover, the application of both methods yielded similar functional diversity to that obtained using Winklers alone, suggesting that the use of this single method is sufficient to capture a representative part of the ant functional diversity of tropical forested areas. However, depending on the question under study, the application of both methods should be preferred since, in *terra firme* forests, this sampling design resulted in higher values of species richness and in values of community-weighted mean traits that differed from those obtained with each single method.

Acknowledgements

We thank Julian Donald and Jordan Galli for their participation in ant sorting and identification; J.H.C. Delabie for valuable help with ant identifications; Jérôme Murienne and Sandrine Etienne for their work on the process of molecular data; Benoît Béchade, Arthur Weyna and Axel Touchard for their participation in ant morphometrics; Cyrille Violle for helpful advice on hypervolume analyses. Financial support for this study was provided by an *Investissement d'Avenir* grant of the *Agence Nationale de la Recherche* (CEBA, ANR-10-LABX-25-01) through a PhD fellowship to MF and the funding of the DIADEMA (Dissecting Amazonian Diversity by Enhancing a Multiple taxonomic-groups Approach) and DIAMOND (Dissecting And MONitoring amazonian Diversity) projects, by the *Programme Convergence* 2007-2013, *Région Guyane* from the European community (BREGA, 757/2014/SGAR/DE/BSF) and by the PO-FEDER 2014-2020, *Région Guyane* (BING, GY0007194). We thank the national park and natural reserve managers for allowing our research program in the protected areas. Specimen from Itoupé and Mitaraka were collected in the core area of the *Parc Amazonien de Guyane*. The Itoupé expedition was organized and conducted in collaboration with the *Parc Amazonien de Guyane*. The Mitaraka expedition was part of the “Our Planet Reviewed” French Guiana-2015 initiative organized by the *Muséum National d'Histoire Naturelle* (Paris) and the NGO Pro-Natura International and funded by the European Regional Development Fund (ERDF), the *Conseil Régional de Guyane*, the *Conseil Général de Guyane*, the *Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement* and by the *Ministère de l'Éducation nationale, de l'Enseignement Supérieur et de la*

Recherche. Specimen from the Trinité area were collected in the *Réserve Naturelle Nationale de La Trinité* managed by the *Office National des Forêts*. The expedition was funded by the *Réserve Naturelle Nationale de La Trinité* and the *DEAL Guyane*. Specimen from the Trésor area were collected in the *Réserve Naturelle Régionale Trésor*, which is managed by the *Communauté Territoriale de Guyane*, the *Conservatoire du Littoral - Délégation territoriale de Guyane* and the *Association Trésor*.

Appendix S-I.1 – Information about the locality of plots and the respective type of forest habitat

Plot name	Site	Latitude	Longitude	Habitat
Cambior	Kaw	4,557	-52,210	<i>terra firme</i>
Guyakaw	Kaw	4,568	-52,178	<i>terra firme</i>
Tresor	Kaw	4,608	-52,280	<i>terra firme</i>
IT-01	Itoupé	3,026	-53,076	<i>terra firme</i>
IT-02	Itoupé	3,022	-53,083	<i>terra firme</i>
IT-03	Itoupé	3,016	-53,087	<i>terra firme</i>
IT-04	Itoupé	3,033	-53,096	<i>terra firme</i>
IT-05	Itoupé	3,023	-53,097	<i>terra firme</i>
IT-06	Itoupé	3,012	-53,099	<i>terra firme</i>
IT-07	Itoupé	3,034	-53,105	<i>terra firme</i>
IT-08	Itoupé	3,022	-53,107	<i>terra firme</i>
IT-09	Itoupé	3,017	-53,108	<i>terra firme</i>
SL-04	Saül	3,560	-53,200	<i>terra firme</i>
SL-05	Saül	3,562	-53,201	<i>terra firme</i>
SL-06	Saül	3,558	-53,198	swamp
SL-07	Saül	3,563	-53,190	<i>terra firme</i>
SL-08	Saül	3,560	-53,186	<i>terra firme</i>
SL-09	Saül	3,567	-53,197	swamp
SL-10	Saül	3,569	-53,200	<i>terra firme</i>
SL-11	Saül	3,579	-53,197	<i>terra firme</i>
SL-12	Saül	3,574	-53,198	swamp
MIT-01	Mitaraka	2,244	-54,459	<i>terra firme</i>
MIT-02	Mitaraka	2,238	-54,452	<i>terra firme</i>
MIT-03	Mitaraka	2,243	-54,465	swamp
MIT-07	Mitaraka	2,233	-54,444	<i>terra firme</i>
MIT-08	Mitaraka	2,235	-54,445	<i>terra firme</i>
MIT-09	Mitaraka	2,238	-54,449	swamp
MIT-10	Mitaraka	2,216	-54,457	<i>terra firme</i>
MIT-11	Mitaraka	2,228	-54,454	<i>terra firme</i>
MIT-12	Mitaraka	2,233	-54,452	swamp
TRI-41	Trinité	4,598	-53,410	<i>terra firme</i>
TRI-42	Trinité	4,609	-53,414	<i>terra firme</i>
TRI-43	Trinité	4,607	-53,402	<i>terra firme</i>
TRI-45	Trinité	4,603	-53,416	swamp
TRI-46	Trinité	4,620	-53,409	swamp

3. Rôle des filtres biotiques et abiotiques dans la distribution des espèces à l'échelle locale

Le présent chapitre ainsi que le chapitre suivant abordent l'objectif général de cette thèse, à savoir, comprendre comment les communautés de fourmis sont structurées en forêt tropicale. Dans un premier temps, nous nous attachons à déterminer le rôle du filtrage environnemental et de l'exclusion compétitive (i.e. filtres abiotiques et biotiques) dans l'assemblage des communautés à l'échelle locale.

Dans la première étude traitée dans ce chapitre (**Article II**), la diversité des assemblages de fourmis a été comparée entre trois types d'habitats (forêts de plateau, de pente et de bas-fond) échantillonnés à proximité de Saül, définis sur la base de leur hétérogénéité environnementale. Il a été démontré que les forêts de plateau et celles de bas-fonds se distinguent fortement par la texture et la fertilité du sol ainsi que par la structure forestière associée (Baraloto *et al.* 2011). En plus des forêts de plateau et de bas-fonds, des forêts de pente ont été échantillonnées dans le cadre de cette étude (**Article II**) en partant de l'hypothèse que, de par leur topographie singulière, ces forêts pourraient être composées d'assemblages d'espèces qui diffèrent de ceux des forêts de plateau et de bas-fonds. Nous avons donc supposé que l'hétérogénéité environnementale entre les habitats était suffisamment forte pour qu'une signature du filtrage environnemental soit observable à l'échelle du site de récolte. Ainsi, il est attendu que les différents habitats soient composés d'assemblages d'espèces différents.

La seconde étude de ce chapitre (**Article III**) porte sur l'évaluation de la variation de la diversité taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique des communautés de fourmis le long d'un gradient altitudinal. Cette étude a été réalisée à partir des récoltes effectuées le long du Mont Itoupé, qui constitue le deuxième plus haut sommet de Guyane française, culminant à 830 mètres d'altitude. L'amplitude altitudinale des récoltes est faible (de 400m à 800m d'altitude), mais il s'agit d'un gradient très intéressant pour la Guyane en raison de la singularité des forêts sommitales du massif. Celles-ci présentent une couverture nuageuse et une végétation caractéristique qui présente une forte diversité de mousses, fougères et orchidées. Il y règne un climat plus frais et humide qui constitue probablement un refuge pour des espèces qui sont affectées par le réchauffement climatique (ou qui l'ont été lors d'épisodes de sécheresse au cours de l'histoire). Nous avons donc supposé que les variations environnementales le long ce gradient altitudinal pouvaient révéler un effet du filtrage environnemental. Lors de la mission que nous avons effectuée en 2014, des capteurs météorologiques ont été installés au niveau de chaque parcelle de récolte, permettant un suivi précis des variations locales de température et d'humidité. Des mesures de composition du sol ont également été effectuées au niveau de chaque parcelle. Des données LiDAR ont également été acquises en 2014, permettant de définir des variables associées à la structure et l'ouverture de la canopée dans chaque parcelle de récolte. L'acquisition de cet ensemble de données a permis d'évaluer le rôle de divers paramètres environnementaux dans les patrons de diversité des assemblages de fourmis le long du gradient altitudinal.

Le rôle des interactions interspécifiques a été évalué dans ces deux études, en testant l'hypothèse d'une exclusion compétitive entre espèces similaires. Pour identifier le rôle de la compétition, nous avons mesuré la diversité à l'échelle des points de récolte, au sein de chaque parcelle. Comme cela a été présenté dans le chapitre précédent (**Figure 2.4**), chaque parcelle est représentée par un ensemble de vingt points de récolte. Puisque la compétition est un processus qui agit localement, sa signature devrait être visible à l'échelle des interactions entre espèces plutôt qu'à l'échelle des parcelles. Nous avons supposé que l'échelle des points de récolte pourrait être représentative de l'échelle à laquelle les espèces interagissent, et s'excluent sous l'effet de la compétition.

Article II - Habitats shape taxonomic and functional composition of Neotropical ant assemblages

Under review in *Oecologia*

Fichaux Mélanie^{1*}, Béchade Benoît¹, Donald Julian^{1,2}, Weyna Arthur¹, Delabie Jacques Hubert Charles^{3,4}, Murienne Jérôme², Baraloto Christopher⁵, Orivel Jérôme¹

¹ CNRS, UMR Ecologie des Forêts de Guyane (EcoFoG), AgroParisTech, CIRAD, INRA, Université de Guyane, Université des Antilles, Campus agricole, BP 316, F-97379 Kourou cedex, France

² Present address: Laboratoire EDB (UMR 5174 : CNRS, Université Toulouse 3 Paul Sabatier, IRD, ENSFEA), Université Paul-Sabatier, bâtiment 4R1, 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex 9, France

³ CEPEC, CEPLAC, Laboratório de Mirmecologia, Caixa Postal 7, BR-45600-970 Itabuna, Bahia, Brazil

⁴ Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais, Rodovia Jorge Amado Km 16, BR-45662-900 Ilheus, Bahia, Brazil

⁵ International Center for Tropical Botany, Department of Biological Sciences, Florida International University, Miami, FL 33199, USA

* Correspondence: fichaux.mel@gmail.com

Abstract

Determining assembly rules of co-occurring species persists as a fundamental goal in community ecology. At local scales, the relative importance of environmental filtering vs. competitive exclusion remains a subject of debate. In this study, we assessed the relative importance of habitat filtering and competition in structuring understory ant communities in tropical forests of French Guiana. Leaf-litter ants were collected using pitfall and Winkler traps across swamp, slope and hilltop forests near Saül, French Guiana. We used a combination of univariate and multivariate analyses to evaluate trait response of ants to habitat characteristics. Null model analyses were used to investigate the effects of habitat filtering and competitive interactions on community assembly at regional and local scales (greater or less than 1 ha), respectively. Swamp forests presented a much lower taxonomic and functional richness compared to slope and hilltop forests. Furthermore, marked differences in taxonomic and functional composition were observed between swamp forests and slope or hilltop forests. We found weak evidence for competitive exclusion based on null models. Nevertheless, the contrasting trait composition observed between habitats revealed differences in the ecological attributes of the species in the different forest habitats. Our analyses suggest that competitive interactions may not play an important role in structuring leaf-litter ant assemblages locally. Rather, habitats are responsible for driving both taxonomic and functional composition of ant communities.

Keywords: Formicidae, traits, functional diversity, habitat filtering, rainforest

Introduction

Determining general assembly rules of species occurring in the same place at a given time persists as a key goal in community ecology (Weiher & Keddy 2001). Mechanisms that delimit diversity can be broadly classified as deterministic (i.e. “niche-related”) and non-deterministic (i.e. “neutral processes”). From the deterministic perspective, both biotic and abiotic factors influence the presence and coexistence of species (Weiher & Keddy 2001; Maire *et al.* 2012). Habitat filtering prevents the establishment of species unable to tolerate the abiotic conditions of the habitat, resulting in co-occurring species with similar ecological attributes (Keddy 1992). Furthermore, competitive interactions for resources are assumed to influence the resulting species pool in the habitats through the exclusion of species sharing similar niches (MacArthur & Levins 1967) or by competitive hierarchies of species with similar traits (Chesson 2000; Kunstler *et al.* 2012), resulting in spatial and/or temporal partitioning of competitive species

(Diamond 1975; Gotelli & McCabe 2002). Alternatively, communities can be controlled by non-deterministic processes which are purely stochastic, such as ecological drift (Hubbell 2001).

Early studies investigating assembly rules of species across different ecosystems focused mainly on taxonomic diversity without examining character displacement (but see Hutchinson 1957). A more comprehensive functional trait-based approach has recently been formalized, which links taxonomic entities with the ecological functions they fulfill in their environment (McGill *et al.* 2006; Cadotte *et al.* 2011). A combination of taxonomic and functional approaches would provide complementary insights into the role of environmental filtering and competitive exclusion in the structuring of given communities. The classic measure of functional diversity is functional richness, which is determined by the extreme values of trait combinations of species projected in a multidimensional trait space (Villéger *et al.* 2008). The addition of other dispersion measurements within the multidimensional trait space may provide complementary insights, informing on the nature and strength of species dispersion within the functional space (Mouillot *et al.* 2013).

The patterns of both species and trait distributions likely depend on the spatial scale of analysis. The effect of competitive exclusion is generally assumed to be strongest at the scale of interactions among individuals, where they directly compete for resources (Weiher & Keddy 1995). In contrast, habitat filtering is expected to be strongest at larger scales than that for competition, since habitat features such as topography typically vary over greater distances than interactions between individuals (Swenson *et al.* 2007; Kraft & Ackerly 2010). This transition in the respective role of niche-based processes across spatial scales should translate into a pattern of overdispersion in the trait values of co-occurring species at small spatial scales (MacArthur & Levins 1967), shifting to an opposing pattern of clustering in the trait values of species at larger spatial scales (Swenson *et al.* 2007).

In tropical regions, while arthropods represent a highly diverse group (Basset *et al.* 2012), their organization remains poorly understood (but see Ellwood, Manica & Foster 2009; Lessard *et al.* 2011; Lamarre *et al.* 2016). The trait-based approach may be particularly useful for interpreting patterns of diversity for such hyperdiverse and understudied taxa. Among arthropods, ants (Hymenoptera: Formicidae) are an ideal model for studies on diversity and community assembly patterns since they are relatively sessile organisms, highly diverse in terrestrial ecosystems (Hölldobler & Wilson 1990), and because they perform an important range of ecological functions such as predation, scavenging and seed dispersal (Folgarait 1998). Moreover, a wide range of ecological strategies employed by ants can be captured by morphological approaches (e.g. Weiser & Kaspari 2006; Bihn *et al.* 2010; Silva & Brandão 2010). However, most studies examining patterns of trait diversity in ant assemblages have operated along broad spatial gradients (e.g. Arnan *et al.* 2014; Silva & Brandão 2014). Determining how communities are structured at small spatial scales in natural habitats is crucial in order to understand how local

communities respond to environmental gradients and inferring the mechanisms that structure them (e.g. Bihn *et al.* 2010; Blaimer *et al.* 2015; Liu *et al.* 2016).

In this study, we evaluated differences in both taxonomic and functional diversity of ant assemblages in contrasted habitats distributed over a restricted geographic area within the Neotropical rainforest of French Guiana. The forests of French Guiana are among the most species-rich in the world, and due to their relatively untouched nature, they provide an ideal place to investigate the ecological drivers of diversity. Due to differences in seasonal water stress of Neotropical habitats across a relatively small area, marked differences in floristic composition are observed at relatively small spatial scales (Baraloto *et al.* 2007). Such contrasted habitats should differ in terms of potential niches for ant species, leading to gaps in the functional traits of species occurring in the different habitats. Here we measured the taxonomic and functional diversity of ant assemblages to address the following questions:

(1) How does the taxonomic and functional diversity of ant assemblages vary across habitats? If habitats are filtering species based on their tolerance to abiotic conditions, then ecological strategies of ant assemblages should differ across contrasted habitats. Thus, the dissimilarities between habitats should be reflected in either turnover (if habitats are composed of different sets of species or trait values) or nestedness (if the less species-rich or functionally rich habitats represent subsets of the richest ones) in species and/or trait composition. Functional diversity here was characterized using nine morphological measurements related to resource use, assuming that these traits represent key ecological strategies of ants that drive compositional changes across contrasted habitats. For instance, longer legs would enable ants occurring in seasonally flooded forests to move out rapidly from the litter during flooding periods. In contrast, ants in hilltop and slope forests should have large ranges of trait values due to higher niche availability in these habitats. Such enlargement of the morphological space would be explained by the co-occurrence of species living inside the litter (i.e. small hypogaeic species) and species foraging above the litter (i.e. bigger epigaeic species).

(2) Does the functional structure of ant assemblages express the signature of habitat filtering and/or competitive exclusion? We investigated the role of competition by measuring the functional diversity at the scale of the sampling point (i.e. the finest scale of the study) while habitat filtering was studied at the assemblage scale (each assemblage including a fixed-size set of sampling points). If habitat filtering is a contributing factor, ant assemblages should display lower functional diversity than expected by chance. If interspecific competition plays an important role in structuring communities, coexisting species should display higher functional diversity than expected by chance.

Materials and Methods

Study site

Sampling took place in the forests surrounding Crique Limonade, close to Saül (03°34'09"N, 53°11'58"W), French Guiana. The region experiences an equatorial humid climate affected by the Inter-Tropical Convergence Zone (ITCZ), with mean annual temperatures of around 26°C and a mean humidity of 80%. The study site was defined as an area of *ca.* 100km² within which three transects were set up to represent the variation in forest structure, resulting in the description of three different forest habitats – hilltop, seasonally-flooded (here referred as swamp) and slope forests. Specifically, these habitats were discriminated based on variation in soil fertility, seasonal soil waterlogging and slope angle. Hilltop forests on clay-rich soils exhibit flat gradients in topography and high nutrient content. In slope forests, the angle of the slope may limit the accumulation of leaf-litter due to lateral and superficial soil drainage (Allié *et al.* 2015). Soil waterlogging of hilltop and slope forests is rare, while soil surfaces in swamp forests are submerged for at least two consecutive months each year (Baraloto *et al.* 2007; Soares *et al.* 2013).

Ant sampling

Collection of leaf-litter ant fauna took place during the dry season (October) in 2013. The three forest habitats (hilltop, swamp and slope forests) were sampled along three transects (3 * 3 = 9 plots referred here as assemblages) set up within the study site. Each plot consisted of an area of 30m x 40m, within which we established a grid system of 20 points separated by 10m, according to the Ants of Leaf Litter Protocol (Agosti & Alonso 2000). At each sampling point, we collected ants using pitfall traps and the Winkler method (see Bestelmeyer *et al.* 2000). Pitfall traps consisted of 6 cm diameter containers placed in the ground with the opening at the surface level. They were partially filled with a solution of water, soap and salt, and left open for 72 hours. Collections of 1m² leaf litter samples were also performed at each sampling point and ants were extracted from these samples using mini-Winkler extractors. In this apparatus, the sifted litter is held in a mesh sack suspended inside a larger cotton enclosure. A plastic cup containing 70% ethanol is placed at the bottom of the cotton sack to collect insects that drop from the mesh sack over a period of 48 hours (Bestelmeyer *et al.* 2000). The combination of pitfall traps and Winkler extractors have proven to be an efficient method for collecting the majority of leaf-litter ant species in a locality (Delabie *et al.* 2000; Silva *et al.* 2013).

Specimen identification

For each sample, ant specimens were identified to morphospecies or species level whenever possible. Voucher specimens were deposited in the Laboratório de Mirmecologia, Cocoa Research Centre CEPEC/CEPLAC (Itabuna, Bahia, Brazil) under the references #5761 (mini-Winkler traps) and #5762 (pitfall traps). For genera for which morphological identification proved to be problematic (e.g. *Pheidole* and *Solenopsis*), the 16S rRNA gene was sequenced in up to four specimens per morphospecies (for more details about the protocol, see Kocher *et al.* 2016). This procedure enabled us to discriminate ant specimens previously grouped as the same morphospecies or, on the contrary, to cluster several morphospecies into single one.

Morphological data

Nine morphological attributes were measured (**Table II.1**) for 99% of all species collected (203 out of 206 species). We selected these traits based on their expected link with ecological strategies related to resource use. Four randomly selected workers by species were measured whenever possible (average = 3.2 specimens measured per species). For morphologically dimorphic or polymorphic species, only minor-caste workers were measured. Measurements were made using an ocular micrometer accurate to 0.01mm mounted on a stereomicroscope Leica M80 (Leica Microsystems, Heerbrugg, Switzerland).

Table II.1 – List of morphological traits measured and their hypothesized ecological functions

Traits	Hypothesized ecological functions
Weber's length	Proxy for body size, associated to habitat complexity (Weber 1938; Kaspari & Weiser 1999).
Head width	Indicator of mandibular musculature, associated to trophic position (Weiser & Kaspari 2006).
Head length	Indicator of body size (Kaspari & Weiser 1999) and body mass which determines the quantity of resources consumed.
Pronotum width	Predictor of body mass (Kaspari & Weiser 1999).
Femur length	Indicator of foraging speed, associated to habitat complexity (Feener Jr. <i>et al.</i> 1988).
Scape length	Associated with sensory abilities (Weiser & Kaspari 2006), indicative of an ant's ability to navigate and move through its surroundings (Yates <i>et al.</i> 2014).
Eye length	Indicator of feeding behavior; hypogaeic ant species have smaller eyes compared to epigaeic ant species (Weiser & Kaspari 2006; Yates <i>et al.</i> 2014).
Clypeus length	Related to liquid absorption abilities (Davidson <i>et al.</i> 2004); clypeus length is here used as a surrogate for liquid feeding habits in ants.
Mandible length	Longer mandibles are associated with larger prey consumption (Fowler <i>et al.</i> 1991). In some cases (i.e. trap-jaw ants), sublinear to linear and long mandibles are used as extremely rapid trap for hunting and killing fast preys (Gronenberg <i>et al.</i> 1993).

Data analysis

To avoid bias in measures of species abundances (Gotelli *et al.* 2011), only species occurrences were used (i.e. the number of sampling points per plot in which a species occurred). Since pitfall traps and mini-Winkler extractors were used as complementary traps, we pooled data from both methods in following analyses, so that only a single occurrence was reported for a species that was collected in both traps at the same sampling point. All analyses were conducted using R 3.3.2 statistical software (R Core Team 2018).

- Taxonomic diversity metrics

Taxonomic diversity was represented by species richness (i.e. the number of species) and species evenness (using the Pielou index; Pielou 1975) in each plot. We also calculated Fisher's alpha, the Gini-Simpson index, and the Hill number translation of the Shannon index (**Appendix S-II.1**). Since all of these indices correlated with species richness (Spearman rank correlation, all $p < 0.05$), we only used the latter index for further analyses. Variation in species composition among habitats was evaluated using correspondence analysis (CA). The significance of compositional differences among habitats was assessed by permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) with Bray-Curtis distance, using "adonis" in the R package "vegan" (Oksanen *et al.* 2017). In order to evaluate the degree of association of ant species with habitats, we also calculated indicator taxa values for each ant species after Dufrêne and Legendre (1997), using "indval" in the R package "labdsv" (Roberts 2016). Here, we only report species with significant associations with the three habitats sampled.

- Functional diversity metrics

Functional analyses only included species for which morphological measurements were performed. For each species, all traits, except Weber's length, were divided by Weber's length to correct for individual body size (see **Table II.1**). A principal component analysis (PCA) was then performed on a matrix of the mean value of the log-transformed relative trait per species in order to summarize the trait data. The resulting orthogonal axes represent the generated "traits" defined by the loading of trait values. The multivariate metrics were calculated based on the first three principal components (**Appendix S-II.2**).

Functional diversity was measured using the multidimensional framework proposed by Mouillot *et al.* (2013) which includes Functional Richness (FRic, Villéger *et al.* 2008), Functional Evenness (FEve, Villéger *et al.* 2008), Functional Divergence (FDiv, Villéger *et al.* 2008), Functional Dispersion (FDis, Laliberté & Legendre 2010), Functional Specialization (FSpe, Bellwood *et al.* 2006) and Functional Originality (FOri, Mouillot *et al.* 2008). Functional Richness (FRic)

represents the volume of the minimum convex hull occupied by all species of the assemblage (Cornwell *et al.* 2006), expressed here as the proportion of functional space filled by species present in the assemblage. Functional Evenness (FEve) represents the regularity of species distribution in the functional trait space, weighted by their occurrences. Functional Divergence (FDiv) measures the occurrence-weighted deviation of species from the non-weighted center of gravity of the convex hull. Functional Dispersion (FDis) quantifies the occurrence-weighted mean dispersion of species from the occurrence-weighted center of gravity of all the species. Functional Specialization (FSpe) measures the global weighted mean distance to the centroid of the functional space of the community. Functional Originality (FOri) measures the weighted mean distance to the nearest species in the functional space of the community; this index reveals the functional redundancy between species. All functional indices were computed using the “MultidimFD” function (Mouillot *et al.* 2013 <<http://www.ecolag.univ-montp2.fr/software>>). We used Spearman rank correlations to investigate associations between species richness and functional diversity indices.

In addition to the multivariate measures, we calculated the community-weighted mean value (CWM) for each of the nine morphological traits in each of the nine assemblages using the “FD” package (Laliberté *et al.* 2014). The CWM is an indicator of functional composition, representing the average of trait values in a community, weighted by the relative abundance of species (Lavorel *et al.* 2008). Examining single-trait differences among assemblages of contrasted habitats can help to identify ecological strategies adopted by species as a result of the environment.

Differences between diversity indices (FRic, FEve, FDiv, FDis, FSpe, FOri and CWMs) in each habitat were evaluated using generalized linear models (GLMs) with quasipoisson error family. The significance of the tests was determined by computing an analysis of deviance using the F test.

- **Beta diversity**

We used the partitioning of beta diversity proposed by Baselga (2010) and the analogous partitioning proposed by Villéger *et al.* (2013) for functional beta diversity in order to evaluate changes in, respectively, species and functional composition between assemblages. The total compositional variation between assemblages was calculated using the Jaccard pair-wise dissimilarity index. The turnover-fraction of Jaccard pair-wise dissimilarity accounted for compositional changes as a result of species or functional turnover. The nestedness component of Jaccard pair-wise dissimilarity represented the difference in species or functional richness between the assemblages compared. All pairwise beta-diversity measures were calculated using the “betapart” package (Baselga & Orme 2012).

- Null models

A null modelling approach was used to investigate whether environmental filtering and competitive interactions drive the observed patterns of diversity. We generated 999 null communities by randomizing species names in the species-by-traits matrix in order to conserve all combinations of the three PC axis scores of each species. The assemblage data matrix was maintained constant in the null models. The observed metrics of functional diversity were then compared with the distribution of those calculated on the 999 null matrices.

The “environmental filtering hypothesis” was tested by comparing the observed diversity metrics to the metrics generated with the null model at the assemblage level ($n = 9$). A reduction of Functional Richness, Divergence, Dispersion, Specialization and Originality (observed value lower than the 5th percentile of the simulated values) or an increase in Functional Evenness (observed value higher than the 95th percentile of the simulated values) within assemblages compared to the total range of values in the regional species pool (i.e. the entire community) was interpreted as a signature of environmental filtering. Additionally, a change (reduction or increase) of the observed metrics from the simulated ones in the CWM at the assemblage scale was also interpreted as an evidence of a role of environmental filtering. In this case, a significant difference was considered if the observed value fell outside the 95% confidence interval of the simulated values (two-tailed test).

The “competitive exclusion hypothesis” was tested by comparing the observed diversity metrics to the metrics generated with the null models for each sampling point of each assemblage separately ($n = 20$ points per assemblage). Evidence for competition would be supported by a higher Functional Richness, Divergence, Dispersion, Specialization and Originality (observed value higher than the 95th percentile) or a lower Functional Evenness (observed value lower than the 5th percentile) in the observed value than expected with the null model within sampling points of each assemblage. We also calculated the kurtosis of individual traits at the scale of the sampling point for each assemblage separately. If a competitive exclusion occurred among species within assemblages, the kurtosis of the distribution of trait values would be lower than expected (Cornwell & Ackerly 2009) with an observed value lower than the 5th percentile of the simulated values.

Results

A total of 9,849 individuals belonging to 206 species from 60 genera were collected by the combined use of pitfall traps and mini-Winkler extractors (**Appendix S-II.3**). Species richness reached 155, 136, and 70 species in hilltop, slope and swamp forests respectively, ranging from 34 to 100 species per assemblage.

Taxonomic and functional alpha diversity

We found significant differences in both the mean species richness (GLM: $F_{2,6} = 51.83$, $p < 0.001$) and the mean Functional Richness (GLM: $F_{2,6} = 9.16$, $p < 0.05$) among habitats, with much lower richness in swamp assemblages compared to slope and hilltop assemblages (**Fig. II.1A**; **Appendix S-II.4**). These results were consistent with significant differences in Functional Dispersion (GLM: $F_{2,6} = 6.27$, $p < 0.05$; **Fig. II.1B**), with lower values in swamp compared to slope and hilltop assemblages (**Appendix S-II.4**). In contrast, we found no difference in the mean Functional Divergence (GLM: $F_{2,6} = 0.32$, $p = 0.74$; **Fig. II.1E**), in the mean Functional Specialization (GLM: $F_{2,6} = 1.36$, $p = 0.33$; **Fig. II.1F**) and in the mean Functional Originality (GLM: $F_{2,6} = 2.05$, $p = 0.21$; **Fig. II.1C**) among habitats. Species evenness significantly differed among habitats (GLM: $F_{2,6} = 68.26$, $p < 0.001$) whereas we found no difference in Functional Evenness across habitats (GLM: $F_{2,6} = 0.47$, $p = 0.65$; **Fig. II.1D**). Regardless of the habitat, species richness was strongly positively correlated to Functional Richness (Spearman rank correlation: $\rho = 0.91$, $p < 0.001$) and moderately correlated to Functional Dispersion (Spearman rank correlation: $\rho = 0.76$, $p < 0.05$) and Functional Originality (Spearman rank correlation: $\rho = 0.78$, $p < 0.05$; **Appendix S-II.5**).

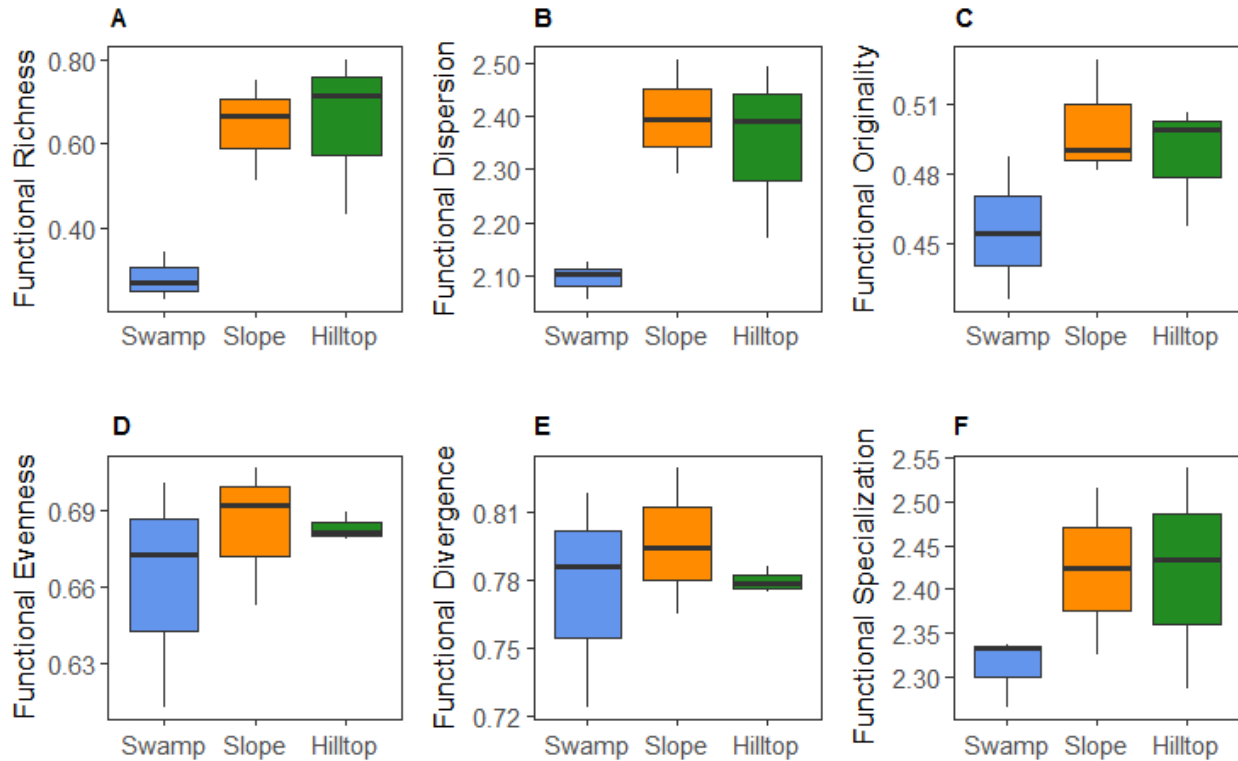


Figure II.1 – Mean values of multi-trait diversity measures in the three habitats (assemblages pooled per habitat). Error bars indicate standard error values.

At the habitat scale, the permutational multivariate analysis using Bray-Curtis distances on ant communities showed that an important and significant proportion of variance in species composition was explained by the habitats ($R^2 = 0.57$, $F_{2,6} = 3.96$, $p = 0.004$; **Fig. II.2A**). A total of 13 species displayed significant habitat preference according to the indicator taxa value of Dufresne and Legendre (1997), with the highest number of indicator species found in hilltop (6 species), followed by swamp (5 spp.) and slope (2 spp.) forests (**Table II.2**). Moreover, such separation of habitats was also highlighted from a functional perspective with swamp assemblages clearly separated from slope and hilltop ones along the first axis of a principal component analysis computed on CWM scores for the nine traits (Dim1: 62.3%, **Fig. II.2B**).

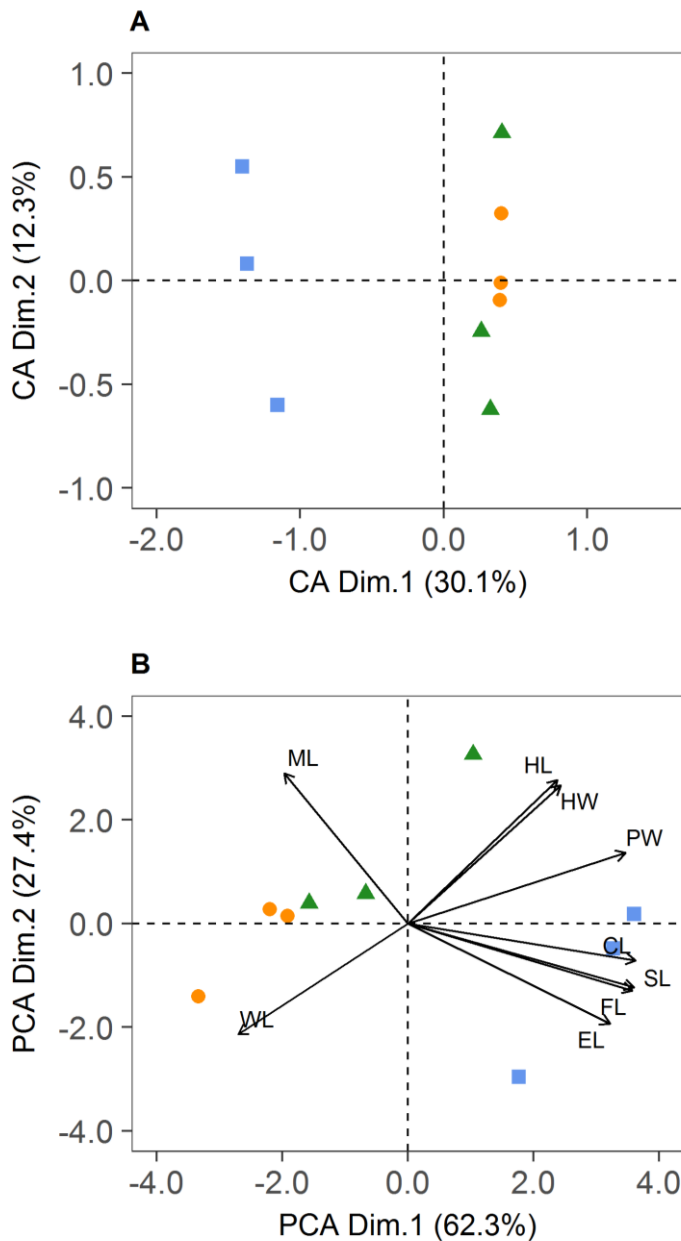


Figure II.2 – Species and functional compositions of ant communities in each of the three forest habitats (squares = swamp, circles = slope, triangles = hilltop). (A) Ordination of taxonomic composition on the first two axes of a correspondence analysis (CA). (B) Principal Component Analysis ordination (PCA) of functional composition (CWM) of the nine assemblages for each morphological trait. HL = relative head length; HW = relative head width; ML = relative mandible length; CL = relative clypeus length; SL = relative scape length; EL = relative eye length; WL = Weber's length; FL = relative femur length; PW = relative pronotum width.

When comparing CWMs across habitats, no difference was found in CWMs for relative head length (GLM: $F_{2,6} = 1.51$, $p = 0.29$; **Fig. II.3A**), relative head width (GLM: $F_{2,6} = 0.95$, $p = 0.44$; **Fig. II.3B**) and Weber's length (GLM: $F_{2,6} = 1.24$, $p = 0.35$; **Fig. II.3C**). In contrast, CWM for relative scape length (GLM: $F_{2,6} = 39.22$, $p < 0.001$), relative eye length (GLM: $F_{2,6} = 71.50$, $p < 0.001$) and relative femur length (GLM: $F_{2,6} = 44.05$, $p < 0.001$) differed significantly among habitats, with ants from swamp forest having longer enumerated morphological attributes (**Figs II.3D-F**). CWM values for relative mandible length (GLM: $F_{2,6} = 8.47$, $p < 0.05$) and relative clypeus length (GLM: $F_{2,6} = 68.44$, $p < 0.001$) also differed among habitats, with ants having shorter relative mandibles

(**Fig. II.3G**) and longer relative clypeus (**Fig. II.3H**) in swamp assemblages. Finally, we observed differences in CWM of relative pronotum width among habitats (GLM: $F_{2,6} = 7.48$, $p < 0.05$) with ants in slope forest having a narrower relative pronotum (**Fig. II.3I**).

Table II.2 – Species showing significant associations with the three forest habitats, following Dufrêne and Legendre (1997)

Species	Subfamily	Preferred habitat	Indicator value	<i>P</i>
<i>Lachnomyrmex pilosus</i>	Myrmicinae	Swamp	1.000	0.036
<i>Pheidole</i> gp. <i>flavens</i> sp. D2	Myrmicinae	Swamp	0.912	0.049
<i>Pheidole alexeter</i>	Myrmicinae	Swamp	0.885	0.031
<i>Nylanderia</i> sp. 2	Formicinae	Swamp	0.792	0.041
<i>Pheidole</i> nr. <i>impressa</i>	Myrmicinae	Swamp	0.742	0.043
<i>Odontomachus scalptus</i>	Ponerinae	Slope	1.000	0.032
<i>Crematogaster flavosensitiva</i>	Myrmicinae	Slope	0.667	0.049
<i>Pheidole</i> gp. <i>fallax</i> sp. A2	Myrmicinae	Hilltop	1.000	0.038
<i>Brachymyrmex heeri</i>	Formicinae	Hilltop	1.000	0.040
<i>Anochetus bispinosus</i>	Ponerinae	Hilltop	1.000	0.043
<i>Cyphomyrmex peltatus</i>	Myrmicinae	Hilltop	0.813	0.036
<i>Solenopsis</i> sp. 22	Myrmicinae	Hilltop	0.571	0.032
<i>Strumigenys denticulata</i>	Myrmicinae	Hilltop	0.549	0.035

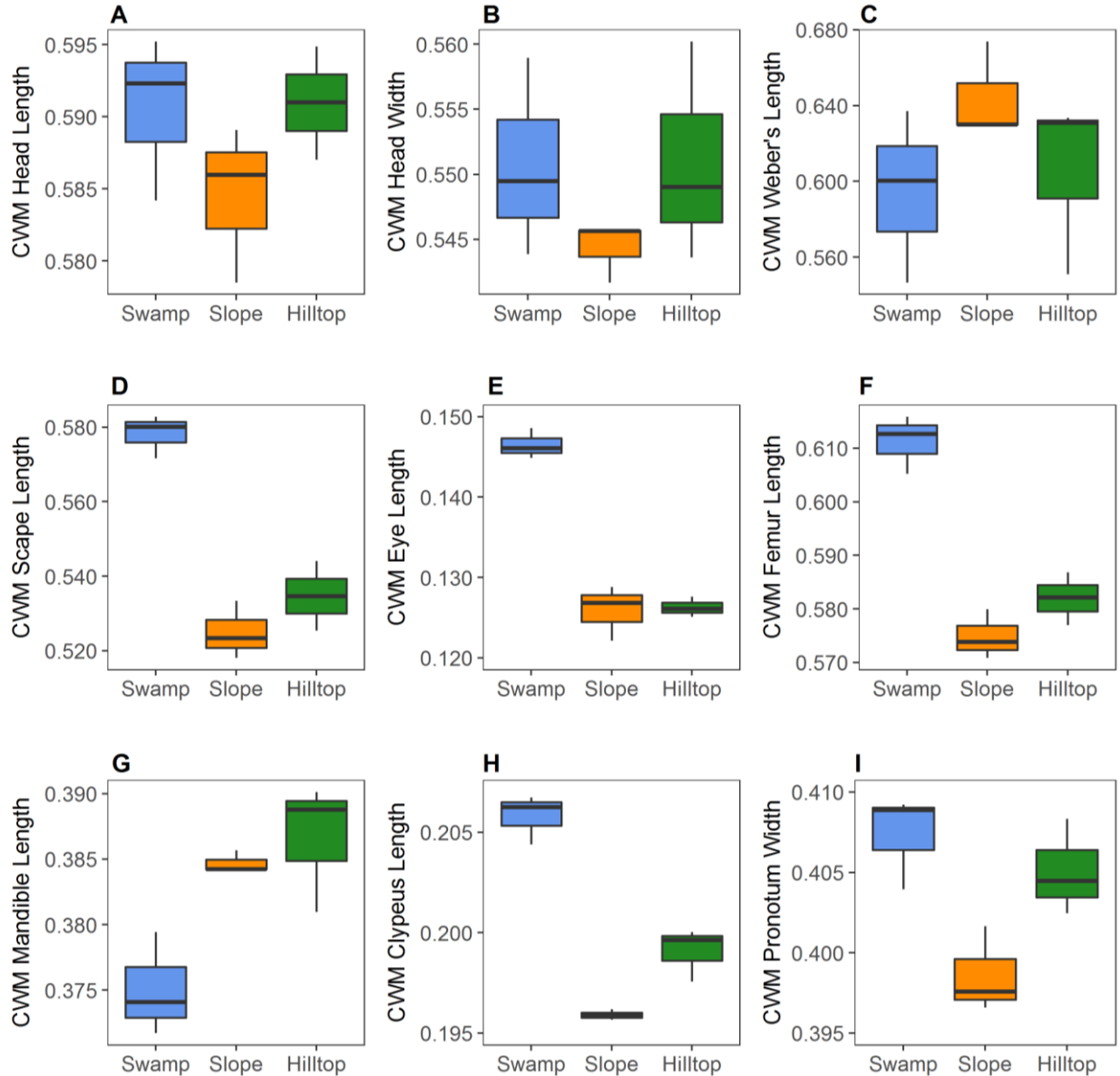


Figure II.3 – Community-weighted mean values (CWM) of all species in the three sampled habitats for each trait. All traits except Weber's length are relative to body size (i.e. divided by Weber's length).

Taxonomic and functional beta diversity

A high dissimilarity in species composition was observed among the assemblages of different habitats (Jaccard Dissimilarity Index, mean \pm s.d. = 0.71 ± 0.10 , range = $0.54 - 0.72$; **Fig. II.4**). These differences in species composition among habitats were essentially due to species turnover (mean \pm s.d. = 0.57 ± 0.06), while the species nestedness was relatively low across all pairs of habitats (mean \pm s.d. = 0.15 ± 0.08).

Functional dissimilarity was moderately high across assemblages of all habitats (mean \pm s.d. = 0.49 ± 0.16 , range = 0.15 – 0.71; **Fig. II.4**). A similar pattern was obtained with functional nestedness (mean \pm s.d. = 0.39 ± 0.21), whereas functional turnover was relatively low across assemblages of all habitats (mean \pm s.d. = 0.09 ± 0.08).

While we found a relatively high dissimilarity between swamp vs. hilltop and slope assemblages (mean \pm s.d. = 0.58 ± 0.11), this dissimilarity was relatively low between slope and hilltop assemblages (mean \pm s.d. = 0.31 ± 0.10 ; **Fig. II.4**). Functional nestedness accounted for 86.3% of differences in functional composition between swamp vs. hilltop and slope assemblages, and 60.7% of functional dissimilarity between slope and hilltop assemblages.

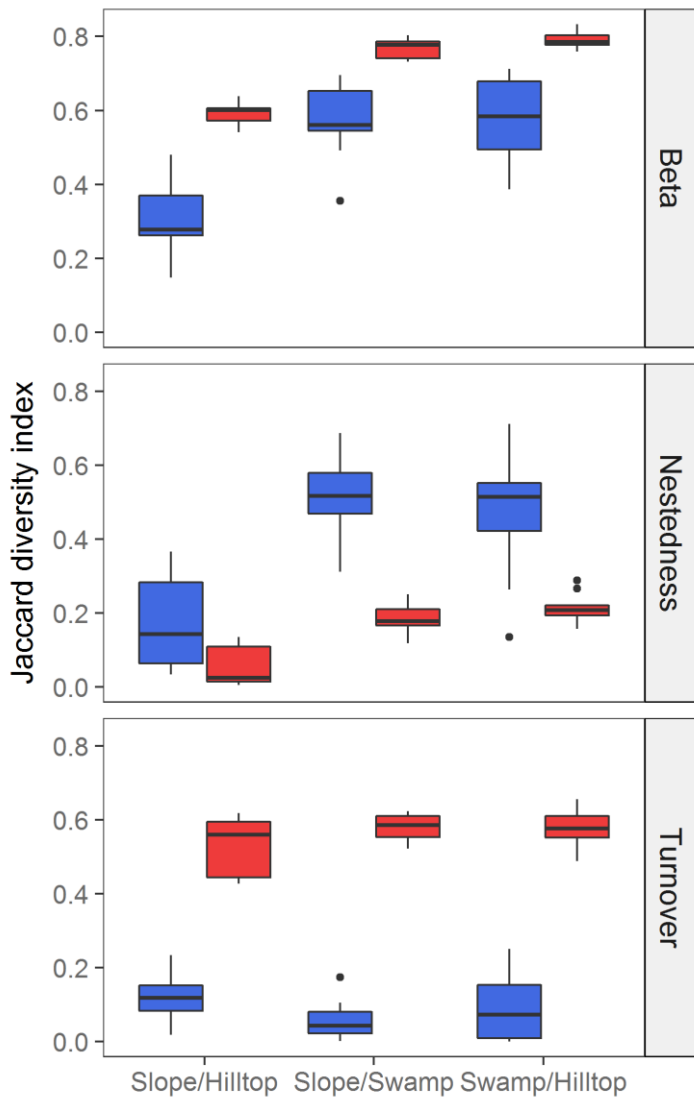


Figure II.4 – Taxonomic (red boxplots) and functional (blue boxplots) Jaccard dissimilarity indices between assemblages of each habitat. For both dimensions of diversity, the value of beta diversity corresponds to the sum of its nestedness and turnover components (top-down).

Functional structure

We found only weak evidence of habitat filtering from multivariate metrics ; a significant underdispersion in functional richness was detected for one third of the assemblages (two swamps and one hilltop). Similarly, the competitive exclusion hypothesis assessed at the local scale for co-occurring species was rarely supported by multivariate indices. At the sampling point scale, we detected a deviation from the null expectation in 18.3% (33 out of 180, all metrics combined) of the samples (**Table II.3**). Depending on the functional diversity metric, the proportion of samples in which we detected significant values ranged from 1.7% (for FOr) to 6.1% (for FDiv). A higher number of samples displayed overdispersion in functional metrics in slope assemblages (max. 11.6%, FSpe) compared to hilltop (max. 8.2%, FDiv) and swamp assemblages (max. 5%, FDiv).

Table II.3 – Number of sampling points per assemblage (n=20 for each assemblage) significantly deviating from the null expectation based on multiple-trait metrics. The total number of points indicate the number of points in each assemblage for which at least one metric significantly deviated from the null expectation. All the tests were one-tailed (expected $p \geq 0.95$ for FRic, FDiv, FDis, FSpe and FOr; expected $p \leq 0.05$ for FEve).

	Hilltop			Slope			Swamp			Total
	P4	P7	P10	P5	P8	P11	P6	P9	P12	
FRic	1/20	0	1/20	2/20	2/20	2/20	0	0	0	8/180
FEve	0	1/20	2/20	2/20	0	3/20	1/20	1/20	0	10/180
FDiv	0	5/20	0	0	0	3/20	2/20	1/20	0	11/180
FDis	1/20	0	1/20	2/20	0	4/20	0	0	0	8/180
FSpe	1/20	0	0	2/20	1/20	4/20	1/20	0	0	9/180
FOr	0	0	1/20	0	1/20	1/20	0	0	0	3/180

Compared to null communities, swamp assemblages were composed of ants with significantly longer scape (relative to body size) than expected given their number of species. In contrast, mandibles tended to be relatively longer than expected in slope and hilltop assemblages (**Appendix S-II.6**). At the sampling point scale, the comparison between the observed trait values and the simulated values yielded a relatively low number of significant deviations, and the results were not consistent across samples from the same assemblage (**Appendix S-II.7**). Depending on the trait, the proportion of samples in which we detected significant values ranged from 2.8% (for relative mandible length and Weber's length) to 11.7% (for relative clypeus length). A higher number of samples displayed a reduction in kurtosis of traits in slope

assemblages (max. 20%, relative clypeus length) compared to hilltop (max. 11.7%, relative clypeus length) and swamp assemblages (max. 8.3%, relative mandible length).

Discussion

Variation in ant diversity across contrasted habitats

Habitats contrasting in their topography or levels of perturbation are likely to differ in terms of potential niches for ant species from the regional species pool. Such dissimilarities among habitats should be reflected by either turnover or nestedness in species and/or trait composition, i.e. either habitats are composed of different sets of species or the less species-rich habitats represent subsets of the richest ones, respectively. Our results showed that ant communities found in the contrasted habitats differed in their species and functional composition. A high species turnover was observed among all habitats, joined by high levels of functional nestedness between swamp forests vs. slope and hilltop forests. Given that swamp assemblages contained a lower number of species compared to slope and hilltop assemblages, these results suggest that swamp forests are suitable for a limited set of species that have a range of functional traits which are not confined to this habitat; rather the traits of these species are ubiquitous for the three forest habitats. The differences in species and functional community composition in swamp forests compared to the two other habitats may be explained by disturbance caused by water-table fluctuation (Ellis, Crawford & Molles Jr. 2001; Baccaro *et al.* 2013; Soares *et al.* 2013). These differences may also be driven by distinct habitat characteristics such as vegetation structure (Chen *et al.* 2015), soil texture and fertility (Baraloto *et al.* 2011), which are likely to influence leaf-litter ant community composition.

In addition, we observed marked functional shifts in single traits of swamp assemblages when compared with slope and hilltop assemblages, with a higher abundance of ant species with longer body parts (relative to body size) related to sensory abilities (eyes and scapes) and liquid-feeding habits (clypeus). These morphological features are typical of generalist and omnivorous ant species that are commonly favored in habitats affected by flooding (Mertl, Ryder Wilkie & Traniello 2009; Baccaro *et al.* 2013). This result was further supported by the lower values of functional dispersion in swamp compared to slope and hilltop assemblages, suggesting that swamps are composed of functionally more similar and generalist species. In contrast, the relatively smaller femur in the upslope habitats suggests that these assemblages are composed of a higher number of small hypogaecic species foraging and nesting inside the leaf-litter. The smaller eyes (relative to body size) of species occupying slope and hilltop sites compared to swamp assemblages supports this interpretation, given that hypogaecic ant species are characterized by reduced eye size (Brandão, Silva & Delabie 2012).

Moreover, ant species tended to have relatively longer mandibles in slope and hilltop assemblages, supporting a role for a predatory food regime. This was supported by the clear preference displayed by the species *Strumigenys denticulata* and *Anochetus bispinosus* for hilltop forest, and *Odontomachus scalptus* for slope forest. All these species have relatively long mandibles, especially *S. denticulata*, and are predatory species (Brandão *et al.* 2012). Taken together, the results of individual trait analyses reveal significant contrasts in the habitat use by ant species.

Structuring mechanisms of ant assemblages

We observed not only a reduction in species richness in swamp forests, but also a reduction in the morphological space occupied by species occurring in this habitat compared to the two other forest types. Because species in harsh environments are expected to be functionally similar (Swenson *et al.* 2012a), we predicted some level of clustering of functional traits in leaf-litter ant communities from swamp forests. Furthermore, the lower dispersion of functional traits in swamp assemblages are consistent with the interpretation that species are more tightly packed in this habitat. Nevertheless, there was little evidence for a non-random pattern in multidimensional trait composition of ant assemblages based on our null models. A similar lack of evidence for the clustering of functional traits measured by multiple-trait metrics has already been reported in some plant and animal communities (e.g. Trisos, Petchey & Tobias 2014); and this may be the result of opposing processes acting on different traits.

The use of single-trait metrics can help to disentangle the signature of contrasting assembly processes operating on functional traits (Kraft *et al.* 2008; Trisos *et al.* 2014). Indeed, we found contrasting patterns of community structure for the different traits. For instance, scape length was clustered in our three swamp assemblages, supporting a role of trait-based habitat filtering in this morphological pattern. In contrast, clustering of mandible length was observed in slope and hilltop assemblages, thus highlighting potential variations in the ecological attributes of the species in the different habitats. We may therefore conclude from our null model analyses that habitat filtering was operating on single traits rather than on overall trait dimensionality.

Finally, although competition is assumed to be a major factor influencing community assembly in the tropics (Winemiller *et al.* 2015), we found very weak evidence for a role of this assembly process in structuring leaf-litter ant assemblages sampled in this study. An absence of functional overdispersion at a small spatial scale can be interpreted as either evidence for neutral assembly processes (Hubbell 2001) or alternatively for the cancelling-out effect of habitat filtering and competition (Helmus *et al.* 2007; Swenson & Enquist 2009) that preclude detection of competition. This latter explanation is unlikely here given the analysis was performed at the sampling point scale for each assemblage separately, thus limiting variation in environmental

filters acting on each community. According to contemporary coexistence theory, an absence of overdispersion at small spatial scales is not necessarily interpreted as an absence of competition acting between co-occurring species (Chesson 2000). Rather, competitive interactions among co-occurring species may lead species to converge in their traits but with an overall competitive hierarchy (Chesson 2000; Kunstler *et al.* 2012).

To conclude, the present study demonstrates that both the number of species and their functional roles vary along habitat gradients over a relatively small spatial scale. It thus underlines the key role played by distinct habitats in structuring leaf-litter ant communities in tropical forests and how a complex mosaics of habitats could facilitate the maintenance of high levels of diversity.

Acknowledgements

Financial support for this study was provided by an Investissement d'Avenir grant of the Agence Nationale de la Recherche (CEBA: ANR-10-LABX-25-01) through a PhD fellowship to MF and the funding of the DIADEMA project (Dissecting Amazonian Diversity by Enhancing a Multiple taxonomic-groups approach), by the Programme Convergence 2007-2013, Région Guyane from the European community (BREGA, 757/2014/SGAR/DE/BSF) and by the PO-FEDER 2014-2020 Région Guyane (BING, GY0007194). JHCD acknowledges his research grant from CNPq.

Conflict of interest

The authors declare that they have no conflict of interest.

Appendix S-II.1 – Taxonomic diversity measured by different metrics (mean \pm SD) in each of the three sampled forest habitats.

Index	Swamp	Slope	Hilltop
Fisher Alpha (F)	20.04 \pm 4.59	52.55 \pm 8.68	52.57 \pm 2.30
Hill Number (exp(H))	25.55 \pm 1.59	64.67 \pm 9.11	64.69 \pm 3.08
Simpson Diversity (S)	0.94 \pm 0.00	0.98 \pm 0.00	0.98 \pm 0.00

Appendix S-II.2 – Eigenvalues and trait loadings of a PCA performed on the matrix of log-transformed traits values for each species.

	Axis 1	Axis 2	Axis 3
Eigenvalue	3.34	2.06	1.12
Percentage of variance	37.13	22.91	12.42
Cumulative percentage of variance	37.13	60.04	72.46
Trait loadings			
- Weber's length	-0.74	-0.23	-0.03
- Relative head width	0.87	0.14	0.04
- Relative head length	0.83	0.13	0.11
- Relative pronotum width	0.81	0.09	-0.14
- Relative femur length	-0.54	0.70	0.12
- Relative scape length	-0.32	0.83	0.21
- Relative eye length	-0.18	0.67	-0.43
- Relative clypeus length	0.46	0.52	-0.37
- Relative mandible length	0.22	0.25	0.84

Appendix S-II.3 – Number of occurrences of species collected in each habitat, according to their classification.

Species	Hilltop	Slope	Swamp
Subfamily Amblyoponinae Forel			
Tribe Amblioponini Forel			
<i>Prionopelta</i> sp.A	1	2	1
Subfamily Dolichoderinae			
Tribe Dolichoderini Forel			
<i>Azteca</i> sp.SL13.1	1	0	0
<i>Dolichoderus imitator</i> Emery, 1894	0	2	0
Tribe Tapinomini Emery			
<i>Tapinoma melanocephalum</i> (Fabricius, 1793)	0	1	0
Subfamily Dorylinae			
<i>Cerapachys splendens</i> Borgmeier, 1957	1	0	0
<i>Eciton burchellii</i> (Westwood, 1842)	0	0	1
<i>Labidus coecus</i> (Latreille, 1802)	4	0	1
<i>Neivamyrmex</i> cf. <i>carettei</i>	1	2	0
<i>Neivamyrmex postcarinatus</i> Borgmeier, 1953	0	1	0
Subfamily Ectatomminae			
Tribe Ectatommini Emery			
<i>Ectatomma edentatum</i> Roger, 1863	12	10	1
<i>Ectatomma lugens</i> Emery, 1894	27	20	0
<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1792)	1	0	0
<i>Gnamptogenys acuminata</i> Emery, 1896	1	0	0
<i>Gnamptogenys continua</i> (Mayr, 1887)	5	4	3
<i>Gnamptogenys haenschii</i> (Emery, 1902)	1	1	0
<i>Gnamptogenys horni</i> Santschi, 1929	0	2	0
<i>Gnamptogenys interrupta</i> (Mayr, 1887)	1	1	0
<i>Gnamptogenys mecotyle</i> Brown, 1958	1	0	0
<i>Gnamptogenys moelleri</i> (Forel, 1912)	2	2	1
<i>Gnamptogenys sulcata</i> (Smith F., 1858)	0	2	7
Subfamily Formicinae			
Tribe Camponotini Forel			
<i>Camponotus</i> gp. <i>Myrmaphaenus</i>	0	1	0
<i>Camponotus fastigatus</i> Roger, 1863	8	5	1
<i>Camponotus femoratus</i> (Fabricius, 1804)	12	0	13
<i>Camponotus heathi</i> Mann, 1916	0	1	0
<i>Camponotus latangulus</i> Roger, 1863	1	0	0
<i>Camponotus melanoticus</i> Emery, 1894	0	0	1

Tribe Myrmelachistini Forel			
<i>Brachymyrmex heeri</i> Forel, 1874	3	0	0
<i>Brachymyrmex</i> sp.SL13.1	2	0	0
Tribe Plagiolepidini Forel			
<i>Acropyga decedens</i> (Mayr, 1887)	1	0	0
<i>Acropyga guianensis</i> Weber, 1944	1	0	0
<i>Nylanderia fulva</i> (Mayr, 1862)	5	2	5
<i>Nylanderia guatemalensis</i> (Forel, 1885)	1	0	0
<i>Nylanderia</i> sp.SL13.1	1	0	4
<i>Nylanderia</i> sp.SL13.2	3	2	19
<i>Nylanderia</i> sp.SL13.3	28	7	32
<hr/>			
Subfamily Myrmicinae			
<hr/>			
Tribe Attini Smith			
<i>Acanthognathus ocellatus</i> Mayr, 1887	0	1	1
<i>Acromyrmex subterraneus</i> (Forel, 1912)	1	2	0
<i>Apterostigma acre</i> Lattke, 1997	3	1	0
<i>Apterostigma bruchi</i> Santschi, 1919	0	0	1
<i>Apterostigma</i> complex. <i>pilosum</i> .sp.A	2	0	0
<i>Apterostigma pilosum</i> Mayr, 1865	6	2	1
<i>Apterostigma reburrum</i> Lattke, 1997	0	2	0
<i>Apterostigma urichii</i> Forel, 1893	0	2	0
<i>Cephalotes atratus</i> (Linnaeus, 1758)	0	2	0
<i>Cephalotes opacus</i> Santschi, 1920	0	1	0
<i>Cyphomyrmex cornutus</i> Kempf, 1968	0	1	0
<i>Cyphomyrmex peltatus</i> Kempf, 1966	13	3	0
<i>Cyphomyrmex rimosus</i> (Spinola, 1851)	4	3	11
<i>Cyphomyrmex</i> sp.A	0	1	0
<i>Cyphomyrmex transversus</i> Emery, 1894	7	6	8
<i>Lachnomyrmex pilosus</i> Weber, 1950	0	0	6
<i>Mycocepurus smithii</i> (Forel, 1893)	0	2	0
<i>Myrmicocrypta</i> sp.A	6	1	0
<i>Myrmicocrypta</i> sp.D	5	1	1
<i>Pheidole alexeter</i> Wilson, 2003	1	2	23
<i>Pheidole allarmata</i> Wilson, 2003	13	7	0
<i>Pheidole astur</i> Wilson, 2003	11	7	0
<i>Pheidole coffeicola</i> Borgmeier, 1934	18	14	3
<i>Pheidole diligens</i> Santschi, 1923	1	1	0
<i>Pheidole dolon</i> Wilson, 2003	2	1	0
<i>Pheidole fallax</i> Mayr, 1870	1	1	1
<i>Pheidole</i> gp. <i>diligens</i> .sp.A	1	0	2
<i>Pheidole</i> gp. <i>diligens</i> .sp.B	0	2	1
<i>Pheidole</i> gp. <i>diligens</i> .sp.C.1	1	2	0

<i>Pheidole</i> gp. <i>diligens</i> .sp.C.2	0	3	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>diligens</i> .sp.D	0	1	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>fallax</i> .sp.A.1	0	0	12
<i>Pheidole</i> gp. <i>fallax</i> .sp.A.2	3	0	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>fallax</i> .sp.B	3	0	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>fallax</i> .sp.D	8	2	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>fallax</i> .sp.G	1	0	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>flavens</i> .sp.A	16	9	1
<i>Pheidole</i> gp. <i>flavens</i> .sp.B	24	14	1
<i>Pheidole</i> gp. <i>flavens</i> .sp.C	1	2	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>flavens</i> .sp.D.1	10	12	2
<i>Pheidole</i> gp. <i>flavens</i> .sp.D.2	0	3	31
<i>Pheidole</i> gp. <i>flavens</i> .sp.D.3	3	7	14
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> .sp.A	30	19	1
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> .sp.B	3	1	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> .sp.C	4	5	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> .sp.D	2	1	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> .sp.E	2	1	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> .sp.F	3	1	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> .sp.H.2	1	0	0
<i>Pheidole</i> <i>jeannei</i> Wilson, 2003	7	3	0
<i>Pheidole</i> <i>midas</i> Wilson, 2003	11	5	1
<i>Pheidole</i> nr. <i>alexeter</i> sp.A	1	1	0
<i>Pheidole</i> nr. <i>alexeter</i> sp.B	0	1	0
<i>Pheidole</i> nr. <i>araneoides</i> sp.A	9	9	0
<i>Pheidole</i> nr. <i>araneoides</i> sp.B	2	0	0
<i>Pheidole</i> nr. <i>dolon</i> sp.A	6	3	0
<i>Pheidole</i> nr. <i>dolon</i> sp.B	1	1	0
<i>Pheidole</i> nr. <i>fimbriata</i> sp.A	0	2	0
<i>Pheidole</i> nr. <i>impressa</i>	4	4	23
<i>Pheidole</i> nr. <i>minax</i>	1	0	1
<i>Pheidole</i> nr. <i>obtupilosa</i> sp.B	4	4	0
<i>Pheidole</i> nr. <i>scolioceps</i>	1	0	0
<i>Pheidole</i> <i>scolioceps</i> Wilson, 2003	9	9	0
<i>Pheidole</i> <i>valens</i> Wilson, 2003	2	4	0
<i>Ochetomyrmex</i> <i>neopolitus</i> Fernandez, 2003	5	11	0
<i>Ochetomyrmex</i> <i>semipolitus</i> Mayr, 1878	7	3	1
<i>Octostruma</i> <i>balzani</i> (Emery, 1894)	6	5	0
<i>Octostruma</i> <i>betschi</i> Perrault, 1988	9	3	0
<i>Octostruma</i> <i>iheringi</i> (Emery, 1888)	1	5	0
<i>Octostruma</i> sp.SL13.1	1	0	0
<i>Sericomyrmex</i> sp.A	6	6	0

<i>Sericomyrmex</i> sp.B	10	9	0
<i>Sericomyrmex</i> sp.C	0	1	0
<i>Sericomyrmex</i> sp.D	1	1	0
<i>Sericomyrmex</i> sp.E	1	0	0
<i>Sericomyrmex</i> sp.F	0	1	0
<i>Sericomyrmex</i> sp.G	1	1	0
<i>Sericomyrmex</i> sp.H	2	0	0
<i>Sericomyrmex</i> sp.I	1	1	0
<i>Strumigenys alberti</i> (Forel, 1893)	0	0	1
<i>Strumigenys auctidens</i> (Bolton, 2000)	3	6	0
<i>Strumigenys beebei</i> (Wheeler, 1915)	4	3	0
<i>Strumigenys cosmoptela</i> Kempf, 1975	0	1	0
<i>Strumigenys crassicornis</i> Mayr, 1887	3	0	0
<i>Strumigenys denticulata</i> (Mayr, 1887)	50	30	12
<i>Strumigenys dyseides</i> Bolton, 2000	3	1	0
<i>Strumigenys eggersi</i> Emery, 1890	1	0	0
<i>Strumigenys elongate</i> Roger, 1863	9	5	2
<i>Strumigenys inusitata</i> (Lattke, 1992)	3	0	0
<i>Strumigenys saliens</i> Mayr, 1887	2	0	0
<i>Strumigenys trudifera</i> Kempf & Brown, 1969	2	2	0
<i>Strumigenys villiersi</i> (Perrault, 1986)	1	1	0
<i>Trachymyrmex farinosus</i> (Emery, 1894)	2	1	0
<i>Trachymyrmex relictus</i> Borgmeier, 1934	4	5	0
<i>Trachymyrmex</i> sp.A	2	0	0
<i>Trachymyrmex</i> sp.B	1	0	0
<i>Trachymyrmex</i> sp.C	0	0	1
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger, 1863)	5	0	8
<i>Wasmannia iheringi</i> Forel, 1908	1	0	0
<i>Wasmannia scrobifera</i> Kempf, 1961	5	0	0
<i>Wasmannia sigmoidea</i> (Mayr, 1884)	1	0	0
Tribe Crematogastrini Forel			
<i>Carebara</i> sp.SL13.1	2	0	0
<i>Carebara urichi</i> (Wheeler, 1922)	2	0	0
<i>Crematogaster carinata</i> Mayr, 1862	24	10	37
<i>Crematogaster flavosensitiva</i> Longino, 2003	3	6	0
<i>Crematogaster limata</i> Smith F., 1858	5	6	3
<i>Crematogaster</i> nr. <i>stollii</i>	1	0	0
<i>Crematogaster sotobosque</i> Longino, 2003	5	2	3
<i>Crematogaster</i> sp.SL13.1	1	0	1
<i>Crematogaster</i> sp.SL13.2	1	0	0
<i>Crematogaster tenuicula</i> Forel, 1904	2	11	0
<i>Nesomyrmex wilda</i> (Smith, M.R., 1943)	0	0	1

Tribe Pogonomyrmecini Ward, Brady, Fisher & Schultz

<i>Hylomyrma balzani</i> (Emery, 1894)	0	5	3
--	---	---	---

Tribe Solenopsidini Forel

<i>Cryptomyrmex longinodus</i> (Fernandez & Brandão, 2003)	1	0	0
<i>Megalomyrmex cuatiara</i> Brandão, 1990	0	1	0
<i>Megalomyrmex incisus</i> Smith, 1947	0	1	0
<i>Megalomyrmex silvestrii</i> Wheeler, 1909	0	3	0
<i>Monomorium floricola</i> (Jerdon, 1851)	0	0	1
<i>Rogeria besucheti</i> Kugler, 1994	0	1	0
<i>Rogeria germaini</i> Emery, 1894	2	2	1
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.1	1	0	0
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.11	11	6	4
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.12	0	3	1
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.14	0	0	2
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.15	8	5	5
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.17	15	12	0
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.19	12	15	0
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.2	0	1	0
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.20	12	16	6
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.21	27	18	5
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.22	12	6	4
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.24	9	14	3
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.26	0	2	0
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.28	4	1	0
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.29	4	2	0
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.3	4	0	0
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.30	3	0	2
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.31	2	0	3
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.32	1	0	0
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.5	1	0	0
<i>Solenopsis</i> sp.IT14.7	1	0	0
<i>Solenopsis virulens</i> Smith, 1858	0	3	0

Subfamily Ponerinae

Tribe Ponerini Lepeletier de Saint-Fargeau

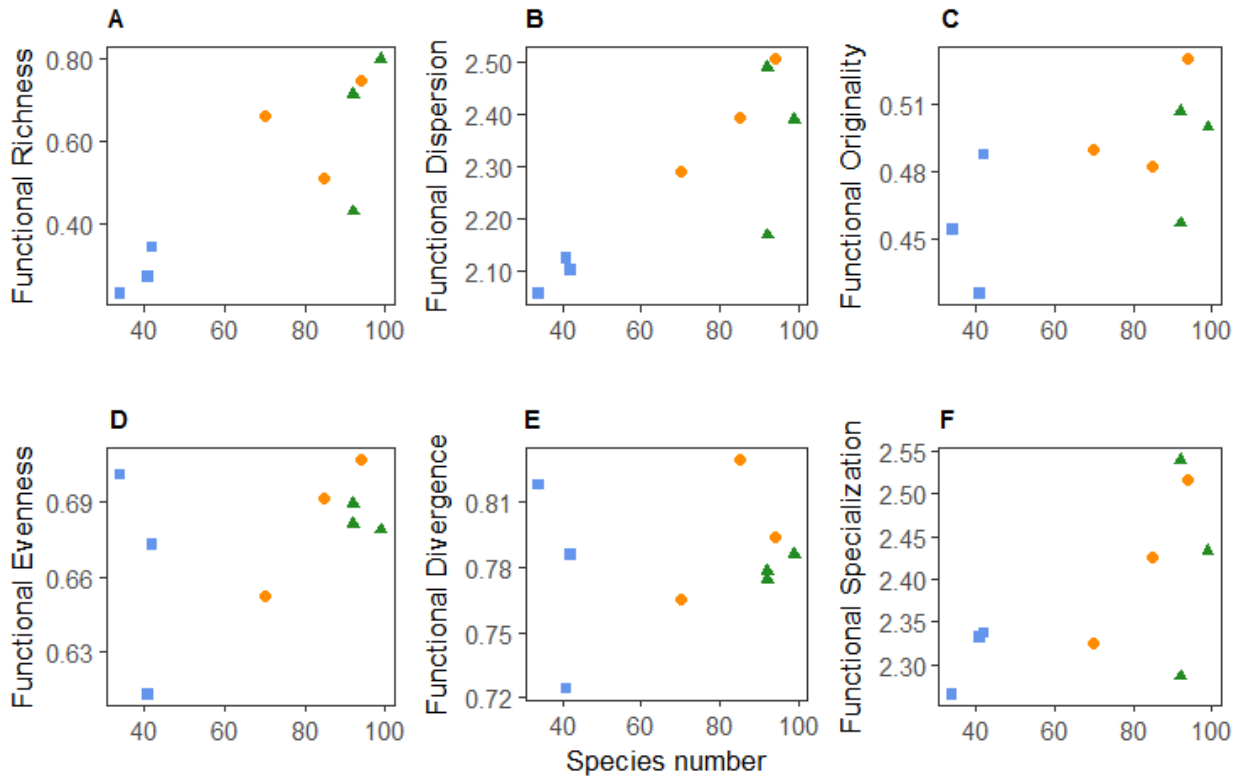
<i>Anochetus bispinosus</i> (Smith, 1858)	7	0	0
<i>Anochetus diegensis</i> Forel, 1912	1	2	0
<i>Anochetus horridus</i> Kempf, 1964	6	15	0
<i>Anochetus inermis</i> André, 1889	7	9	0
<i>Hypoponera opacior</i> (Forel, 1893)	0	0	11
<i>Hypoponera</i> sp.12.FG.SGt.	4	8	2
<i>Hypoponera</i> sp.5.FG.SGt.	1	3	2
<i>Hypoponera</i> sp.A	1	0	3

<i>Hypoponera</i> sp.B	20	11	3
<i>Hypoponera</i> sp.C	7	7	0
<i>Mayaponera constricta</i> (Mayr, 1884)	2	7	2
<i>Neoponera apicalis</i> .morpho.II	2	0	0
<i>Neoponera procidua</i> (Emery, 1890)	1	0	0
<i>Odontomachus chelifer</i> (Latreille, 1802)	2	0	0
<i>Odontomachus haematodus</i> (Linnaeus, 1758)	0	2	9
<i>Odontomachus meinerti</i> Forel, 1905	7	6	1
<i>Odontomachus scalptus</i> Brown, 1978	0	4	0
<i>Pachycondyla crassinoda</i> (Latreille, 1802)	4	5	0
<i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius, 1804)	4	6	7
<i>Pachycondyla</i> nr. <i>harpax</i>	0	1	0
<i>Pachycondyla oberthueri</i> Emery, 1890	1	0	0
<i>Pachycondyla</i> sp.SL13.7	1	0	0
<i>Pachycondyla striata</i> .form.I	0	1	0
<i>Pachycondyla striata</i> .form.II	0	1	0
<i>Pachycondyla verenae</i> .morpho.I	0	0	1
<i>Pseudoponera stigma</i> (Fabricius, 1804)	2	2	0
<hr/>			
Subfamily Proceratiinae			
<hr/>			
Tribe Proceratiini Emery			
<i>Discothyrea denticulata</i> Weber, 1939	4	0	0
<i>Discothyrea sexarticulata</i> Borgmeier, 1954	4	0	0
<hr/>			
Subfamily Pseudomyrmecinae			
<hr/>			
Tribe Pseudomyrmecini Smith			
<i>Pseudomyrmex tenuis</i> (Fabricius, 1804)	0	1	0
<hr/>			

Appendix S-II.4 – Taxonomic and functional diversity indices in each of the three sampled forested habitats. Results of diversity metrics are given for individual assemblages (mean \pm s.d. of the three assemblages for each habitat). SR=Species Richness, SE=Species Evenness, FRic=Functional Richness, FEve=Functional Evenness, FDis=Functional Dispersion, FDiv=Functional Divergence, FSpe=Functional Specialization, FOri=Functional Originality

Habitat	SR	SE	FRic	FEve	FDis	FDiv	FSpe	FOri
Swamp	39 \pm	0.88 \pm	0.28 \pm	0.66 \pm	2.1 \pm	0.78 \pm	2.31 \pm	0.46 \pm
	3.2	0.01	0.06	0.06	0.04	0.05	0.05	0.04
Slope	83 \pm	0.94 \pm	0.64 \pm	0.68 \pm	2.40 \pm	0.80 \pm	2.42 \pm	0.50 \pm
	11.5	0.00	0.12	0.02	0.11	0.03	0.09	0.03
Hilltop	94.3 \pm	0.92 \pm	0.65 \pm	0.68 \pm	2.35 \pm	0.78 \pm	2.42 \pm	0.49 \pm
	4.60	0.00	0.19	0.01	0.16	0.01	0.12	0.03

Appendix S-II.5 – Mean values of multi-trait diversity measures according to taxonomic diversity in the three assemblages of each habitat (squares = swamp, circles = slope, triangles = hilltop).



Appendix S-II.6 – Number of communities per habitat (n=3 for each habitat) significantly deviating from the null expectation for individual CWM of traits. The tests were two-tailed (expected $p \leq 0.025$ or ≥ 0.975).

	Hilltop	Slope	Swamp
Relative Head Length	1/3	0	0
Relative Head Width	0	0	0
Relative Mandible Length	2/3	2/3	0
Relative Clypeus Length	0	0	0
Relative Scape Length	0	0	3/3
Relative Eye Length	0	0	1/3
Weber's Length	1/3	0	1/3
Relative Femur Length	0	0	0
Relative Pronotum Width	0	0	0

Appendix S-II.7 – Number of points per assemblage (n=20 for each assemblage) that display a reduction in kurtosis of traits. The tests were one-tailed (expected $p \leq 0.05$). All traits except Weber’s length are relative to body size (i.e. divided by Weber’s length).

	Hilltop			Slope			Swamp			Total
	P4	P7	P10	P5	P8	P11	P6	P9	P12	
Head Length	0	2/20	0	0	4/20	0	1/20	0	0	7/180
Head Width	1/20	2/20	0	0	0	1/20	1/20	1/20	1/20	7/180
Mandible L.	0	0	0	0	0	0	1/20	1/20	3/20	5/180
Clypeus L.	3/20	2/20	2/20	5/20	4/20	3/20	1/20	0	1/20	21/180
Scape L.	1/20	1/20	1/20	0	2/20	1/20	2/20	0	0	8/180
Eye L.	0	0	2/20	2/20	1/20	1/20	0	1/20	0	7/180
Weber’s L.	0	1/20	1/20	0	0	1/20	2/20	0	0	5/180
Femur L.	0	3/20	1/20	1/20	2/20	3/20	2/20	1/20	0	13/180
Pronotum W.	1/20	1/20	0	1/20	0	2/20	1/20	0	0	6/180

Article III – Local variation of taxonomic, functional and phylogenetic diversity of ant assemblages along an elevational gradient

Fichaux Mélanie^{1*}, Vleminckx Jason¹, Galli Jordan^{1,2}, Courtois Elodie A.^{3,4}, Shengli Tao⁵, Labrière Nicolas⁵, Chave Jérôme⁵, Baraloto Christopher⁶, Orivel Jérôme¹

¹ CNRS, UMR Ecologie des Forêts de Guyane (EcoFoG), AgroParisTech, CIRAD, INRA, Université de Guyane, Université des Antilles, Campus agronomique, BP 316, F-97379, Kourou cedex, France.

² Present address: CAPSE France, 175, route de la Gare, 07360 Les Ollières sur Eyrieux, France.

³ Laboratoire Ecologie, Evolution, Interactions des Systèmes Amazoniens (LEEISA), Université de Guyane, CNRS, IFREMER, Cayenne, France.

⁴ Department of Biology, Centre of Excellence PLECO (Plant and Vegetation Ecology), University of Antwerp, Wilrijk, Belgium.

⁵ Laboratoire Evolution et Diversité Biologique UMR 5174, CNRS, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France.

⁶ International Center for Tropical Botany, Department of Biological Sciences, FIU, Miami, USA.

* **Correspondence:** fichaux.mel@gmail.com

Abstract

The study of rules that shape species distribution and coexistence is an active research area of community ecology. Quantifying (*i*) ecological similarities and (*ii*) phylogenetic relatedness among co-occurring species may provide insights on whether environmental filtering and/or interspecific competition act on community assembly. We evaluated the taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of diversity in ant assemblages along a Neotropical elevational gradient. A range of environmental descriptors (i.e. soil, climatic and LiDAR-derived variables), likely to be associated to variation in diversity, was also measured at each elevation band. Null models were used at two different scales (i.e. assemblage and sampling point scales) in order to separately test the effect of environmental filtering and interspecific competition on the functional and phylogenetic structure of assemblages. Our results are consistent with a

common pattern of decrease of diversity with increasing elevation. At the scale of assemblage, ant assemblages tended to be functionally and phylogenetically clustered at higher elevations, suggesting that environmental conditions (e.g. temperature, soil texture) shape leaf-litter ant assemblages. While the size of the functional space was clustered at mid and high elevations, we observed a clustering in the measures of functional dispersion at low elevation, suggesting that environmental filtering is acting differently on assemblages along the elevational gradient. Contrary to the expected pattern under the influence of competition, we found weak evidence of functional and phylogenetic overdispersion within assemblages. Given the vulnerability of mountain ecosystems to a changing climate, there is a need for the understanding of local processes acting on community assembly in such threatened environments.

Keywords – Ants, traits, functional diversity, phylogenetic diversity, elevational gradient, climate, LiDAR, soil composition, assembly rules

Introduction

The study of rules that shape species distribution and coexistence is an active research area of community ecology (Chesson 2000; Weiher & Keddy 2001; Myers *et al.* 2013). From a deterministic perspective, two central (niche-based) processes are involved in the assembly of plant and animal communities. Environment filters species that can persist within a community given their tolerance of the abiotic conditions, resulting in co-occurring species having similar ecological attributes (Keddy 1992; Kraft *et al.* 2015). Alternatively, competitive interactions for resources are assumed to limit the resulting species pool through the limitation of species sharing identical niches (Gause 1934; MacArthur & Levins 1967; Chesson 2000).

Niche-based assembly mechanisms may be inferred by comparing observed functional or phylogenetic diversity of communities with those expected under null models generated by drawing species at random from a regional species pool (e.g. Gotelli 2000). Depending on the scale, deviation from the null expectation can be interpreted as evidence for the action of habitat filtering and niche differentiation (Cadotte, Albert & Walker 2013; Trisos *et al.* 2014; Gianuca *et al.* 2016). As a result of habitat filtering, regional assemblages should be composed of species functionally/phylogenetically more similar than expected by chance (i.e. functional/phylogenetic clustering). At local scales, niche differentiation would produce assemblages composed of species functionally/phylogenetically less similar than expected by chance (i.e. functional/phylogenetic overdispersion). However, environmental filtering and niche differentiation may have interactive effects and obscure each other's signature, likely to result in random trait and phylogenetic patterns. For instance, the random phylogenetic structure detected in a Neotropical dry forest (Swenson *et al.* 2007) can be explained by the

simultaneous clustering of some functional traits and even dispersion of others (Swenson & Enquist 2009).

In tropical regions, while arthropods represent a highly diverse group (May 2010; Basset *et al.* 2012), their organization remains poorly understood (but see Ellwood *et al.* 2009; Lessard *et al.* 2011; Lamarre *et al.* 2016). The trait and phylogenetic approaches may be particularly useful for interpreting patterns of diversity for such hyperdiverse and understudied taxa. Among arthropods, ants are an ideal group for studying variation of species diversity along environmental gradients because (i) they are abundant, ecologically dominant and diverse in terrestrial ecosystems (Hölldobler & Wilson 1990), (ii) they perform an important range of ecological functions such as predation, scavenging and seed dispersal (Folgarait 1998; Del Toro *et al.* 2012), and (iii) a wide range of ecological strategies employed by ants can be captured by morphological approaches (Weiser & Kaspari 2006; Bihn *et al.* 2010; Silva & Brandão 2010; Brandão *et al.* 2012).

Here we aimed at evaluating the variation of taxonomic, functional and phylogenetic diversity of ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) along the Mont Itoupé, in French Guiana rainforest. This site represents a particular biogeographic interest for the region, because it is one of the highest points in the eastern Guianan Shield. Furthermore, the top of the mountain is covered by cloud forests, which is a biogeographic rarity that is threatened by scenarios of climate change for this region. We focused on one of the most diverse ant faunas in the world (i.e. the leaf-litter fauna) to examine patterns of diversity along the elevational gradient. First, we quantified the variation of taxonomic, functional and phylogenetic diversity of ant communities along the gradient. We expected species richness to decrease with elevation (Longino & Colwell 2011; Longino, Branstetter & Colwell 2014). If the loss of species went along with a loss of functional traits of species in the assemblages towards higher elevations, we would expect similar declines for functional diversity and for phylogenetic diversity (if traits are conserved). Secondly, phylogenetic and functional structure of the leaf-litter ant assemblages were quantified using, respectively, phylogenetic relatedness and morphological traits assumed to represent the spectra of ant species' ecological strategies. A stronger effect of environmental filtering at the highest elevation compared to mid-elevations should lead to a clustered assemblage structure (Graham *et al.* 2009; Machac *et al.* 2011; Dehling *et al.* 2014; Smith *et al.* 2014). Finally, we examined the effect of climatic variables (temperature and relative humidity) on taxonomic, functional and phylogenetic diversity of ant assemblages.

Materials and methods

Ant sampling and identification

We performed ant collections during the dry season in November 2014, along the Mont Itoupé, French Guiana. The Mont Itoupé is located in heart of the Amazon Park of Guiana, amounting to 830m of altitude. Three plots were sampled along three elevational transects established along the mountain (approximately 400m, 600m and 800m a.s.l.). Each plot represented an area of 30m x 40m, within which we established a grid system of 20 points separated by at least 10m, according to the Ants of Leaf Litter Protocol (Agosti & Alonso 2000). At each sampling point, we collected ants using pitfall traps and the mini-Winkler method (for more details, see Bestelmeyer *et al.* 2000). Pitfall traps were left in the ground for 72 hours while the mini-Winkler extractors were installed for 48 hours.

Ants were then identified to morphospecies or species level whenever possible. Molecular identifications were also performed by sequencing the 16S rRNA in at least four specimens per morphospecies for which morphological identification proved to be problematic (for more details about the protocol, see Kocher *et al.* 2016).

Morphological data

We measured nine morphological attributes (**Table III.1**) using an ocular micrometer accurate to 0.01mm mounted on a dissecting microscope Leica M80 (Leica Microsystems, Heerbrugg, Switzerland). Traits were selected based on their expected link with ecological strategies related to resource use. Measures were performed for 99% of all species collected (288 out of 291 species). At least four randomly selected (minor-caste) workers by species were measured whenever possible.

Table III.1 – List of morphological traits measured and their hypothesized ecological functions. WL = Weber’s length; HW = head width; HL = head length; PW = pronotum width; FL = femur length; SL = scape length; EY = eye length; CL = clypeus length; ML = mandible length.

Traits	Hypothesized ecological functions
WL	Proxy for body size, associated to habitat complexity (Weber 1938; Kaspari & Weiser 1999).
HW	Indicator of mandibular musculature, associated to trophic position (Kaspari 1993; Weiser & Kaspari 2006).
HL	Indicator of body size (Kaspari & Weiser 1999) and body mass which determines the quantity of resources consumed.
PW	Predictor of body mass (Kaspari & Weiser 1999).
FL	Indicator of foraging speed, associated to habitat complexity (Feener Jr. <i>et al.</i> 1988).
SL	Associated with sensory abilities (Weiser & Kaspari 2006), indicative of an ant’s ability to navigate and move through its surroundings (Yates <i>et al.</i> 2014).
EY	Indicator of feeding behavior; hypogaecic ant species have smaller eyes compared to epigaeic ant species (Weiser & Kaspari 2006; Yates <i>et al.</i> 2014).
CL	Related to liquid absorption abilities (Davidson <i>et al.</i> 2004); clypeus length is here used as a surrogate for liquid feeding habits in ants.
ML	Longer mandibles are associated with larger prey consumption (Fowler <i>et al.</i> 1991). In some cases (i.e. trap-jaw ants), sublinear to linear and long mandibles are used as extremely rapid trap for hunting and killing fast preys (Gronenberg <i>et al.</i> 1993).

Phylogenetic data

We produced a genus-level phylogenetic tree and phylogenetic distances between genera of the ants collected (representing 51 genera) using the phylogeny produced in a recent publication (Blanchard & Moreau 2016). Because two genera sampled in this study (*Gigantiops* and *Rasopone*) were missing in the phylogeny of Blanchard & Moreau (2016), our resulting phylogeny contained 49 genera (**Appendix S-III.1**). The genera *Gigantiops* and *Rasopone* were represented by one and two single species, respectively; these species had relative occurrences ranging between 0.03% and 0.08%.

Environmental data

We measured the following environmental parameters:

Soil data – In each plot, ten soil samples were collected at the intersection of subplot transects each 20m, at each of three depths (0-10, 10-20, 20-30cm). Samples for each depth were bulked in the field, and a single bulked sample of ca. 500g of soil for each of the three depths was

transported to the laboratory and dried to constant weight at 60°C (ca. 96h). Soil samples were then pooled for each plot. A set of nine physical and chemical properties were documented (**Appendix S-III.2**): sand, silt, clay, pH, percentage of organic matter (OM), carbon-to-nitrogen ratio (C/N), Olsen-phosphorus concentration (P), exchangeable aluminum content (Al) and saturation level (SL). The following variables were not included in analyses because of their high correlation with another environmental (**Appendix S-III.3**): silt content, pH, Aluminum (Al) and Saturation Level (SL).

- *Climatic data* – Air temperature (in °C) and relative humidity (RH hereafter, in %) were measured at all plots using micro-environmental sensors (HOBO U23-001). These two parameters were monitored for one year, from 01/01/2015 to 31/12/2015 with one measurement every 30 minutes. Using the local micro-environmental data, we defined four variables for each plot (T_{mean} – Mean annual Temperature, RH_{mean} – Mean annual Relative Humidity, T_{min} – Minimum temperature of the coldest month, RH_{min} – Minimum Relative Humidity of the driest month). Because T_{min} and RH_{min} were highly correlated with T_{mean} and RH_{mean} (**Appendix S-III.4**), respectively, we did not include T_{min} and RH_{min} in analyses.

- *LiDAR data* – LiDAR data were acquired in early August 2014 using a LMS-Q560 RIEGL laser rangefinder (wavelength 1550nm) onboard an aircraft flying at ca. 600m above the ground. Some 64 km² were covered with a scan angle ranging from $\pm 25^\circ$. Point density slightly exceeded 20 pts/m² (pulse density ca. 13 pulses/m²), with a ground point density of 0.31 pts/m². Digital Elevation Model (DEM) at 1m resolution was interpolated from ground LiDAR points using Lastools. Digital Surface Model (DSM) was built using Quick Terrain Modeler (free trial version, <http://appliedimagery.com>) at the same resolution. Canopy Height Model (CHM) was then calculated as the difference between DSM and DEM. When we ground-surveyed our plots, multiple GPS point positions were acquired for each plot using a hand-held GPS (accuracy 5–10m). To further improve plot geo-referencing, we adjusted plot locations against LiDAR CHM as in Réjou-Méchain et al. (2015): the location of all surveyed trees (DBH \geq 30cm) inferred from ground positioning was first compared to that deduced from CHM. Tree GPS coordinates were then shifted until best match with the CHM, resulting in horizontal shifts typically of less than 15 m. With the improved plot locations, we then derived three variables for the plots from LiDAR data: canopy height (C_h), canopy cover (C_{cov}) and the gap fraction (Gap). Canopy height was calculated as the mean value of CHM pixels inside each plot. Canopy cover was also calculated from CHM as the percentage of pixels above a height threshold of 5m. Gap fraction was calculated following the approach of Morsdorf et al. (2006), which was defined as the percent of vegetation echoes to all (ground and vegetation) echoes. Since canopy cover and canopy height were highly correlated to the gap fraction (**Appendix S-III.5**), the latter index was not included into analyses.

Data analysis

All analyses were conducted using R 3.4.4 statistical software (R Core Team 2018). Because pitfall traps and mini-Winkler extractors were used as complementary traps, we thus pooled data from both methods in following analyses. Thus, only a single occurrence was reported for a species collected in both traps at the same sampling point.

Taxonomic diversity – We used species richness as an indicator of taxonomic diversity, representing the number of species in each assemblage (i.e. each sampled plot). Variation in species composition across assemblages was visualized using Non-parametric Multi-Dimensional Scaling (NMDS). The significance of compositional differences across elevations was assessed using Analyses of Similarity (ANOSIM; Clarke 1993) with 9999 permutations and Bray-Curtis distance, using the “vegan” package (Oksanen *et al.* 2018). ANOSIM returns an R-statistic which gives a measure of how spatially distinct groups are, with values ranging from -1 to 1. The closer the R-value is to 1 the more separated the groups are in ordination space, while a value close to zero indicates no separation of groups.

Phylogenetic diversity – Phylogenetic diversity was calculated using Faith’s Phylogenetic Diversity index (PD; Faith 1992). This index is based on the sum of the total phylogenetic distances (i.e. the total branch length spanned by the tree) for a specific community sample. We also calculated the Mean Pairwise Distance (MPD_{PD}) and the Mean Nearest Taxon Distance ($MNTD_{PD}$) for each assemblage (Webb 2000; Webb *et al.* 2002). The MPD_{PD} represents the average phylogenetic distance between all pairs of species occurring within a site. The $MNTD_{PD}$ is the mean phylogenetic distance to the nearest relative for all species occurring together within a site. Phylogenetic metrics were calculated using the “picante” package (Kembel *et al.* 2010).

Functional diversity – We used the nine morphological traits to estimate functional diversity in each assemblage. For each species for which morphological measures were performed, all traits, except Weber’s length, were divided by the latter trait to correct for individual body size (see **Table III.1**). In order to summarize the trait data, we performed a principal component analysis (PCA) on a matrix of the mean value of the log-transformed relative traits per species. Functional metrics were calculated based on the first three principal components. We calculated the Functional Richness (FRic), which represents the volume of the minimum convex hull including all the species of an assemblage (Villéger *et al.* 2008). We also computed the Mean Pairwise Distance (MPD_{FD}) and the Mean Nearest Taxon Distance ($MNTD_{FD}$) among all species for each assemblage. The MPD_{FD} and $MNTD_{FD}$ are equivalent to MPD_{PD} and $MNTD_{PD}$ for

functional diversity. The input data was a distance matrix built based on the Euclidean distance between species using the three synthetic axes. The metrics were calculated using the packages “FD” (Laliberté *et al.* 2014) and “picante” (Kembel *et al.* 2010).

Variation in functional composition across assemblages was examined using the community-weighted mean (CWM, Lavorel & Garnier 2002). The CWMs were calculated for each of the nine morphological traits in each of the nine assemblages using the “FD” package (Laliberté *et al.* 2014). We then computed a principal component analysis (PCA) on CWM scores of each assemblage. The significance of compositional differences across elevations was assessed by permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) on the PCA axis scores of each assemblage, using the “vegan” package (Oksanen *et al.* 2018).

Variation of diversity along the elevational gradient – In order to evaluate the influence of elevation on the diversity of assemblages, we calculated Spearman rank correlations between taxonomic, functional and phylogenetic diversity indices and elevation.

Variation of environmental parameters along the elevational gradient – Spearman rank correlations were also used to evaluate variation of environmental variables along the elevational gradient.

Environmental determinants of taxonomic, functional and phylogenetic diversities – Mantel tests with 9999 permutations were used in order to quantify the relationship between the diversity metrics (using SR, FRic, PD, species composition and functional composition) and the environmental variables across assemblages. Calculations of Mantel statistics were performed using the package “ade4” (Dray & Dufour 2007).

Functional and phylogenetic structure of assemblages – We employed a null modelling approach in order to detect the influence of environmental filtering and interspecific competition on the observed patterns of diversity. We generated 999 null communities for each assemblage by randomizing the species names in the species-by-traits matrix, and 999 null communities for each assemblage by randomizing the genus names in the phylogenetic tree. The assemblage data matrix was maintained constant in the null models. Functional and phylogenetic diversity metrics (i.e. PD, MPD_{PD}, MNTD_{PD}, FRic, MPD_{FD} and MNTD_{FD}) were then calculated for these null communities. The resulting expected frequency distribution of each metric for each assemblage was then compared with the observed value of the respective metric. Observed values lying on the first 50 quantiles of the 999 randomizations were considered evidence of significant

functional or phylogenetic clustering. Observed values lying on the last 50 quantiles of the 999 randomizations were considered evidence of significant functional or phylogenetic overdispersion. We tested the role of environmental filtering at the scale of assemblage whereas interspecific competition was tested at the sampling point scale. Thus, functional or phylogenetic clustering at the assemblage scale would be interpreted as a role of environmental filtering; functional or phylogenetic overdispersion at the sampling point scale would be interpreted as a role of interspecific competition.

Results

Variation of diversity along the elevational gradient

We collected 291 ant species from 61 genera using the combination of the two sampling methods. A decrease of species richness (Spearman's rank correlation, $\rho = -0.72$, $p = 0.037$) and phylogenetic diversity (Spearman's rank correlation, $\rho = -0.68$, $p = 0.050$) was observed along the elevational gradient (**Figs III.1A-B**). While functional richness tended to decrease with elevation, the correlation was not significant due to high intra-group variation at mid-elevation (Spearman's rank correlation, $\rho = -0.62$, $p = 0.086$; **Fig. III.1C**). We found a negative relationship between elevation and $MNTD_{PD}$ (Spearman's rank correlation, $\rho = -0.73$, $p = 0.031$) whereas MPD_{PD} , MPD_{FD} and $MNTD_{FD}$ were not correlated with elevation (Spearman's rank correlations, MPD_{PD} : $\rho = -0.57$, $p = 0.121$; MPD_{FD} : $\rho = -0.12$, $p = 0.776$; $MNTD_{FD}$: $\rho = 0.65$, $p = 0.067$).

When evaluating the differences in composition with elevation, we observed significant differences in species composition across elevations (ANOSIM, $R = 0.84$, $p = 0.004$; **Fig. III.1D**); while functional composition of ant assemblages tended to differ across elevations, the difference was not significant (PERMANOVA, $F_{2,6} = 3.85$, $p = 0.056$; **Fig. III.1E**).

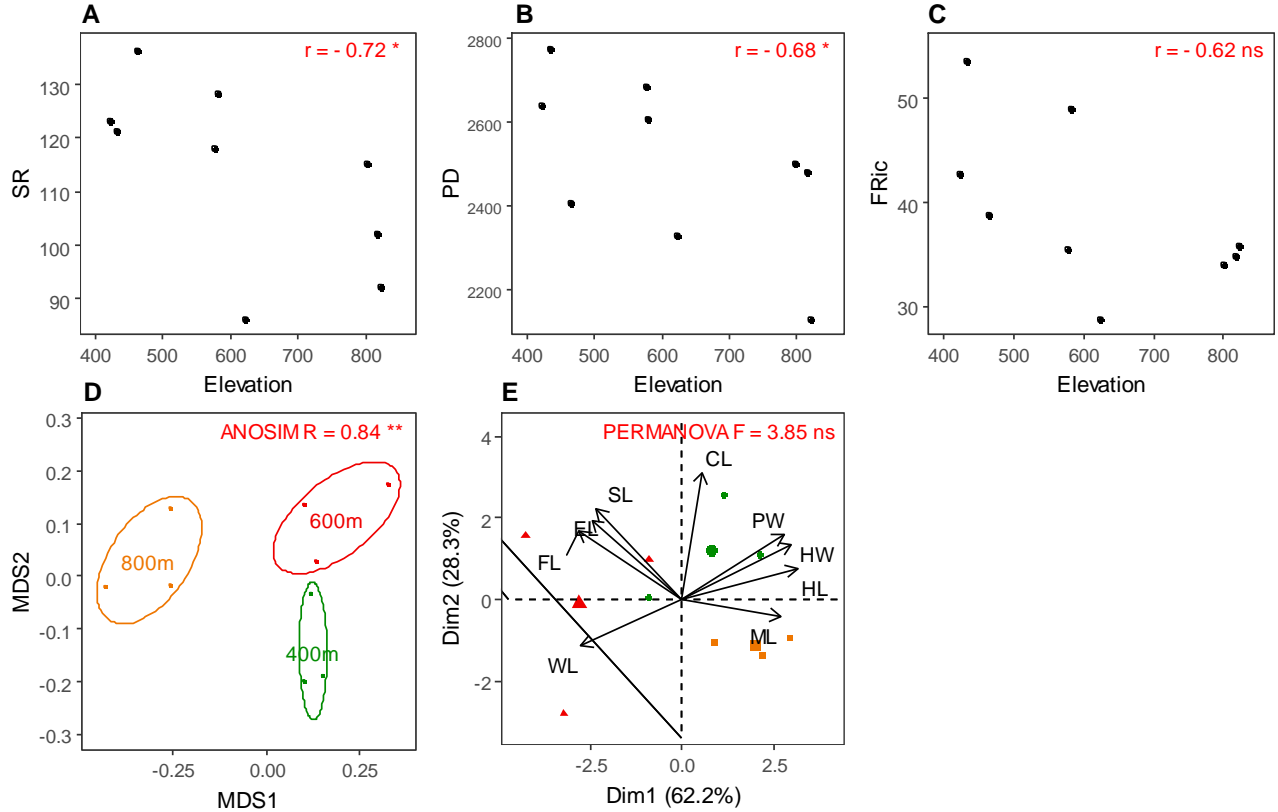


Figure III.1 – Diversity of ant assemblages along the Mont Itoupé. (A) Ant species richness, (B) observed phylogenetic diversity and (C) observed functional richness. (D) Species composition and (E) functional composition of ant assemblages at each elevation (orange = 800m; red = 600m; green = 400m; WL = Weber’s length; HW = head width; HL = head length; PW = pronotum width; FL = femur length; SL = scape length; EY = eye length; CL = clypeus length; ML = mandible length). Asterisks indicate statistical significance (** $p < 0.01$; * $p < 0.05$; ns, not significant).

Variation of environmental parameters along the elevational gradient

Percentage of organic matter (OM) and mean annual relative humidity (RH_{mean}) were positively correlated with elevation (Spearman’s rank correlations OM: $\rho = 0.93$, $p < 0.001$; RH_{mean} : $\rho = 0.72$, $p = 0.037$). In contrast, mean annual temperature (T_{mean}) and the carbon-to-nitrogen ratio (C/N) were negatively correlated with elevation (Spearman’s rank correlations T_{mean} : $\rho = -0.98$, $p < 0.001$; C/N: $\rho = -0.80$, $p = 0.014$). The other environmental parameters (i.e. clay, sand, P and canopy cover) were not correlated with elevation (**Table III.2**).

Table III.2 – Matrix correlations between environmental variables and elevation or diversity metrics as measured by Spearman rank correlations (for elevation) and Mantel tests using 9999 permutations (for diversity metrics). All significant p-values are highlighted in bold. Env. var. = environmental variables; Elev. = elevation (m); SC = species composition; CWM = community-weighted mean; SR = species richness; FRic = functional richness; OM = percentage of organic matter; P = Olsen-phosphorus concentration; T_{mean} = mean annual temperature; RH_{mean} = mean annual relative humidity; C_h = canopy height; C_cov = canopy cover; *** p < 0.001; ** p < 0.01; * p < 0.05.

Env. var.	Elev.	SC	CWM	SR	FRic	PD
clay	-0,43	0,21	0,14	-0,09	0,25	0,17
sand	0,42	0,31 *	0,08	-0,10	0,14	0,07
OM	0,93 ***	0,52 **	0,08	0,30	0,01	0,50 *
P	0,27	0,34 *	0,61 **	0,08	-0,22	0,28
T_{mean}	-0,98 ***	0,69 **	-0,02	0,22	-0,00	0,17
RH_{mean}	0,72 *	0,62 **	0,24	-0,06	-0,22	0,05
C_h	-0,80 *	0,75 **	-0,06	-0,05	0,13	0,14
C_cov	-0,40	0,22	-0,12	-0,12	-0,20	-0,20

Environmental determinants of diversity

Only weak association was observed between environmental variables and the measures of richness (i.e. SR, FRic and PD); differences in PD were associated to differences in organic matter across plots whereas differences in FRic were associated to differences in C/N ratio. In contrast, no association was found between environmental data and species richness (**Table III.2**). Dissimilarities in the two climatic metrics (T_{mean} and RH_{mean}) across plots were associated to differences in species composition (**Table III.2**). Variation in species composition was also associated to variation of three variables of soil composition (sand, organic matter and phosphorus) and one LiDAR-derived variable (canopy height).

Functional and phylogenetic structure of assemblages

At the assemblage scale, a clustering in FRic and PD was observed for two over three 800m-elevation assemblages (IT-01 and IT-03; **Table III.3**). A clustering in $MNTD_{\text{PD}}$ and in MPD_{FD} was also observed in the assemblage IT-03. Among the 600m-elevation assemblages, we observed a clustering in FRic in two thirds of the assemblages (IT-05 and IT-06) and a clustering in $MNTD_{\text{FD}}$ for one over three assemblages (IT-05). Finally, a clustering in $MNTD_{\text{FD}}$ and in MPD_{FD} was observed for two thirds of 400m-elevation assemblages ($MNTD_{\text{FD}}$: IT-07 and IT-09; MPD_{FD} : IT-08

and IT-09). At the sampling point scale, we found very weak proportions of sampling points for which an overdispersion in metrics were observed, whatever the elevation (**Table III.3**).

Table III.3 – Number of assemblages per elevation ($n = 3$ for each elevation) that display clustering in functional and phylogenetic diversity metrics (i.e. observed value lying on the first 50 quantiles of the 999 null communities) and number of sampling points per assemblage ($n = 20$ for each assemblage) that display overdispersion in functional and phylogenetic diversity metrics (i.e. observed value lying on the last 50 quantiles of the 999 null communities). The tests were one-tailed (expected $p \leq 0.05$).

	PD	MPD _{PD}	MNTD _{PD}	FRic	MPD _{FD}	MNTD _{FD}
Assemblage scale						
400m	0	0	0	0	2/3	2/3
600m	0	0	0	2/3	0	1/3
800m	2/3	0	1/3	2/3	1/3	0
Sampling point scale						
400m	0	0	0	4/60	7/60	2/60
600m	0	0	2/60	2/60	1/60	0
800m	1/60	0	3/60	3/60	1/60	9/60

Discussion

Our study revealed changes in different facets of diversity in leaf litter ant assemblages along a Neotropical elevational gradient. A decrease of species richness and phylogenetic diversity as well as changes in species and functional composition of ant assemblages were observed along the Mont Itoupé. Many factors (e.g. temperature, precipitation, solar radiation, air pressure) may co-vary with elevation (McCain & Grytnes 2010) and may explain the variation of diversity along elevational gradients. For instance, climatic factors such as temperature and precipitation have shown to be consistently correlated with ant species richness (e.g. Kaspari, O'Donnell & Kercher 2000; Sanders *et al.* 2007b; Dunn *et al.* 2009). This association between species diversity and climatic factors suggests that the memberships of the different elevational assemblages will not remain constant with climate change. Neotropical species could experience rapid and drastic changes over a few hundreds of meters of elevations (Colwell *et al.* 2008), likely to result in the attrition of lowlands species and/or the extinction of highland species, which will be pushed beyond their physiological tolerance.

While the elevational gradient studied here was relatively limited compared to other studies, significant changes in environmental parameters were observed along the Mont Itoupé. A significant decrease of temperature was observed along the gradient, accompanied by an increase in hygrometry (i.e. relative humidity). A decrease in temperature with increasing

elevation is a very common pattern, in both temperate and tropical regions (McCain & Grytnes 2010). The increase in hygrometry along the gradient may be related to the presence of cloud forests at the top of the mountain, which forms a very rare biogeographic environment for this tropical region, likely to support endemic and climate-specialist species. An increase in percentage of organic matter in soil samples was also observed along the gradient, as well as changes in vegetation structure, with a decrease in canopy height along the elevational gradient. These gradients in environmental parameters which co-vary with elevation may explain the variation in ant diversity along the Mont Itoupé.

Effect of environmental parameters on diversity of ant assemblages

While a decrease in ant species richness was observed along the elevational gradient, we did not find any association between environmental parameters and ant species richness. A general decline of species diversity with increasing elevation have been documented for decades in many groups of organisms (reviewed in McCain & Grytnes 2010) with no exception for ants (Longino & Colwell 2011; Longino *et al.* 2014; Bernadou *et al.* 2015; Smith 2015; Blatrix *et al.* 2016). A decrease in temperature with increasing elevation is generally positively correlated to a decrease in species richness (Dunn *et al.* 2009). However, while climatic and other environmental parameters were here correlated with elevation, the decrease in the number of species along the elevational gradient was not explained by variation in the environmental parameters measured in this study.

In contrast, all the environmental variables that were positively correlated with elevation were also associated to changes in species composition. First, variation in species composition may be explained by variation in temperature and hygrometry along the gradient, while there was no association between species richness and these climatic variables. Climate consists of major environmental filters that put restrictions on how many and which species can survive and establish at different locations, as a result of physiological limits or preferences of species. Among climatic filters, temperature is a key parameter that may drive patterns of ant species distributions (e.g. Sanders *et al.* 2007b; Dunn *et al.* 2009; Silva & Brandão 2014). Climatic conditions of top-elevational forests on the Mont Itoupé may be a constraint on distribution of species. Conversely, colder temperatures may be preferred by some species, the top of the mountain thus providing a refuge area for these species. Thus, changes in species composition along the elevational gradient may reflect the presence of climate-specialists ant species. The presence of species with climatic preferences should be highlighted by variation in functional composition across assemblages at different elevations. However, while we observed a separation in functional composition across elevations, we did not find any association between climatic parameters and functional composition. Thus, the gradient of climatic variables along the elevational gradient does not fully explain variation in diversity across assemblages. Along

with climatic parameters, species composition was also associated to variation in percentage of organic matter and canopy height. This latter index was correlated to gap fraction, which is associated to light intensity. By altering micro-climate conditions, vegetation structure may regulate ant community diversity (Andersen, Hertog & Woinarski 2006; Chen *et al.* 2015; Blatrix *et al.* 2016).

Variation in species composition along the elevational gradient may also be explained by variation in environmental variables that were not correlated with elevation. Thus, differences in ant species composition were slightly correlated to variation in phosphorus across plots. Phosphorus limitation may explain variation in diversity of plants (Vleminckx *et al.* 2015) and animals such as litter invertebrates (McGlynn & Salinas 2007) in tropical rainforests. In their study, McGlynn and Salinas (2007) found that environments richer in phosphorus had greater litter invertebrate densities (mostly detritivores). Thus, the association between phosphorus availability and species composition may be indirectly explained by the variation in the density of prey for predatory ant species.

In addition to climatic factors and nutrient availability, soil texture can also influence invertebrate composition by imposing constraints on species living in ground habitats (Vasconcelos *et al.* 2003; Schmidt *et al.* 2016; Costa-Milanez *et al.* 2017). While the correlation was relatively weak, we found a significant relationship between ant species composition and sand content across plots. A lower density of ants have previously been found in sandy soils than in clayed soils (Vasconcelos *et al.* 2003). Here we did not find any association between ant species richness and soil texture; however, the observed changes in species composition along the sand gradient reflect the influence of soil texture on the composition of litter ant assemblages (Vasconcelos *et al.* 2003; Schmidt *et al.* 2016; Costa-Milanez *et al.* 2017).

Functional and phylogenetic structure of assemblages

Along the elevational gradients which have previously been studied, communities tended to be phylogenetic clustered at higher elevations (ants: Machac *et al.* 2011; Smith *et al.* 2014; but see Smith 2015; bees: Hoiss *et al.* 2012; hummingbirds: Graham *et al.* 2009; Dehling *et al.* 2014). Here, a similar pattern of phylogenetic clustering tendency was observed at higher elevation (i.e. 800m), as predicted by a hypothesis of more severe environmental filtering at higher elevations. While functional assemblage structure have been poorly examined along elevational gradients, similar patterns to those observed in phylogenetic structure are likely to occur in functional structure (Dehling *et al.* 2014). This is supported by our results of clustering in the morphological space in two thirds of the assemblages located at mid-elevation and top-elevation (i.e. 600m and 800m elevations). Variation of environmental factors such as temperature and soil texture – which co-vary with elevation in this study – may explain the

variation in the phylogenetic and functional structure of ant assemblages along the elevational gradient.

At lower elevations (i.e. 400m elevation), while the morphological space of assemblages was not functionally clustered at the assemblage scale (i.e. observed values of FRic lying higher than the first 50 quantiles of the null communities), we found that species were more packed in the morphological space (i.e. observed values of MNTD_{FD} and MPD_{FD} lying on the first 50 quantiles of the null communities). Thus, mid- and high-elevations assemblages are composed of species with less extreme trait combinations than expected whereas low-elevation assemblages are composed of species morphologically more similar than expected. These results suggest that environmental filtering is acting differently on assemblages along the elevational gradient.

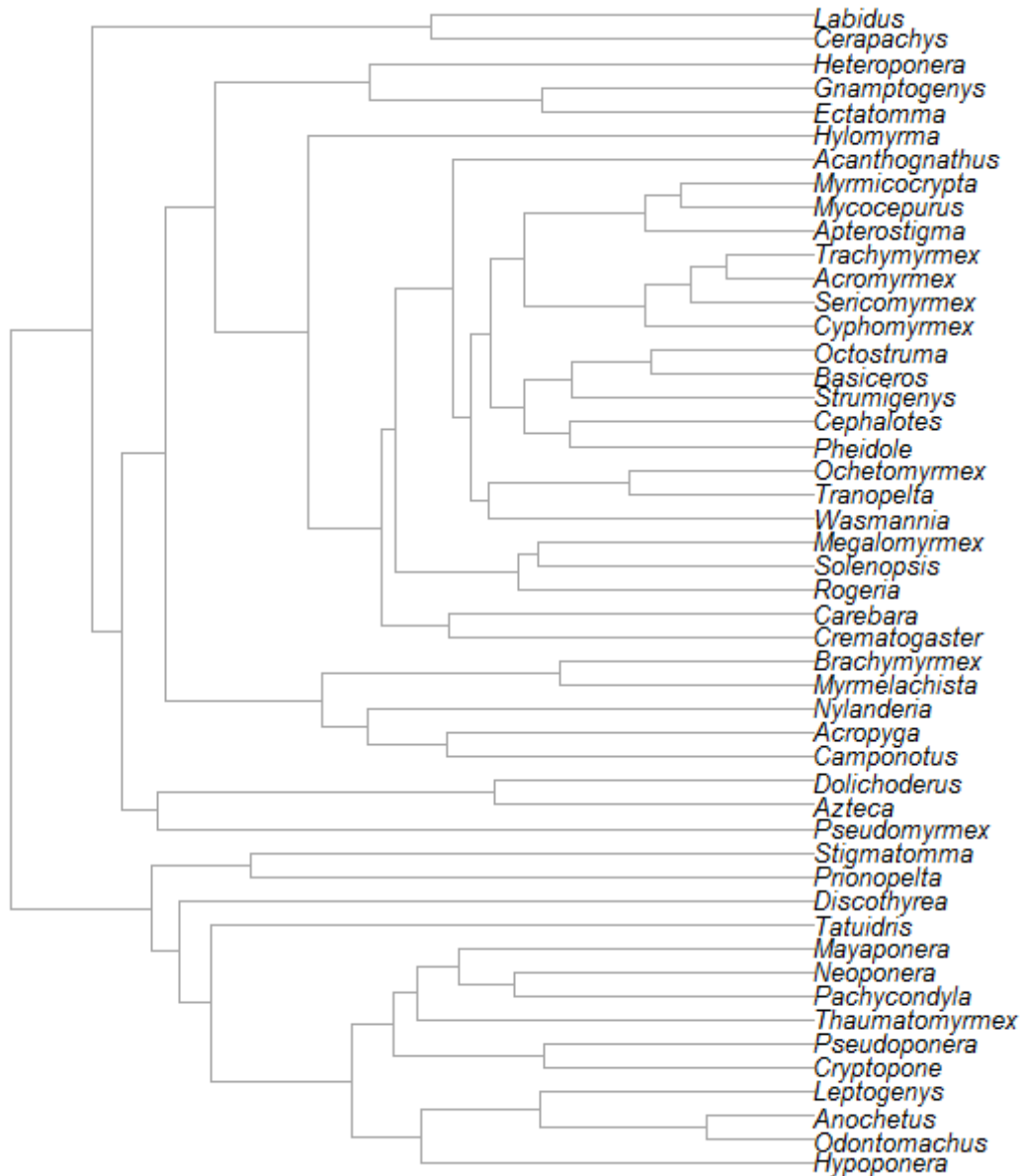
Many studies have reported patterns of clustered functional and phylogenetic assemblage structure in highland assemblages, contrasting with patterns of overdispersed assemblage structure in lowland assemblages (Graham *et al.* 2009; Machac *et al.* 2011; Dehling *et al.* 2014). Here we tested the effect of interspecific competition on functional and phylogenetic structure by implementing a null modelling procedure at the scale of sampling points; this is the scale at which interspecific competition is likely to act and to be reflected in the structure of assemblages. However, we found very weak evidence of functional and phylogenetic overdispersion at the sampling point scale across elevations. This absence of functional overdispersion at a small spatial scale can be interpreted as evidence for neutral assembly processes (Hubbell 2001). Alternatively, contemporary coexistence theory suggest the existence of competitive hierarchies among co-occurring species, so that competitive interactions among species may result in trait convergence (Chesson 2000; HilleRisLambers *et al.* 2012; Kunstler *et al.* 2012). Alternatives to the limiting similarity hypothesis predict that trait dissimilarity among co-occurring species within a community may have different consequences on competition. Thus, even though we did not detect the effect of interspecific competition within ant assemblages, we may not exclude that this process is acting on ant assemblage structure.

Acknowledgements

We thank J.H.C. Delabie for valuable help with ant identifications, and Sandrine Etienne for her work on the process of molecular data. We thank the national park managers for allowing our research program in the core area of the *Parc Amazonien de Guyane*. The expedition was organized and conducted in collaboration with the *Parc Amazonien de Guyane*. Financial support for this study was provided by an *Investissement d'Avenir* grant of the *Agence Nationale de la Recherche* (CEBA, ANR-10-LABX-25-01) through a PhD fellowship to MF and the funding of the DIADEMA project (Dissecting Amazonian Diversity by Enhancing a Multiple taxonomic-groups Approach), by the *Programme Convergence* 2007-2013, *Région Guyane* from the

European community (BREGA, 757/2014/SGAR/DE/BSF) and by the PO-FEDER 2014-2020, *Région Guyane* (BING, GY0007194).

Appendix S-III.1 – Phylogenetic tree of ant genera collected along the elevational gradient

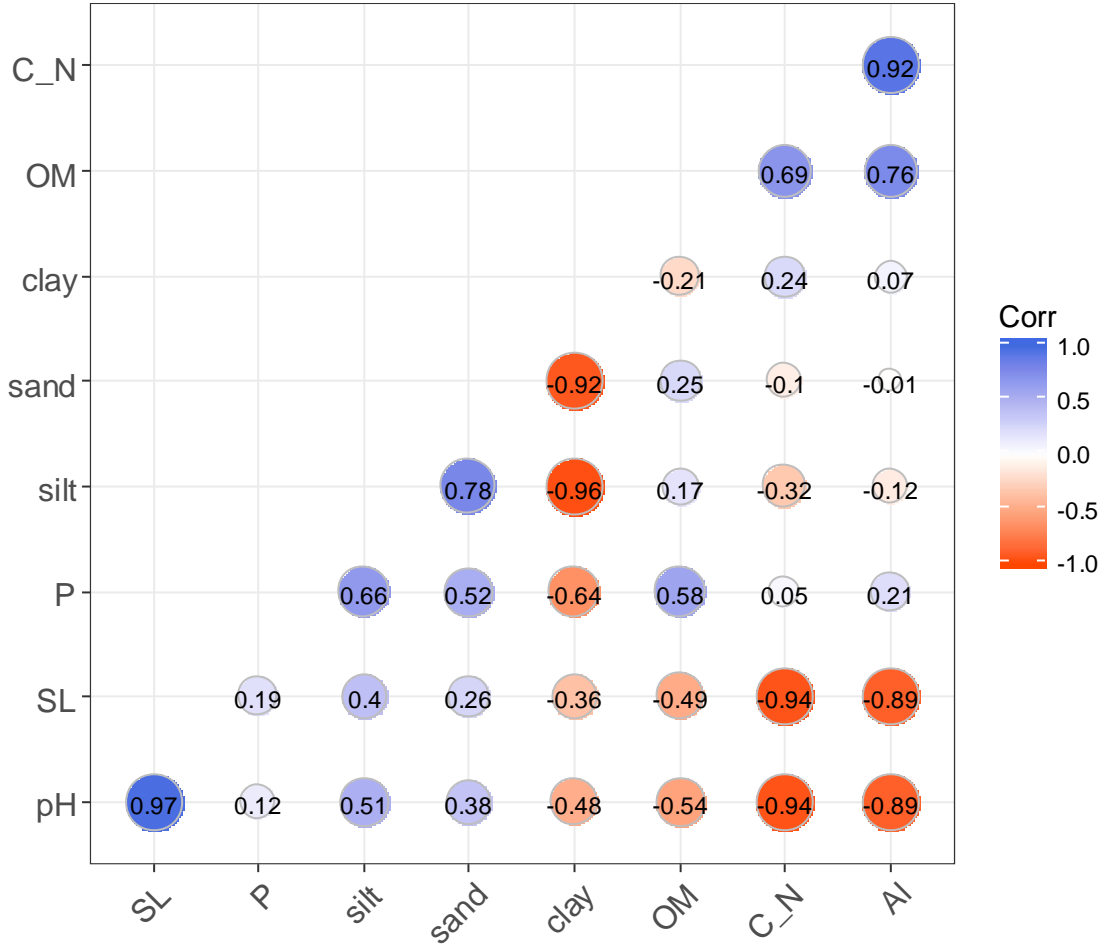


Appendix S-III.2 – Leaf-litter ant sampling plots, coordinates, elevation and environmental parameters employed in the analyses.

Lat = Latitude; Long = Longitude; Elev = Elevation (m); OM = percentage of organic matter; C/N = carbon-to-nitrogen ratio; P = Olsen-phosphorus concentration; Al = exchangeable aluminum content; SL = saturation level of soil; T_{\min} = minimum temperature of the coldest month; T_{mean} = mean annual temperature; RH_{\min} = minimum relative humidity of the driest month; RH_{mean} = mean annual relative humidity; C_cov = Canopy cover; C_h = Canopy height; Gap = Gap fraction.

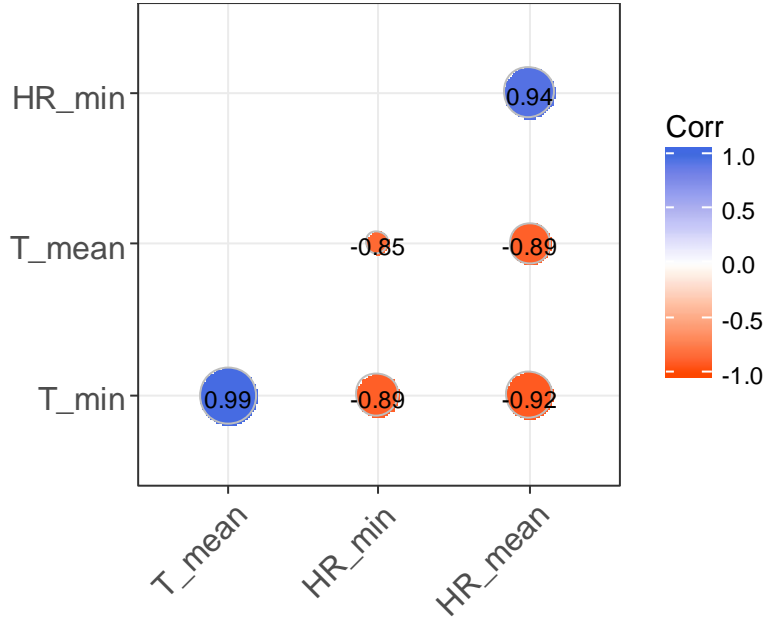
Plot	Lat	Long	Elev	sand	silt	clay	pH	OM	C/N	P	Al	SL	T_{\min}	T_{mean}	RH_{\min}	RH_{mean}	C_cov	C_h	Gap
IT-01	-53,077	3,027	818,85	22,47	32,77	44,76	4,54	8,16	12,96	2,27	1,84	21,92	17,44	21,08	69,34	99,54	0,98	21,05	0,85
IT-02	-53,084	3,022	822,86	29,42	29,77	40,81	4,60	9,35	13,07	2,53	2,08	28,43	17,65	20,99	64,77	99,18	1,00	22,69	0,91
IT-03	-53,087	3,016	801,74	28,57	9,00	62,44	4,74	6,13	12,87	1,73	1,16	31,55	17,68	21,18	71,13	99,27	0,99	20,36	0,88
IT-04	-53,096	3,033	581,82	13,39	8,36	78,25	5,54	5,59	12,24	1,27	1,5	18,01	19,37	22,35	59,74	97,53	1,00	30,82	0,95
IT-05	-53,097	3,023	578,16	15,78	9,31	74,91	4,73	5,68	12,13	1,2	1,28	25,85	19,72	22,67	54,38	95,41	1,00	32,53	0,96
IT-06	-53,100	3,013	623,70	8,98	11,83	79,92	4,61	5,83	12,61	1,53	1,07	22,21	19,32	22,27	58,23	96,56	1,00	34,20	0,95
IT-07	-53,105	3,034	464,55	6,70	6,44	86,85	4,47	4,66	12,11	1,8	1,41	25,66	20,34	23,21	57,53	96,86	0,99	32,15	0,94
IT-08	-53,106	3,022	434,11	36,61	48,44	14,96	6,22	3,83	9,18	2	0	84,85	19,77	23,14	58,57	96,78	1,00	39,11	0,95
IT-09	-53,108	3,017	422,30	8,16	8,64	83,21	5,66	5,14	9,77	1,8	0	81,79	20,44	23,36	58,08	95,83	1,00	37,09	0,97

Appendix S-III.3 – Correlation plots showing correlations between the nine soil variables C/N = carbon-to-nitrogen ratio; OM = percentage of organic matter; P = Olsen-phosphorus concentration; Al = exchangeable aluminum content; SL = saturation level of soil.

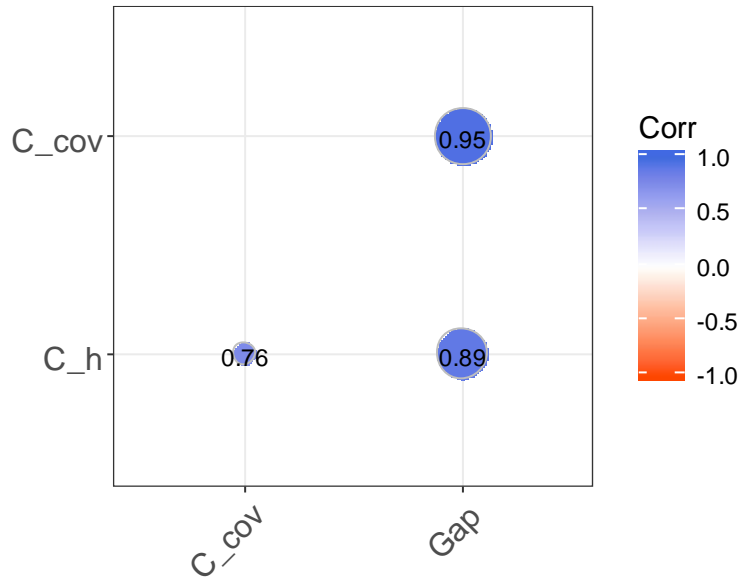


Appendix S-III.4 – Correlation plots showing correlations between the four climatic variables.

T_{min} = minimum temperature of the coldest month; T_{mean} = mean annual temperature; RH_{min} = minimum relative humidity of the driest month; RH_{mean} = mean annual relative humidity.



Appendix S-III.5 – Correlation plots showing correlations between the three LiDAR-derived variables. C_cov = Canopy cover; C_h = Canopy height; Gap = Gap fraction.



4. Rôle respectif des facteurs environnementaux et spatiaux dans la distribution des espèces à l'échelle régionale

Dans le chapitre précédent, le rôle des filtres abiotiques et biotiques a été évalué dans deux études réalisées à l'échelle d'un même site (**Articles II et III**). Ces études ont révélé que l'environnement joue un rôle important dans la structuration des communautés de fourmis à l'échelle locale (i.e. à l'échelle d'un site de récolte). En revanche, les résultats des deux études ne valident pas l'hypothèse d'une exclusion compétitive entre espèces similaires qui co-occurrent localement.

Dans ce chapitre, la diversité des assemblages de fourmis est évaluée à l'échelle de la région guyanaise afin de déterminer le rôle respectif des facteurs environnementaux et spatiaux dans la structuration des communautés. Pour cette étude (**Article IV**), les récoltes sont issues de parcelles échantillonnées dans quatre sites, à savoir, Saül, Trinité, Itoupé et Mitaraka. Ce dispositif permet d'intégrer la dimension spatiale dans l'étude de la structuration des assemblages de fourmis, et ainsi de déterminer un éventuel effet des limitations de dispersion. Ce processus n'avait pas pu être pris en considération dans les études précédentes (**Articles II et III**) en raison de la surface d'étude que nous avons supposée trop faible pour que ce processus puisse agir sur la structuration des communautés. Ce chapitre traite donc de l'influence relative des facteurs environnementaux et spatiaux dans l'organisation des communautés de fourmis à l'échelle régionale.

Article IV – The role of environment and space in structuring taxonomic, phylogenetic and functional diversity of ant assemblages in the French Guianese rainforest

Fichaux Mélanie^{1*}, Vleminckx Jason¹, Béchade Benoît¹, Donald Julian³, Baraloto Christopher⁴, Orivel Jérôme¹

¹ CNRS, UMR Ecologie des Forêts de Guyane (EcoFoG), AgroParisTech, CIRAD, INRA, Université de Guyane, Université des Antilles, Campus agronomique, BP 316, F-97379 Kourou cedex, France

³ Laboratoire EDB (UMR 5174 : CNRS, Université Toulouse 3 Paul Sabatier, IRD, ENSFEA), Université Paul-Sabatier, bâtiment 4R1, 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex 9, France

⁴ International Center for Tropical Botany, Department of Biological Sciences, Florida International University, Miami, FL 33199, USA

* Correspondence: fichaux.mel@gmail.com

Abstract

Contrasting theories have been proposed to explain the structure of ecological communities. Here, we studied the impact of environmental factors and spatial processes on patterns of diversity in twenty-nine leaf-litter ant assemblages distributed across four different regions in tropical forests of French Guiana. We employed a variation partitioning approach to evaluate the relative contribution of spatial and environmental distances on the variation of taxonomic, phylogenetic and functional dissimilarities of ant assemblages. We sampled two forest habitats (terra firme and seasonally-flooded forests) and we performed the analysis (i) including both habitats then (ii) excluding seasonally-flooded forests. When analyzing all plots, both environmental and spatial distances explained variation in species composition and phylogenetic diversity across assemblages. We also found a significant effect of environmental distances on dissimilarity in species richness and measures of functional and phylogenetic dispersion across all plots. The exclusion of seasonally-flooded forests decreased the effect of

environmental distances on the dissimilarity in diversity across assemblages. Among the environmental variables that were associated to variation in species composition and diversity metrics, phosphorus has the strongest influence on ant assemblages. Our results indicate that environmental filtering and dispersal limitations act concurrently but differently on the different facets of diversity in tropical ant communities.

Keywords: Formicidae, functional diversity, phylogenetic diversity, variation partitioning, environmental gradients, community assembly, rainforest, tropical habitats, French Guiana

Introduction

Unraveling the relative importance of mechanisms assembling species in natural communities remains a subject of active research. Niche-based processes such as environmental filtering and niche partitioning may drive variation in species composition across communities (Weiher & Keddy 1995). From this perspective, interspecific differences in functional traits (i.e. physiological, morphological or behavioral attributes; McGill *et al.* 2006) dictate species distributions along environmental gradients. Alternatively, variation in community structure may arise as a consequence of species-specific spatial dynamics, driven by dispersal limitation (Legendre 1993). However, spatial processes are generally not independent of the environment, so that spatial patterns in diversity generated by spatially limited dispersal of species may be similar to those produced by niche-based processes (Legendre 1993). Integrating environmental and spatial factors into a unified study system may reveal the relative importance of environment and space in producing patterns of diversity (Borcard *et al.* 2004). For instance, a variation in species diversity explained solely by environment would indicate that the underlying mechanism is environmental filtering. If only spatial structure has an effect, variation in diversity patterns may arise from dispersal limitations or undetected and spatially structured environmental factors.

Biodiversity is a multifaceted concept composed of multiple dimensions that are likely related to different processes driving diversity patterns. The development of methods enabling to quantify trait similarities and phylogenetic relatedness may provide insights on the mechanisms underlying patterns of assembly (Cornwell *et al.* 2006; McGill *et al.* 2006; Kraft *et al.* 2008; Cavender-Bares *et al.* 2009). Indeed, functional traits are supposed to react in different ways to the processes that assemble communities. For instance, filter effects should lead to communities with more similar traits than expected from the respective species pool (Keddy 1992). In contrast, spatial segregation of traits can be a consequence of interspecific competition if limits to similarity dictate co-existence (MacArthur & Levins 1967). Because many

traits are evolutionary conserved (i.e. they exhibit strong phylogenetic signal), phylogenetic patterns can often be interpreted with regard to ecological traits (Webb 2000; Webb *et al.* 2002). Integrating measures of functional and phylogenetic patterns as well as environmental and spatial information into a unified system can thus provide insights on the competing mechanisms that drive the assembly of communities. A few studies have considered such multiple dimensions of diversity for analyzing the relative contribution of environmental and spatial factors to patterns of diversity (Meynard *et al.* 2011; Arnan *et al.* 2015).

Here we aimed at evaluating the respective role of environmental and spatial processes in driving species diversity of ant assemblages in tropical forest habitats. Arthropods are a dominant group in tropical forests (Basset *et al.* 2012), among which ants are ubiquitous and highly diverse. They perform a wide variety of key functional roles (Folgarait 1998). A recent study found that both environmental and spatial variables contributed to variation in taxonomic, phylogenetic and functional diversity of ant assemblages along different climate and anthropogenic disturbance gradients across western and central Europe (Arnan *et al.* 2015). By contrast, it remains unknown what is the relative importance of environmental and spatial processes on the variation of the different dimensions of ant diversity in tropical environments. To address this gap, we assessed the respective role of environmental parameters (i.e. soil composition and vegetation structure) and spatial processes on the taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of diversity of ant assemblages. We focused on the leaf-litter fauna, sampled in twenty-nine plots distributed across four sites in French Guiana. Leaf-litter ants are highly diverse in this region, and their diversity varies along environmental gradients (Groc *et al.* 2009; Fichaux *et al.*, under review). Ants were collected in two common and highly contrasted tropical forest types – *terra firme* and seasonally-flooded forests. The analyses were performed twice, once with all plots (i.e. including *terra firme* and seasonally-flooded forests) then once with *terra firme* plots alone. This second analysis was performed to evaluate differences in the signature of the environment and spatial factors after reduction of the environmental heterogeneity across the plots under study. We address the following predictions:

1. Both environmental heterogeneity and spatial distances across plots should contribute to variation in taxonomic, phylogenetic and functional diversity of ant assemblages;
2. If ants face dispersal limitations across sites within the region, spatial factors should make a large contribution to variation in taxonomic, phylogenetic and functional diversity;
3. Environment should play a major role in structuring ant assemblages. Plus, if environment filters govern species distribution by limiting traits to those adapted to local conditions, environmental factors should strongly influence patterns of trait diversity. If traits are evolutionary conserved, patterns of phylogenetic diversity should reflect patterns of trait diversity.

Materials and Methods

Study sites

We performed ant collections in twenty-nine plots located within four regions of French Guiana –Saül area, the Mont Itoupé, the Natural Reserve of Trinité and the Mont Tumuc-Humac (**Appendix S-IV.1**). The region experiences an equatorial humid climate affected by the Inter-Tropical Convergence Zone (ITCZ), with mean annual temperatures of around 26°C and a mean humidity of 80%. Ants were collected from 2013 to 2017, during the dry season. The sampled plots were established in two different forest habitats, i.e. *terra firme* (21 plots) and seasonally-flooded forests (8 plots).

Ant sampling and identification

Each plot represented an area of 30m x 40m, within which we established a grid system of 20 points separated by at least 10m, according to the Ants of Leaf Litter Protocol (Agosti & Alonso 2000). At each sampling point, we collected ants using pitfall traps and the Winkler method (for more details, see Bestelmeyer *et al.* 2000). Pitfall traps were left in the ground for 72 hours while the mini-Winkler extractors were installed for 48 hours. Ants were then identified to morphospecies or species level whenever possible. A molecular identification was also enabled by sequencing the 16S rRNA in at least four specimens per morphospecies for which morphological identification proved to be problematic (for more details about the protocol, see Kocher *et al.* 2016). Voucher specimens were deposited in the Laboratório de Mirmecologia, Cocoa Research Centre CEPEC/CEPLAC (Itabuna, Bahia, Brazil) under the references #5761 (mini-Winkler traps) and #5762 (pitfall traps).

Morphological data

For each ant species, at least four minor-caste workers of each species were randomly selected for measurements whenever possible. We measured nine morphological attributes using an ocular micrometer accurate to 0.01mm mounted on a Leica M80 dissecting microscope (Leica Microsystems, Heerbrugg, Switzerland). Traits were selected based on their expected link with feeding and microhabitat preferences (**Table IV.1**). Thirteen species could not be measured and therefore they were not included in the functional analyses.

Table IV.1 – List of morphological traits measured and their hypothesized ecological functions. WL = Weber’s length; HW = head width; HL = head length; PW = pronotum width; FL = femur length; SL = scape length; EY = eye length; CL = clypeus length; ML = mandible length.

Traits	Hypothesized ecological functions
WL	Proxy for body size, associated to habitat complexity (Weber 1938; Kaspari & Weiser 1999).
HW	Indicator of mandibular musculature, associated to trophic position (Kaspari 1993; Weiser & Kaspari 2006).
HL	Indicator of body size (Kaspari & Weiser 1999) and body mass which determines the quantity of resources consumed.
PW	Predictor of body mass (Kaspari & Weiser 1999).
FL	Indicator of foraging speed, associated to habitat complexity (Feener Jr. <i>et al.</i> 1988).
SL	Associated with sensory abilities (Weiser & Kaspari 2006), indicative of an ant’s ability to navigate and move through its surroundings (Yates <i>et al.</i> 2014).
EY	Indicator of feeding behavior; hypogaeic ant species have smaller eyes compared to epigaeic ant species (Weiser & Kaspari 2006; Yates <i>et al.</i> 2014).
CL	Related to liquid absorption abilities (Davidson <i>et al.</i> 2004); clypeus length is here used as a surrogate for liquid feeding habits in ants.
ML	Longer mandibles are associated with larger prey consumption (Fowler <i>et al.</i> 1991). In some cases (i.e. trap-jaw ants), sublinear to linear and long mandibles are used as extremely rapid trap for hunting and killing fast preys (Gronenberg <i>et al.</i> 1993).

Phylogenetic data

We produced a genus-level phylogenetic tree and phylogenetic distances between genera of the ants collected (representing 64 genera) using the phylogeny produced in a recent publication (Blanchard & Moreau 2016). Because two genera sampled in this study (*Gigantiops* and *Rasopone*) were missing in the phylogeny of Blanchard & Moreau (2016), our resulting phylogeny contained 62 genera (**Appendix S-IV.2**).

Environmental data

We measured environmental parameters derived from soil samples and vegetation at each of the twenty-nine plots. In each plot, ten soil samples were collected at the intersection of subplot transects each 20m, at each of three depths (0-10, 10-20, 20-30cm). Samples for each depth were bulked in the field, and a single bulked sample of ca. 500g of soil for each of the three depths was transported to the laboratory and dried to constant weight at 60°C (ca. 96h). Soil samples were then pooled for each plot. A set of ten physical and chemical properties were documented for each plot: clay, silt, sand, pH, percentage of organic matter (OM), carbon-to-

nitrogen ratio (C/N), Olsen-phosphorus concentration (P), exchangeable aluminum content (Al), cation exchange capacity (Cat_CEC) and soil saturation level (SL). Three tree-related parameters were also considered at each plot: mean tree basal area (BA_{tree}), mean of diameter at breast height (DBH_{tree}) and mean tree height (H_{tree}).

Data analysis

All analyses were conducted using R 3.4.4 statistical software (R Core Team 2018). Analyses were based on species occurrences in each plot, i.e. the number of sampling points per plot in which a species occurred. Only a single occurrence was reported for a species that was collected in both traps (i.e. pitfall and mini-Winkler extractor) at the same sampling point, since collecting methods were used as complementary tools. Species recorded only in one or two plots were removed to avoid rarely detected species to influence analyses. From a total of 430 ant species, species richness decreased to 254 species after removal of rare species, within which 251 species occurred in *terra firme* forests ($n = 21$) and 141 species occurred in swamp forests ($n = 8$).

Non-metric multidimensional scaling (NMDS) was used to explore differences between (i) the two forest types (i.e. *terra firme* and seasonally-flooded forests) and (ii) the four sites. NMDS is an unconstrained ordination commonly used in ecological studies (e.g. Liu *et al.* 2016, Lamarre *et al.* 2016, Silva *et al.* 2017). We run NMDS for two dimensions and we assessed the significance of compositional differences across forest types and sites using Analyses of Similarity (ANOSIM; Clarke 1993) with 9999 permutations and Bray-Curtis distance, using the “vegan” package (Oksanen *et al.* 2018). ANOSIM returns an R-statistic which gives a measure of how spatially distinct groups are, with values ranging from -1 to 1. The closer the R-value is to 1 the more separated the groups are in ordination space, while a value close to zero indicates no separation of groups.

Variation in functional composition across assemblages was examined using the Community-Weighted Mean of traits (CWM, Lavorel & Garnier 2002). The CWMs were calculated for each of the nine morphological traits in each assemblage using the R “FD” package (Laliberté *et al.* 2014). We then computed a principal component analysis (PCA) on CWM scores of each assemblage. The significance of compositional differences across (i) the two forest types and (ii) the four sites was assessed by permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) on the PCA axis scores of each assemblage, using the R “vegan” package (Oksanen *et al.* 2018).

Redundancy analyses (RDA) and variance partitioning were then used to assess the relative influence of environmental and spatial factors, alone and combined, on taxonomic, phylogenetic and functional diversity of ant assemblages. The dependent variables under study were (i) species composition, (ii) measures of taxonomic, phylogenetic and functional diversity

(resp. SR, PD, FRic) and (iii) measures of phylogenetic and functional dispersion (NRI_{PD} , NTI_{PD} , NRI_{FD} , NTI_{FD}). Phylogenetic diversity (PD) was calculated using Faith's Phylogenetic Diversity index (Faith 1992). NRI_{PD} (Net Relatedness Index) and NTI_{PD} (Nearest Taxon Index) are equivalent to MPD (Mean Pairwise Distance) and MNTD (Mean Nearest Taxon Distance), respectively. MPD represents the average phylogenetic distance between all pairs of species occurring within a site, while MNTD is the mean phylogenetic distance to the nearest relative for all species occurring together within a site (Webb *et al.* 2002). We chose to use the NRI and NTI indices because MPD and MNTD might depend on species richness, contrary to NRI and NTI. To obtain these metrics, we measured the standardized effect size (SES) for MPD and MNTD by comparing observed phylogenetic relatedness to expected phylogenetic relatedness in random communities. These random communities were generated by randomizing the community data matrix using the independent swap algorithm 1000 times. Then, we computed the SES of MPD and the SES of MNTD by taking the difference between the mean phylogenetic distances in the observed communities vs in the null communities, standardized by the standard deviation of the phylogenetic distances in the null data ($SES = (\text{mean}_{\text{obs}} - \text{mean}_{\text{null}}) / \text{sd}_{\text{null}}$) (Webb *et al.* 2002; Swenson 2014). We then multiplied the SES of MPD and the SES of MNTD by -1 , obtaining NRI_{PD} and NTI_{PD} , respectively. The functional equivalent of NRI_{PD} and NTI_{PD} were calculated following the same procedure. The input data was a matrix by generating a distance matrix based on the Euclidean distance between species on a matrix of three synthetic axes. To obtain this latter, we performed a PCA on the matrix of mean value of the log-transformed relative trait per species. The Functional Richness index (FRic) represents the volume of the minimum convex hull including all the species of an assemblage (Villéger *et al.* 2008). This index was also calculated from the matrix of synthetic axes. The phylogenetic and functional metrics were calculated using the R packages "FD" (Laliberté *et al.* 2014) and "picante" (Kembel *et al.* 2010).

The environmental variables that significantly explained variation in the dependent variables were selected by performing RDAs followed by forward selection using double stopping criterion (Blanchet, Legendre & Borcard 2008). We first tested the significance of RDAs using residuals permutations tests with 9999 permutations (Anderson & Legendre 1999). When the test returned significant for a dependent variable, a forward-selection model was then performed to select the environmental variables that significantly explained variation in the dependent variable ($p < 0.05$ after 9999 random permutations). We only retained variables that increased R^2 value of more than 1%. Only these selected variables were used in variation partitioning. R^2 values adjusted for the number of plots and explanatory variables were used throughout because they provided corrected estimates of explained variation (R^2_{adj} ; Peres-Neto *et al.* 2006). The species abundance matrix was Hellinger-transformed (Legendre & Gallagher 2001) and environmental variables were standardized and normalized before analysis. Variation partitioning was performed using multiple regressions on distance matrices (MRM; Lichstein 2007) to assess the relative influence of the environment (based on the environmental

variables selected) and spatial distance on the dependent variables. Statistical significance of the MRM model and of each explanatory matrix was obtained by 9999 permutations, permuting the response matrix while holding the explanatory matrices constant. These analyses were performed twice – once with all 29 plots and once with the 21 *terra firme* plots (i.e. excluding seasonally-flooded plots), using the R “ecodist” package (Goslee & Urban 2007).

Results

Community composition

We observed significant differences in species composition across the two habitats (ANOSIM, $R=0.86$, $p<0.001$) and the four sites (ANOSIM, $R=0.37$, $p<0.001$; **Fig. IV.1A**). Similarly, functional composition differed across habitats (PERMANOVA, $F_{1,27}=6.94$, $p=0.006$) and sites (PERMANOVA, $F_{3,25}=3.82$, $p=0.008$; **Fig. IV.1B**). When accounting for *terra firme* forests only, we also observed differences in species composition across sites (ANOSIM, $R=0.94$, $p<0.001$; **Fig. IV.2A**) and weak evidence for differences in functional composition across sites (PERMANOVA, $F_{3,17}=2.99$, $p=0.051$; **Fig. IV.2B**).

Variation partitioning

All plots (*terra firme* and seasonally-flooded forests)

Our MRM analyses revealed that both environmental and spatial distances significantly contributed to dissimilarity in species composition ($\text{adj.}R^2=0.25$, $p<0.001$) and phylogenetic diversity ($\text{adj.}R^2=0.12$, $p=0.001$) across the twenty-nine plots (**Table IV.2a**). Furthermore, environmental distances made a larger contribution than spatial distances for these dependent variables, which indicates that ant communities within our study area were strongly structured by environment. Though of no effect of spatial distances, environmental distances between plots explained a significant proportion of variation in species richness ($\text{adj.}R^2=0.14$, $p<0.001$), as well as in phylogenetic and functional dispersion, respectively NTI_{PD} ($\text{adj.}R^2=0.27$, $p<0.001$) and NRI_{FD} ($\text{adj.}R^2=0.12$, $p=0.002$) (**Table IV.2a**). For functional richness (FRic), NRI_{PD} and NTI_{FD} , we only tested the effect of spatial distances on the variation of the metrics since the permutation tests for RDAs generated with these metrics did not return significant values. However, this analysis did not reveal any effect of spatial distances on dissimilarity in FRic ($\text{adj.}R^2=0.00$, $p=0.264$), NRI_{PD} ($\text{adj.}R^2=0.00$, $p=0.574$) and NTI_{FD} ($\text{adj.}R^2=0.01$, $p=0.208$) across plots (**Table IV.2a**).

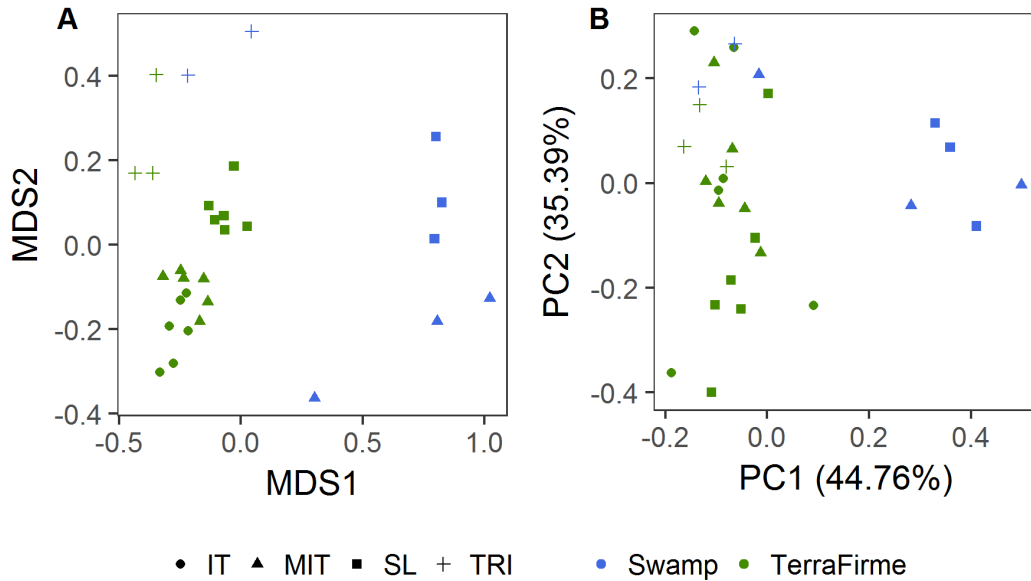


Figure IV.1 – Species and functional compositions of ant communities in each of the twenty-nine plots (blue = seasonally-flooded or “swamp” plots, green = *terra firme* plots). (A) Ordination of taxonomic composition on the first two axes of a non-metric multidimensional scaling (NMDS). (B) Principal Component Analysis ordination (PCA) of functional composition (CWM) for each morphological trait. IT = Itoupé, MIT = Mitaraka, SL = Saül, TRI = Trinité.

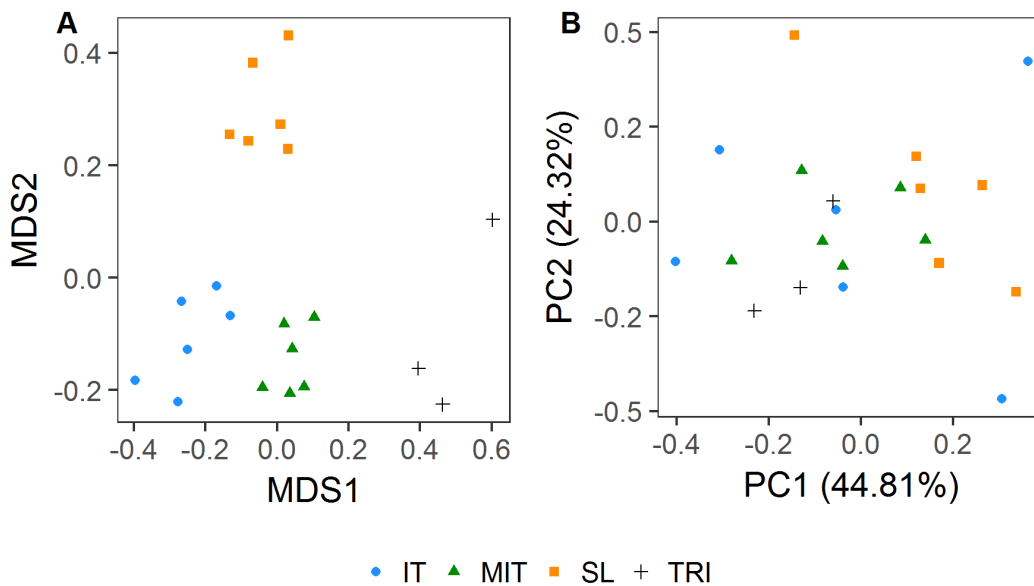


Figure IV.2 – Species and functional compositions of ant communities in each of the twenty-one *terra firme* plots. (A) Ordination of taxonomic composition on the first two axes of a non-metric multidimensional scaling (NMDS). (B) Principal Component Analysis ordination (PCA) of functional composition (CWM) for each morphological trait. IT = Itoupé, MIT = Mitaraka, SL = Saül, TRI = Trinité.

Among the variables retained in the forward-selection models, phosphorus was the best predictor of variation in diversity metrics – retained for explaining variation in species composition, species richness and phylogenetic diversity (**Table IV.3a**). The other environmental variables retained for species composition were the percentage of organic matter, pH, the carbon-to-nitrogen ratio and the mean tree height. The mean tree basal area was retained for explaining variation in PD and NRI_{FD}. Finally, the percentage of organic matter, pH and DBH_{tree} were retained for NTI_{PD} (**Table IV.3a**).

Table IV.2 – Results of multiple regression models evaluating the effect of environmental and spatial distances across plots on each distance matrix of response variable. P-values and adjusted R-squared of each MRM test are provided. Significant p-values associated to permutation tests of significance for R-squared are indicated using asterisks (******* p < 0.001; ****** p < 0.01; ***** p < 0.05) and all significant p-values are highlighted in bold. When the RDA did not reveal a significant effect of environmental variables for a particular metric (indicated by the symbol “-” in the table), we only tested the effect of spatial distances across plots on the distance matrix of the respective metric. SC=species composition; SR=species richness; FRic=functional richness; PD=phylogenetic diversity; NRI=net relatedness index; NTI=nearest taxon index.

	SC	SR	PD	NRI _{PD}	NTI _{PD}	FRic	NRI _{FD}	NTI _{FD}
a. All plots								
Environment	< 0.001	< 0.001	0.003	-	< 0.001	-	0.002	-
Space	0.001	0.106	0.034	0.566	0.541	0.297	0.523	0.219
Adj.R ²	0.25 ***	0.14 ***	0.12 **	0.00	0.27 ***	0.00	0.12 **	0.01
b. Terra firme only								
Environment	0.292	-	0.006	-	0.011	-	-	-
Space	< 0.001	0.003	0.003	0.997	0.792	0.084	0.014	0.620
Adj.R ²	0.35 ***	0.08 **	0.18 ***	0.00	0.15 *	0.19	0.05 *	0.00

Terra firme forests only

When we excluded the seasonally-flooded forests from the analyses, the permutation tests for RDAs generated for each diversity metrics returned significant values only for three diversity metrics, i.e. species composition, phylogenetic diversity (PD) and NTI_{PD}. From the MRM analyses, we found that both environmental and spatial distances explained variation in phylogenetic diversity across *terra firme* plots (adj.R²=0.18, p<0.001). We only detected a significant effect of spatial distances on dissimilarity in species composition (adj.R²=0.35, p<0.001) whereas dissimilarity in NTI_{PD} was only explained by environmental distances (adj.R²=0.15, p=0.012) across *terra firme* plots (**Table IV.2b**). For the other diversity metrics, we

only tested the contribution of space in the variation of diversity across plots, and we found a significant effect of spatial distance on the dissimilarity in species richness (adj.R²=0.08, p=0.003) and NRI_{FD} (adj.R²=0.05, p=0.011). In contrast, spatial distances did not explain variation in FRic (adj.R²=0.19, p=0.086), NTI_{FD} (adj.R²=0.00, p=0.620) and NRI_{PD} (adj.R²=0.00, p=0.997) across *terra firme* plots (**Table IV.2b**).

The variables retained for explaining variation in species composition across *terra firme* pots were phosphorus, the proportion of sand and the mean tree basal area (**Table IV.3b**). For explaining variation in PD across *terra firme* plots, the environmental variables retained were the mean tree basal area, phosphorus and the proportion of clay while the DBH_{tree} and the pH were retained for NTI_{PD} (**Table IV.3b**).

Table IV.3 – Variables retained, adjusted R-squared and statistical significance from the forward-selection models examining the effects of environmental factors on species composition and diversity metrics. Significance of RDAs was tested using residuals permutations tests with 9999 permutations. SC=species composition; SR=species richness; FRic=functional richness; PD=phylogenetic diversity; NRI=net relatedness index; NTI=nearest taxon index; P=available phosphorus; OM=percentage of organic matter; C:N=carbon-to-nitrogen ratio; H_{tree}=mean tree height; BA_{tree}=mean tree basal area; DBH_{tree}=mean tree diameter at basal height; *** p < 0.001; ** p < 0.01; * p < 0.05. Values were given only for variables that were retained in the models.

	SC	SR	PD	NRI _{PD}	NTI _{PD}	FRic	NRI _{FD}	NTI _{FD}
<i>a. All plots</i>								
P	0.11 ***	0.42 ***	0.15 **	-	-	-	-	-
OM	0.03 ***	-	-	-	0.08 *	-	-	-
pH	0.02 *	-	-	-	0.13 **	-	-	-
C:N	0.02 *	-	-	-	-	-	-	-
H _{tree}	0.02 *	-	-	-	-	-	-	-
BA _{tree}	-	-	0.37 ***	-	-	-	0.13 ***	-
DBH _{tree}	-	-	-	-	0.34 ***	-	-	-
Full-model adj.R ²	0.24 ***	0.46 ***	0.68 ***	-0.03	0.68 **	0.25	0.52 *	-0.26
<i>b. Terra firme only</i>								
P	0.06 ***	-	0.11 *	-	-	-	-	-
Sand	0.06 ***	-	-	-	-	-	-	-
BA _{tree}	0.03 **	-	0.41 ***	-	-	-	-	-
Clay	-	-	0.08 *	-	-	-	-	-
DBH _{tree}	-	-	-	-	0.40 ***	-	-	-
pH	-	-	-	-	0.14 *	-	-	-
Full-model adj.R ²	0.24 **	0.26	0.76 *	-0.16	0.62 *	0.19	0.58	0.16

Discussion

Many biological communities appear to be structured by both niche-based and dispersal-driven processes (Soininen, McDonald & Hillebrand 2007). Here, we attempt to quantify the degree to which the effect of environment and geography explain the variation in ant community composition using taxonomic, phylogenetic and functional approaches. The NMDS ordination illustrated the importance of environmental and geographic variation for understanding species patterns in the French Guianese rainforest. When all the plots were included, most of the seasonally flooded plots were concentrated to one edge of the ordination diagram, whereas the *terra firme* plots showed more heterogeneity and were scattered over a wider area. When only the 21 *terra firme* plots were included, the sites from the four sites formed a clear gradient where species composition was highly related to the geographic position. Additionally, while both environmental and spatial factors influence ant community composition, we found differences in the relative contributions of environment and geography on the variation of the different facets of ant community diversity. Nevertheless, environmental characteristics seem to play a more appreciable role in structuring Neotropical ant communities.

Environmental conditions represent a major driver of community composition (e.g. Kraft and Ackerly, 2010; Baraloto *et al.*, 2012; Fortunel *et al.*, 2014) including in ant communities (e.g. Wiescher, Pearce-Duvert and Feener, 2012; Arnan, Cerdá and Retana, 2014, 2015; Fowler, Lessard and Sanders, 2014), and define the requirements of species occurring in the different environments. In this study, the NMDS ordination suggests that ant assemblages are partitioned by the environment, by grouping assemblages according to their associated habitat. We also found from the variation partitioning analysis that variation in species composition and richness is mostly explained by environmental distance across plots. Variation of taxonomic diversity along environmental gradients has been widely documented, and these patterns were assumed to be linked to environmental filtering at the community level (Leibold *et al.* 2004). Environmental filtering is expected to limit community members to those that are pre-adapted and thus functionally similar (Keddy 1992), also creating some phylogenetic clustering if there is a strong niche conservatism (Webb *et al.* 2002; Cavender-Bares *et al.* 2009). Here we found that phylogenetic diversity as well as measures of phylogenetic and functional dispersion are influenced by the environment, supporting a role of environmental filtering in structuring ant assemblages at the regional scale.

Among the variables retained for explaining variation in taxonomic, phylogenetic and functional diversity of ant assemblages, phosphorus appeared to be the best predictor of variation in most of diversity metrics. Phosphorus limitation was already found to be associated to variation in diversity of plants (Vleminckx *et al.* 2015) and animals such as litter invertebrates (McGlynn & Salinas 2007) in tropical rainforests. We also found an effect of variables related to vegetation

structure on the different facets of ant diversity. Among these variables related to vegetation structure, the most important determinant of ant diversity and composition was tree basal area, affecting all three facets of diversity. This environmental parameter is a good proxy for tree cover, and therefore for the amount of sunlight reaching the ground – where litter ants forage and nest. Vegetation is an important factor influencing ant distribution at different spatial scales (Gotelli & Ellison 2002). Through its effects on food resources, nesting sites as well as micro-climate conditions, vegetation structure may regulate ant community diversity (Andersen *et al.* 2006; Chen *et al.* 2015; Blatrix *et al.* 2016).

Variation in species composition and phylogenetic diversity was explained not only by environmental distance but also by spatial distance across plots, albeit to a lesser extent than environmental distance across plots. It is widely recognized that biological similarity decreases with geographical distance (Nekola & White 1999; Sojininen *et al.* 2007). According to neutral theory (Hubbell 2001), community similarity decays with distance even if the environment is homogeneous, due to organisms' limited dispersal. In that view, similarity is affected by ecological drift, random dispersal and random speciation rather than by environmental heterogeneity (Hubbell 2001). The role of geography on shaping the different facets of ant diversity may also reflect the omission of spatially structured environmental variables. Nevertheless, as a general principle, ants seem to face dispersal limitations because of poor dispersal capacities of ant gynes (Mezger & Pfeiffer 2011; Arnan *et al.* 2015). Furthermore, we found a greater explanatory power of spatial distance within *terra firme* forests than for the full set of plots, highlighting the role of dispersal limitation on structuring ant assemblages (Vasconcelos *et al.* 2010; Mezger & Pfeiffer 2011; Arnan *et al.* 2015). The geography explained a significant – but rather weak – proportion of variation in species composition and richness, phylogenetic diversity and functional dispersion across *terra firme* plots.

In contrast, environmental distance only contributed to variation in phylogenetic diversity and dispersion across *terra firme* plots. The proportion of the variation in community dissimilarities that can be considered deterministic was thus higher in the full set of sites than in *terra firme* forests. This indicates that assemblage differences among *terra firme* forests are less explainable in terms of niche differences as those between seasonally-flooded and *terra firme* forests. Furthermore, the fact that phylogenetic diversity was the only facet of ant diversity affected by the environment within *terra firme* plots suggests that species sorting mediated by environmental filtering affects traits of species that have not been measured in this study.

Our results also highlight a large portion of unexplained variation in diversity patterns, which suggests that other processes act on ant community composition. Ant diversity patterns across French Guianese rainforest might also be determined by stochastic mechanisms, assuming that population dynamics are primarily driven by ecological drift, random speciation and dispersal (Hubbell 2001). The omission of non-spatially structured biological or environmental variation

might also account for part of the unexplained variance. For instance, variation in competitive interactions along the gradients might account for part of the unexplained variance in ant diversity patterns, since competition is assumed to play a strong role in structuring ant communities (Hölldobler & Wilson 1990; Cerdá *et al.* 2013).

Conclusion

We have demonstrated that ant diversity patterns in French Guianese rainforest are influenced by both environmental determinism and dispersal limitations, with a more prominent role of the environment. All three facets of diversity were affected by environmental and geographic variation, indicating that ant communities in this region are taxonomically, phylogenetically, and functionally clustered. These patterns may result from historical and evolutionary forces, such as differences in the rate of trait evolution and speciation among habitat and sites. Our results also highlight that environmental factors better explained variation in diversity than geography did, reflecting the strong effect of niche-based species sorting on ant community composition.

Acknowledgements

We thank Frédéric Petitclerc for assistance in the field; Jordan Galli and Olan Jacky for their participation in ant sorting and identification; J.H.C. Delabie for valuable help with ant identifications; Jérôme Murienne and Sandrine Etienne for their work on the process of molecular data; Arthur Weyna and Axel Touchard for their participation in ant morphometrics. Financial support for this study was provided by an *Investissement d'Avenir* grant of the *Agence Nationale de la Recherche* (CEBA, ANR-10-LABX-25-01) through a PhD fellowship to MF and the funding of the DIADEMA (Dissecting Amazonian Diversity by Enhancing a Multiple taxonomic-groups Approach) and DIAMOND (Dissecting And MONitoring amazonian Diversity) projects, by the *Programme Convergence* 2007-2013, *Région Guyane* from the European community (BREGA, 757/2014/SGAR/DE/BSF) and by the PO-FEDER 2014-2020, *Région Guyane* (BING, GY0007194). We thank the national park and natural reserve managers for allowing our research program in the protected areas. Specimen from Itoupé and Mitaraka were collected in the core area of the *Parc Amazonien de Guyane*. The Itoupé expedition was organized and conducted in collaboration with the *Parc Amazonien de Guyane*. The Mitaraka expedition was part of the “Our Planet Reviewed” French Guiana-2015 initiative organized by the *Muséum National d'Histoire Naturelle* (Paris) and the NGO Pro-Natura International, and funded by the European Regional Development Fund (ERDF), the *Conseil Régional de Guyane*, the *Conseil Général de Guyane*, the *Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement* and by the *Ministère de l'Éducation nationale, de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche*.

Specimens from the Trinité area were collected in the *Réserve Naturelle Nationale de La Trinité* managed by the *Office National des Forêts*. The expedition was funded by the *Réserve Naturelle Nationale de La Trinité* and the *DEAL Guyane*.

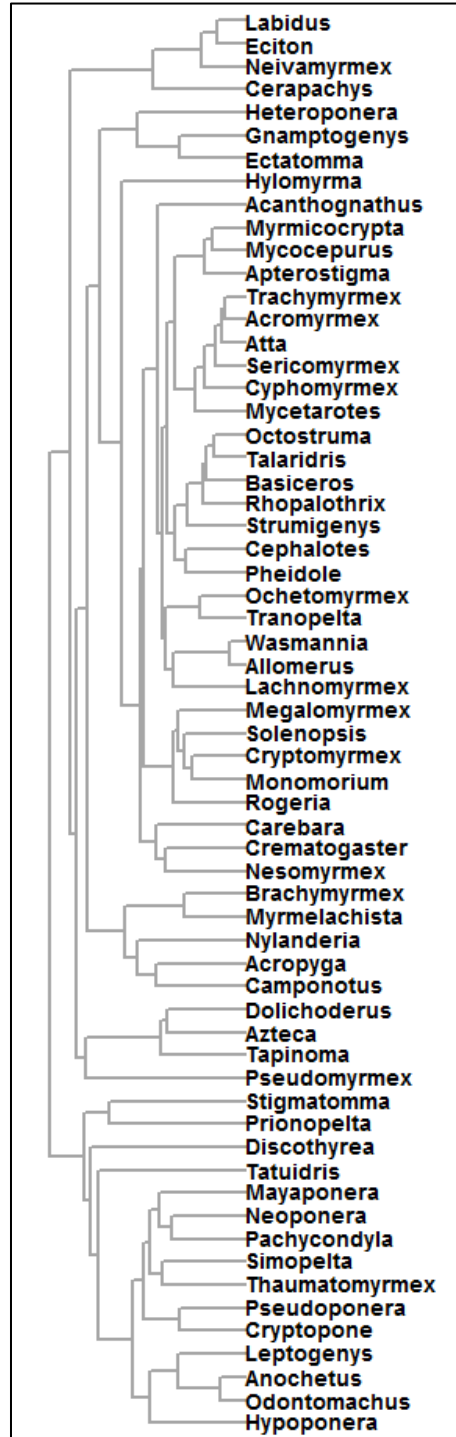
Conflict of interest

The authors declare that they have no conflict of interest.

Appendix S-IV.1 – Information about the locality of the twenty-nine plots and the respective type of forest habitat.

Plot name	Site	Latitude	Longitude	Habitat
IT-04	Itoupé	3,033	-53,096	<i>terra firme</i>
IT-05	Itoupé	3,023	-53,097	<i>terra firme</i>
IT-06	Itoupé	3,012	-53,099	<i>terra firme</i>
IT-07	Itoupé	3,034	-53,105	<i>terra firme</i>
IT-08	Itoupé	3,022	-53,107	<i>terra firme</i>
IT-09	Itoupé	3,017	-53,108	<i>terra firme</i>
SL-04	Saül	3,560	-53,200	<i>terra firme</i>
SL-05	Saül	3,562	-53,201	<i>terra firme</i>
SL-06	Saül	3,558	-53,198	swamp
SL-07	Saül	3,563	-53,190	<i>terra firme</i>
SL-08	Saül	3,560	-53,186	<i>terra firme</i>
SL-09	Saül	3,567	-53,197	swamp
SL-10	Saül	3,569	-53,200	<i>terra firme</i>
SL-11	Saül	3,579	-53,197	<i>terra firme</i>
SL-12	Saül	3,574	-53,198	swamp
MIT-01	Mitaraka	2,244	-54,459	<i>terra firme</i>
MIT-02	Mitaraka	2,238	-54,452	<i>terra firme</i>
MIT-03	Mitaraka	2,243	-54,465	swamp
MIT-07	Mitaraka	2,233	-54,444	<i>terra firme</i>
MIT-08	Mitaraka	2,235	-54,445	<i>terra firme</i>
MIT-09	Mitaraka	2,238	-54,449	swamp
MIT-10	Mitaraka	2,216	-54,457	<i>terra firme</i>
MIT-11	Mitaraka	2,228	-54,454	<i>terra firme</i>
MIT-12	Mitaraka	2,233	-54,452	swamp
TRI-41	Trinité	4,598	-53,410	<i>terra firme</i>
TRI-42	Trinité	4,609	-53,414	<i>terra firme</i>
TRI-43	Trinité	4,607	-53,402	<i>terra firme</i>
TRI-45	Trinité	4,603	-53,416	swamp
TRI-46	Trinité	4,620	-53,409	swamp

Appendix S-IV.2 – Phylogenetic tree of ant genera collected across the twenty-nine plots.



5. Discussion générale

5-1. Organisation des communautés de fourmis de la litière en forêt guyanaise

Dans cette thèse, nous avons utilisé différentes approches pour étudier les patrons de diversité des communautés de fourmis et pour inférer les processus écologiques qui agissent sur l'organisation de ces communautés. Nous avons étudié le rôle des filtres biotiques et abiotiques, ainsi que des limites de dispersion dans la structuration des communautés. L'évaluation simultanée des différentes facettes de la diversité (taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle) a permis d'obtenir des informations permettant d'évaluer le rôle des différents processus d'assemblage des communautés. Notre approche a consisté à évaluer le rôle de chaque processus à l'échelle spatiale à laquelle sa signature devrait être observable. Ainsi, nous avons supposé que les limites de dispersion devraient être visibles à l'échelle régionale. Le filtrage environnemental devraient également agir à l'échelle régionale, ainsi qu'à l'échelle d'un site de récolte puisque d'importantes variations environnementales sont observables à ces deux échelles spatiales. Enfin, nous avons supposé que la signature des interactions compétitives devrait être visible à l'échelle des points de récolte (au sein d'une même parcelle), c'est-à-dire à l'échelle à laquelle les individus interagissent directement. Les résultats sont discutés ici en partant du processus supposé agir à l'échelle spatiale la plus large (la dispersion) pour finir par le processus supposé agir à l'échelle spatiale la plus fine (la compétition).

5-1-1. Rôle des limites de dispersion

Différents paramètres environnementaux et propres aux espèces peuvent influencer la dispersion des espèces. Ainsi, en raison des limites de dispersion, toutes les espèces d'un pool régional ne devraient pas être réparties uniformément à travers la région. Un effet de la limitation de dispersion devrait se traduire par une diminution de la similarité des assemblages avec l'augmentation de la distance spatiale entre ces assemblages. Ce pattern de chute de la similarité avec la distance géographique est largement reconnu (Nekola & White 1999; Soininen *et al.* 2007). Ceci peut être dû à des phénomènes de dispersion aléatoires, tel que cela est suggéré par la théorie neutre (Hubbell 2001).

En raison des faibles capacités de dispersion des individus sexués, les fourmis ont une dispersion assez limitée (Mezger & Pfeiffer 2011; Arnan *et al.* 2015). Nos résultats concordent avec ce propos, puisque la composition spécifique des assemblages de fourmis qui occurrent dans des forêts de bas-fonds et *terra firme* est affectée par la distance géographique entre les parcelles à l'échelle régionale (**Article IV**). L'effet de la géographie est encore plus prononcé lorsque les forêts de *terra firme* sont évaluées indépendamment. Dans ce cadre d'étude, nous avons observé un effet de la distance géographique sur la diversité taxonomique, phylogénétique et

fonctionnelle des assemblages d'espèces de fourmis à l'échelle régionale. Il semble donc que des facteurs géographiques tels que des barrières biogéographiques contraignent les espèces de fourmis dans certains habitats et certaines régions en forêt guyanaise.

Toutefois, bien que les variations de diversité en lien avec la distance géographique puissent parfois être expliquées par des fluctuations démographiques aléatoires ou par des limites de dispersion propres à chaque espèce, il semble que les facteurs spatiaux soient moins déterminants que les filtres environnementaux pour expliquer la variation de diversité des assemblages d'espèces de fourmis en forêt guyanaise.

5-1-2. Rôle du filtrage environnemental

Le filtrage environnemental est un processus qui agit sur les plantes (Kraft & Ackerly 2010; Swenson *et al.* 2012b; Baraloto *et al.* 2012; Fortunel *et al.* 2014), les mammifères (Dreiss *et al.* 2015; Cisneros *et al.* 2016), les oiseaux (Gómez *et al.* 2010; Dehling *et al.* 2014), les poissons (Cilleros *et al.* 2016) et les invertébrés (Hoiss *et al.* 2012; Lamarre *et al.* 2016). Ce processus d'assemblage des communautés est donc très répandu à travers le règne végétal et animal.

L'effet du filtrage environnemental est généralement démontré en intégrant la dimension fonctionnelle et/ou phylogénétique dans l'étude de la diversité des assemblages. À l'inverse de la compétition, on s'attend à une sous-dispersion fonctionnelle/phylogénétique entre des communautés pour lesquelles les propriétés abiotiques de l'environnement diffèrent. La diversité fonctionnelle/phylogénétique des communautés d'espèces est donc évaluée le long de gradients environnementaux, à des échelles spatiales variables. L'hypothèse sous-jacente étant que les espèces qui co-occurrent dans un environnement présentent des traits similaires en réponse aux contraintes de l'environnement abiotique. Par exemple, la structure fonctionnelle et phylogénétique des assemblages d'espèces diminue généralement avec l'augmentation en altitude (Graham *et al.* 2009; Machac *et al.* 2011; Dehling *et al.* 2014; Smith *et al.* 2014), en raison des contraintes environnementales plus fortes à haute altitude (ex. diminution de la température).

Chez les fourmis, de nombreuses études ont mis en évidence des variations dans la composition des assemblages le long de divers gradients environnementaux (Gotelli & Ellison 2002; Gibb & Parr 2010; Yates *et al.* 2011, 2014, Arnan *et al.* 2012, 2014; Wiescher *et al.* 2012). Dans cette thèse, nous avons évalué la diversité des assemblages de fourmis le long de gradients environnementaux, à deux échelles spatiales différentes – à l'échelle du site de récolte (**Articles II et III**) et à l'échelle de la région (**Article IV**). Tant au niveau local (échelle du site) que régional, nos résultats tendent à démontrer une influence du filtrage environnemental dans la structuration des communautés de fourmis en forêt guyanaise. En effet, une convergence de stratégies fonctionnelles est observée entre espèces qui co-occurrent dans les bas-fonds

échantillonnés à proximité de Saül, tendance interprétée comme une réponse des espèces face aux conditions abiotiques (**Article II**). De plus, une variation de la structure fonctionnelle et phylogénétique a été observée le long du gradient altitudinal évalué au niveau du Mont Itoupé, qui se traduit par de la sous-dispersion fonctionnelle et phylogénétique au niveau des forêts sommitales (**Article III**). Nous avons également observé une sous-dispersion dans des mesures de dispersion fonctionnelle au niveau des parcelles de basse altitude (i.e. 400m). Il semble donc que le filtrage environnemental agisse sur les communautés de fourmis, de manière différente le long du gradient altitudinal. Ainsi les communautés de basse altitude (i.e. 400m) sont moins dispersées d'un point de vue fonctionnel, tandis que les communautés de haute altitude (i.e. 800m) présentent une plus faible étendue fonctionnelle et phylogénétique. A l'échelle régionale, les variations environnementales influencent également les trois facettes (taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle) de la diversité des assemblages de fourmis (**Article IV**). Lorsque les parcelles de *terra firme* et bas-fonds sont incluses dans les analyses, l'environnement affecte fortement la composition et la richesse spécifique des assemblages, ainsi que la diversité phylogénétique et la dispersion fonctionnelle. Cependant, lorsque les parcelles de bas-fonds sont exclues des analyses, la signature de l'environnement est beaucoup plus faible, et affecte uniquement la composante phylogénétique de la diversité des assemblages. Il apparaît donc que les différences dans les assemblages de fourmis en forêts de *terra firme* et de bas-fonds s'expliquent fortement par des facteurs environnementaux, et dans une moindre mesure entre parcelles de *terra firme*.

Dans cette thèse, nous avons pris en compte un ensemble de paramètres environnementaux afin de comprendre quelles sont les variables environnementales qui sont à l'origine des patrons de diversité observés. Nous avons ainsi évalué s'il y avait des associations entre les différentes facettes de la diversité (taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle) et divers descripteurs environnementaux relatifs au climat (**Article III**), à la composition du sol (**Articles III et IV**) et à la structure de la végétation (**Articles III et IV**). Au niveau du Mont Itoupé, des variations dans les facteurs climatiques (i.e. température et humidité relative moyennes), la disponibilité en nutriments (i.e. matière organique et phosphore), la texture du sol (i.e. proportion de sable) et la hauteur de la canopée sont associées à des variations dans la composition spécifique des communautés de fourmis (**Article III**). Puisque la plupart de ces variables sont corrélées avec l'altitude (notamment la température et la matière organique du sol), on peut en déduire que ces variables sont liées aux patrons de sous-dispersion phénotypique observés le long du gradient altitudinal. Au niveau régional, la disponibilité en nutriments (en phosphore principalement) et la structure de la végétation semblent être des facteurs environnementaux déterminants pour expliquer la variation de la diversité taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle observée entre les parcelles (**Article IV**). Il a été démontré que la structure de la végétation influence la distribution des communautés de fourmis à l'échelle locale et régionale (Andersen *et al.* 2006; Chen *et al.* 2015; Blatrix *et al.*

2016). Ceci peut s'expliquer par les changements induits dans l'environnement par la structure de la végétation, tels que les conditions microclimatiques et des variations dans les ressources alimentaires.

5-1-3. Rôle des interactions compétitives

Dans un contexte d'écologie des communautés, l'effet de la compétition est généralement testé en se basant sur l'hypothèse que la compétition est plus forte entre des espèces écologiquement similaires (MacArthur & Levins 1967). Des espèces proches seraient donc moins susceptibles de coexister, suite à une différenciation de niches entre ces espèces (Diamond 1975). C'est à partir de cette hypothèse de « différenciation de niche » que nous avons évalué le rôle des interactions compétitives dans la distribution des espèces de fourmis de la litière en forêt guyanaise. La similarité écologique des espèces a été déterminée à partir de la mesure de traits fonctionnels qui sont supposés capturer des stratégies écologiques pouvant être associées à des interactions compétitives. Par exemple, la taille des mandibules serait ainsi associée à la taille et au type de proies des fourmis ; une compétition forte pour les ressources alimentaires pourrait donc conduire à de l'exclusion entre espèces qui possèdent des mandibules similaires. Toutefois, cet exemple est fondamentalement illustratif car il est plus probable que la compétition agisse non pas sur un trait unique mais sur une combinaison de traits.

La compétition étant considérée comme une force majeure qui structure les communautés de fourmis (Hölldobler & Wilson 1990; Cerdá *et al.* 2013), un fort effet des interactions compétitives était attendu au sein des espèces de fourmis qui coexistent dans les forêts échantillonnées dans cette thèse. L'effet des interactions compétitives a été évalué à l'échelle des points d'échantillonnage plutôt qu'à l'échelle des assemblages, puisque les espèces interagissent localement. Cependant, nos résultats n'ont pas permis de confirmer l'importance des interactions compétitives dans la structuration des communautés de fourmis en forêt guyanaise. En effet, une sur-dispersion fonctionnelle et phylogénétique est attendue sous l'effet de la compétition, tendances qui ont rarement été observées entre espèces qui co-occurrent localement (i.e. au niveau des différents points de récolte). Plusieurs explications peuvent être évoquées pour interpréter ces résultats. Tout d'abord, cette absence de sur-dispersion fonctionnelle et phylogénétique peut être interprétée comme l'absence d'un effet des interactions compétitives entre les espèces récoltées. Cela implique que les espèces qui co-occurrent localement n'affecte pas la présence d'espèces qui ont des niches similaires. Ces résultats vont dans le sens de l'hypothèse neutre de la biodiversité qui suggère que les espèces sont écologiquement équivalentes (Hubbell 2001). Il est également possible que la compétition agisse au niveau de traits fonctionnels qui n'ont pas été mesurés dans cette thèse. En effet de nombreux traits pertinents pourraient être pris en compte pour évaluer un effet structurant de la compétition, tels que la taille des colonies de fourmis, le nombre de nids et la dominance

comportemental (ex. au niveau d'appâts). Ces informations sont difficiles à obtenir, notamment pour un si grand nombre d'espèces présentes dans une région qui demeure encore peu étudiée. Il n'a donc pas été possible d'inclure ces paramètres, mais on ne peut exclure l'hypothèse selon laquelle la compétition pourrait agir sur ce type de traits chez les espèces récoltées dans le cadre de cette thèse.

L'absence de sur-dispersion phénotypique entre espèces de fourmis qui co-occurrent peut également être liée au protocole de récolte que nous avons utilisé. D'une part les espèces récoltées à l'aide des pots-pièges sont piégées en continu sur une période de 72h ; d'autre part les fourmis récoltées par tamisage de litière sur une surface d'1m² sont incorporées dans un même sac et ainsi confondues dans le même échantillon. Or il est possible qu'un partitionnement temporel et/ou spatial (à très faible échelle spatial) existe au niveau des surfaces échantillonnées sans qu'il soit identifiable par ce type de récolte. Des différenciations temporelles de niches sont en effet observables au sein de communautés de fourmis de la litière en forêt guyanaise (Houadria *et al.* 2015). Cela suggère que des compromis sont adoptés par les espèces en réponse à la pression compétitive résultant de la présence d'espèces qui convoitent les mêmes ressources. La coexistence de fourmis similaires pourrait ainsi être permise par ce partitionnement temporel et pourrait expliquer l'absence de sur-dispersion phénotypique à l'échelle des points de récolte.

Par ailleurs, l'absence de sur-dispersion phénotypique peut ne pas être interprétée comme l'absence d'un effet de la compétition agissant sur les espèces qui co-occurrent ; en effet, le cadre théorique développé par Chesson (2000) et appuyé par d'autres auteurs (Mayfield & Levine 2010; HilleRisLambers *et al.* 2012; Kunstler *et al.* 2012) stipule que le résultat de la compétition entre espèces serait dû à des hiérarchies compétitives plutôt qu'à une exclusion entre espèces similaires. Une distinction est faite entre des différences fonctionnelles qui aboutissent à une stabilisation de la coexistence entre espèces, et des différences de performance entre les espèces qui confèrent des capacités compétitives différentes, donnant lieu à une dominance compétitive d'une espèce sur une autre. Ainsi, malgré l'absence de sur-dispersion phénotypique entre espèces de fourmis qui co-occurrent localement, il n'est pas exclu que des interactions compétitives puissent agir sur la structuration des communautés de fourmis en forêt guyanaise. Toutefois, nos analyses ne permettent pas de vérifier l'hypothèse d'une dominance compétitive parmi des espèces qui ont des stratégies fonctionnelles similaires.

Enfin, il est également possible que d'autres types d'interactions interspécifiques se produisent entre les espèces au sein d'une communauté, et que le résultat de ces interactions se confonde avec celui des interactions compétitives. Par exemple, des interactions facilitatrices entre espèces qui possèdent des traits similaires auront pour effet de limiter la diversité phénotypique entre espèces qui co-occurrent, contrairement aux interactions compétitives qui devraient tendre à augmenter la diversité phénotypique locale. De la même manière, des filtres

abiotiques locaux peuvent agir sur les communautés en limitant les différences phénotypiques entre espèces qui co-occurrent. Ainsi l'effet simultané de plusieurs processus à l'échelle locale peut être confondu et conduire à un patron de diversité observé tel qu'attendu au hasard.

5-2. Vers une approche multi-taxa pour identifier les déterminants de la distribution des espèces en forêt tropicale

Cette thèse s'inscrit dans le projet DIADEMA (2013-2015), un projet stratégique du Labex CEBA (Centre d'Etude de la Biodiversité Amazonienne) visant à évaluer la biodiversité et les règles d'assemblages des espèces présentes en forêt guyanaise. Ce projet s'est focalisé sur huit groupes taxonomiques, à savoir, les plantes, les arthropodes, les amphibiens, les moyens et grands vertébrés, les poissons, les invertébrés aquatiques, les vers de terre et les champignons. L'un des principaux objectifs du projet DIADEMA est d'évaluer la contribution des différents processus d'assemblage des communautés pour chacun des huit groupes taxonomiques ciblés. Cette thèse répond à ce premier objectif, en permettant d'appréhender quelles sont les règles d'assemblages des communautés de fourmis en forêt guyanaise. Nos résultats montrent que les communautés de fourmis sont fortement structurées par les variations environnementales. Toutefois, la géographie influence également la distribution des espèces de fourmis à travers la région. Ainsi le filtrage environnemental et la limitation de dispersion apparaissent comme des facteurs déterminants de la distribution des fourmis en forêt guyanaise. Des résultats similaires ont été obtenus au niveau de communautés d'arthropodes collectés en Guyane française et au Pérou (Lamarre *et al.* 2016). A l'instar de nos résultats, un effet du filtrage environnemental plus fort qu'un effet lié à la structure spatiale a été observé sur les communautés d'arthropodes (Lamarre *et al.* 2016). De manière similaire, la distribution des champignons en Guyane française semble être fortement influencée par l'environnement (Schimann *et al.*, in prep.). En effet, des facteurs environnementaux tels que les propriétés du sol et la disponibilité en ressources sont des facteurs qui influencent fortement l'assemblage des communautés de champignons (Waldrop *et al.* 2017).

Au niveau de la grande faune, tandis que les espèces sont largement répandues à travers la forêt guyanaise, certaines espèces démontrent une préférence pour certains types de « paysages géomorphologiques » dans les forêts de *terra firme* (Richard-Hansen *et al.* 2015). Les caractéristiques géomorphologiques regroupent un ensemble de paramètres environnementaux tels que le type de sol, la topographie et la pluviosité (Guitet *et al.* 2013), qui sont ainsi susceptibles d'être à l'origine des variations observées dans la diversité et la composition des assemblages de macro-vertébrés (Richard-Hansen *et al.* 2015). Ainsi les variations environnementales à l'échelle de la Guyane française influencent la distribution des espèces de

moyens et grands vertébrés sur le territoire (Richard-Hansen *et al.* 2015; Denis 2017). Toutefois il semble que la contingence historique à l'échelle régionale et la facilitation entre espèces qui co-occurrent localement jouent un rôle plus important que l'environnement dans l'organisation des communautés de moyens et grands vertébrés en Guyane française (Denis 2017).

De manière similaire aux moyens et grands vertébrés, la distribution des espèces d'arbres en Guyane est influencée par les caractéristiques environnementales telles que la géomorphologie (Guitet *et al.* 2015). Localement, une forte préférence d'habitat est également observée au niveau des espèces d'arbres en forêt guyanaise (Allié *et al.* 2015). A l'échelle régionale, une sous-dispersion phénotypique a été observée au niveau des assemblages d'arbres en forêt guyanaise, soulignant le rôle prépondérant du filtrage environnemental dans la structuration des communautés d'arbres dans cette région (Baraloto *et al.* 2012). Par ailleurs, la limitation de dispersion apparaît également comme un processus clé pour expliquer la distribution spatiale des espèces d'arbres sur le site de Paracou en Guyane française (Allié 2016). Il en est de même chez les communautés de poissons des petits cours d'eau. En effet, un fort turnover spécifique est observé entre assemblages de poissons de petits cours d'eau à travers la Guyane française (Cilleros *et al.* 2016). L'observation d'un turnover taxonomique supérieur au turnover fonctionnel suggère que la limitation de dispersion est le principal facteur de structuration des assemblages de poissons des petits cours d'eau de Guyane (Cilleros *et al.* 2016). Ces résultats peuvent être mis en relation avec ceux obtenus précédemment dans une étude réalisée au niveau du Mont Itoupé (Brosse *et al.* 2013). Bien qu'une faible richesse spécifique soit observée au niveau de ce site, il existe des variations de composition spécifique entre les cours d'eau des versants ouest et est (Brosse *et al.* 2013), soulignant l'impact des limites de dispersion sur la distribution des espèces de poissons en Guyane française.

Les résultats de l'ensemble de ces études révèlent donc des réponses différentes des espèces face aux gradients environnementaux et géographiques selon le groupe taxonomique étudié. Les communautés de fourmis (**Articles II, III, IV**) et, plus largement, les arthropodes (Lamarre *et al.* 2016), répondent fortement aux variations environnementales à travers la forêt guyanaise. Les communautés de champignons semblent être particulièrement structurées par l'environnement, ainsi que par les communautés végétales (Schimann *et al.*, in prep.). En revanche, la grande faune semble être moins influencée par les variations environnementales à l'échelle de la Guyane (Denis 2017). De manière similaire, les communautés de poissons semblent moins affectées par l'environnement que par la géographie (Cilleros *et al.* 2016). Des résultats contrastés sont obtenus au niveau des communautés d'arbres en Guyane française, mettant en avant le rôle du filtrage environnemental (Baraloto *et al.* 2012) ou des limites de dispersion (Allié 2016).

Les importantes différences dans l'écologie et les stratégies d'histoire de vie de certains groupes (ex. entre les poissons, les plantes et les fourmis) permettent de supposer *a priori* que des

facteurs différents soient à l'origine de la structuration des communautés. En effet, les stratégies de dispersion des poissons sont très différentes et plus réduites que celles des plantes, par exemple, puisque les poissons sont physiquement limités par les cours d'eau, tandis que les plantes se dispersent par le biais de la dispersion des graines à l'aide du vent et des animaux notamment. Parmi les organismes terrestres, on peut *a priori* s'attendre à une plus forte structuration géographique chez des plantes par rapport aux animaux, puisque les plantes sont des organismes sessiles. Par ailleurs, des associations fortes sont attendues entre les plantes et les champignons, qui interagissent par le biais d'associations symbiotiques mycorhiziennes (Smith & Read 2008).

Afin de mieux comprendre le rôle des différents processus d'assemblage des communautés sur les différents groupes d'espèces, le projet DIADEMA a pour objectif de produire une analyse comparative des règles d'assemblages de différents groupes d'espèces. Ainsi, au-delà des études réalisées de manière indépendante sur chaque groupe taxonomique, ce projet vise à évaluer dans quelle mesure la réponse des espèces appartenant à différents groupes est coordonnée face aux gradients environnementaux et géographiques. Une étude associée à cette question est en cours de réalisation, ayant pour objectif l'évaluation des patrons coordonnés de composition en espèces d'arbres, de champignons, de fourmis, d'araignées et de vers de terres (Vleminckx *et al.*, in prep.). Cette étude est rendue possible grâce à la réalisation d'un échantillonnage standardisé des différents groupes cibles dans différentes localités en forêt guyanaise. Une telle analyse intégrative représente une voie privilégiée pour comprendre quels sont les facteurs qui influencent la structuration des communautés animales et végétales en forêt tropicale. De plus, les résultats de cette étude pourraient aider à identifier un potentiel indicateur de la diversité et de la composition d'autres groupes taxonomiques (Rodrigues & Brooks 2007).

5-3. Conclusions générales et perspectives

A travers les différentes études réalisées dans cette thèse, nous avons montré que les facteurs environnementaux sont les principaux déterminants de la distribution des espèces de fourmis de la litière en forêt guyanaise, tant à l'échelle locale qu'à l'échelle régionale. Les espèces sont donc réparties de manière fragmentaire sur le territoire, en réponse aux variations environnementales. Les patrons de diversité sont également influencés par la géographie à l'échelle régionale, résultant en un turnover dans la composition spécifique des assemblages de fourmis entre localités éloignées. En revanche, contrairement à l'hypothèse selon laquelle la compétition jouerait un rôle déterminant sur la structuration des assemblages de fourmis (Hölldobler & Wilson 1990; Cerdá *et al.* 2013), les résultats de cette thèse ne vont pas dans le sens d'un effet de la compétition sur la distribution des espèces de fourmis qui co-occurrent

localement (i.e. au sein d'une même parcelle). L'intégration d'autres traits fonctionnels propres aux différentes espèces de fourmis pourrait permettre d'identifier la signature de la compétition sur des traits qui n'ont pas été mesurés dans cette thèse. Par exemple, il serait pertinent d'intégrer des traits tels que la taille de la colonie, le polymorphisme chez les ouvrières ou encore le rythme d'activité des espèces. De tels traits pourraient être associés à des différences compétitives entre espèces et leur prise en compte pourrait révéler l'effet de ce processus sur la structuration des communautés de fourmis.

Une suite à ce travail consistera tout d'abord à traiter les sites qui ont été prospectés et qui n'ont pas pu être intégrés dans cette thèse (cf. **Figure 2.3**). De nombreuses étapes d'acquisition des données étant particulièrement chronophages, il n'a pas été possible de traiter l'ensemble des échantillons récoltés dans le cadre de ce projet. En effet, le temps de travail en laboratoire pour traiter les échantillons est inversement associé à la taille corporelle des organismes étudiés (Lawton *et al.* 1998). De plus, les fourmis constituent l'un des plus importants taxons en termes de biomasse et d'abondance locale – pouvant atteindre plusieurs centaines d'individus par mètre carré (Ellwood & Foster 2004). Ainsi, chaque site de récolte représenté par neuf parcelles équivaut à un total de 360 échantillons, soit plusieurs centaines d'heures de travail en laboratoire requises pour parvenir à une liste d'espèces. Le respect des délais nécessitait de limiter le nombre de sites. Le traitement ultérieur des échantillons récoltés dans deux sites (CSG et Laussat) permettra notamment l'ajout d'un nouveau type forestier, à savoir les forêts de sables blancs. Cet habitat se caractérise par une structure forestière particulière et un taux d'endémisme élevé (Fine *et al.* 2010). L'intégration de cet habitat pourra fournir des informations supplémentaires sur les réponses des fourmis aux différents gradients environnementaux.

Une collaboration est également envisagée avec des chercheurs de l'Université de Manaus (Brésil), afin d'étendre cette étude à l'Amazonie brésilienne. De nombreuses récoltes ayant déjà été réalisées dans cette région, cette extension sera rendue possible par le séquençage de spécimens conservés à Manaus. La comparaison des patterns d'assemblages des fourmis en forêt guyanaise avec ceux observés en forêt brésilienne fournira des éléments de réponse supplémentaires pour déterminer quels sont les processus qui gouvernent ces communautés sur le bassin amazonien.

Pour finir, plusieurs perspectives se dégagent en raison de l'intégration de cette thèse dans le projet DIADEMA. Une suite à cette thèse consistera à évaluer si les assemblages de fourmis et d'autres organismes répondent aux mêmes règles d'assemblages au niveau local et régional. Il sera par exemple possible de comparer la structure géographique de groupes qui ont des stratégies de dispersion différentes (cf. section 5-2). Le développement de cette base de données multi-taxa va permettre d'étudier les réponses des espèces appartenant à différents groupes face à différents gradients environnementaux et géographiques dans une région hyper-

5.3. Discussion – Conclusions générales et perspectives

diversifiée. Une telle analyse intégrative des patrons de diversité de différents groupes taxonomiques devrait permettre d’orienter les stratégies de conservation de la biodiversité et d’améliorer les modèles de distribution des espèces en réponse aux changements climatiques.

6. Bibliographie

6. Bibliographie

- Adams, E.S. (2016) Territoriality in ants (Hymenoptera: Formicidae): a review. *Myrmecological News*, **23**, 101–118.
- Agosti, D. & Alonso, L. (2000) The ALL Protocol. *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity* (eds D. Agosti, J. Majer, L. Alonso & T. Schultz), pp. 204–206. Washington D.C. USA.
- Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L.E. & Schultz, T.R. (2000a) *Sampling Ground-Dwelling Ants: Case Studies from the World's Rain Forests*.
- Agosti, D., Majer, D.J., Alonso, L.E., Schultz, T.R., Jonathan, D.M., Leanne, E.A. & Ted, R.S. (2000b) *Ants - Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity* (eds D Agosti, JD Majer, LE Alonso, and TR Schultz). Smithsonian Institution Press.
- Allié, E. (2016) *Assemblage Des Communautés d'arbres à Une Échelle Locale En Forêt Tropicale - Apport d'une Approche Intégrative*.
- Allié, E., Pélissier, R., Engel, J., Petronelli, P., Freycon, V., Deblauwe, V., Soucémariadin, L., Weigel, J. & Baraloto, C. (2015) Pervasive local-scale tree-soil habitat association in a tropical forest community. *PLoS ONE*, **10**, e0141488.
- Alonso, L.E. & Agosti, D. (2000) Biodiversity studies, monitoring, and ants: an overview. *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity* (eds D. Agosti, J. Majer, L. Alonso & T. Schultz), pp. 1–8. Washington D.C. USA.
- Andersen, A.N., Hertog, T. & Woinarski, J.C.Z. (2006) Long-term fire exclusion and ant community structure in an Australian tropical savanna: congruence with vegetation succession. *Journal of Biogeography*, **33**, 823–832.
- Anderson, M.J. & Legendre, P. (1999) An empirical comparison of permutation methods for tests of partial regression coefficients in a linear model. *Journal of Statistical Computation and Simulation*, **62**, 271–303.
- Arnan, X., Cerdá, X. & Retana, J. (2012) Distinctive life traits and distribution along environmental gradients of dominant and subordinate Mediterranean ant species. *Oecologia*, **170**, 489–500.
- Arnan, X., Cerdá, X. & Retana, J. (2014) Ant functional responses along environmental gradients. *Journal of Animal Ecology*, **83**, 1398–1408.
- Arnan, X., Cerdá, X. & Retana, J. (2015) Partitioning the impact of environment and spatial structure on alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity in European ants. *PeerJ*, **3**, e1241.
- Baccaro, F.B., Rocha, I.F., del Aguila, B.E.G., Schietti, J., Emilio, T., Pinto, J.L.P. da V., Lima, A.P. & Magnusson, W.E. (2013) Changes in ground-dwelling ant functional diversity are correlated with water-table level in an amazonian terra firme forest. *Biotropica*, **45**, 755–763.
- Baraloto, C., Hardy, O.J., Paine, C.E.T., Dexter, K.G., Cruaud, C., Dunning, L.T., Gonzalez, M.-A., Molino, J.-F., Sabatier, D., Savolainen, V. & Chave, J. (2012) Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *Journal of Ecology*, **100**, 690–701.

6. Bibliographie

- Baraloto, C., Molot, Q., Rabaud, S., Hérault, B., Valencia, R., Blanc, L., Fine, P.V.A. & Thompson, J. (2013) Rapid simultaneous estimation of aboveground biomass and tree diversity across Neotropical forests: a comparison of field inventory methods. *Biotropica*, **45**, 288–298.
- Baraloto, C., Morneau, F., Bonal, D., Blanc, L. & Ferry, B. (2007) Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four neotropical tree genera. *Ecology*, **88**, 478–489.
- Baraloto, C., Rabaud, S., Molto, Q., Blanc, L., Fortunel, C., Hérault, B., Dávila, N., Mesones, I., Rios, M., Valderrama, E. & Fine, P.V.A. (2011) Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests. *Global Change Biology*, **17**, 2677–2688.
- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 134–143.
- Baselga, A. & Orme, C.D.L. (2012) betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 808–812.
- Basset, Y., Cizek, L., Cuénoud, P., Didham, R.K., Guilhaumon, F., Missa, O., Novotny, V., Ødegaard, F., Roslin, T., Schmidl, J., Tishechkin, A.K., Winchester, N.N., Roubik, D.W., Aberlenc, H.-P., Bail, J., Barrios, H., Bridle, J.R., Castaño-Meneses, G., Corbara, B., Curletti, G., Duarte da Rocha, W., De Bakker, D., Delabie, J.H.C., Dejean, A., Fagan, L.L., Floren, A., Kitching, R.L., Medianero, E., Miller, S.E., Gama de Oliveira, E., Orivel, J., Pollet, M., Rapp, M., Ribeiro, S.P., Roisin, Y., Schmidt, J.B., Sørensen, L. & Leponce, M. (2012) Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, **338**, 1481–1484.
- Bellwood, D.R., Wainwright, P.C., Fulton, C.J. & Hoey, A.S. (2006) Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 101–107.
- Bernadou, A., Espadaler, X., Le Goff, A. & Fourcassié, V. (2015) Ant community organization along elevational gradients in a temperate ecosystem. *Insectes Sociaux*, **62**, 59–71.
- Bestelmeyer, B.T., Agosti, D., Alonso, L.E., Brandão, C.R.F., Brown Jr., W.L., Delabie, J.H.C. & Silvestre, R. (2000) Field techniques for the study of ground-dwelling ants: an overview, description, and evaluation. *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity* (eds D. Agosti, J. Majer, L. Alonso & T. Schultz), pp. 122–144. Washington D.C. USA.
- Bihn, J.H., Gebauer, G. & Brandl, R. (2010) Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology*, **91**, 782–792.
- Blaimer, B.B., Brady, S.G., Schultz, T.R. & Fisher, B.L. (2015) Functional and phylogenetic approaches reveal the evolution of diversity in a hyper diverse biota. *Ecography*, **38**, 901–912.
- Blanchard, B.D. & Moreau, C.S. (2016) Defensive traits exhibit an evolutionary trade-off and drive diversification in ants. *Evolution*, **71**, 315–328.
- Blanchet, F.G., Legendre, P. & Borcard, D. (2008) Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, **89**, 2623–2632.

6. Bibliographie

- Blatrix, R., Lebas, C., Galkowski, C., Wegnez, P., Pimenta, R. & Morichon, D. (2016) Vegetation cover and elevation drive diversity and composition of ant communities (Hymenoptera: Formicidae) in a Mediterranean ecosystem. *Myrmecological News*, **22**, 119–127.
- Blonder, B. (2017) *Package "Hypervolume."* R package version 2.0-8.
- Blonder, B., Lamanna, C., Violle, C. & Enquist, B.J. (2014) The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 595–609.
- Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C. & Tuomisto, H. (2004) Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology*, **85**, 1826–1832.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, **73**, 1045–1055.
- Brandão, C.R.F., Silva, R.R. & Delabie, J.H.C. (2012) Neotropical ants (Hymenoptera) functional groups: nutritional and applied implications. *Insect bioecology and nutrition for integrated pest management* (ed J.R.P. Parra), pp. 213–236. CRC, Boca Raton.
- Brosse, S., Montoya-Burgos, J.I., Grenouillet, G. & Surugue, N. (2013) Determinants of fish assemblage structure in Mount Itoupé mountain streams (French Guiana). *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, **49**, 43–49.
- Cadotte, M., Albert, C.H. & Walker, S.C. (2013) The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances. *Ecology Letters*, **16**, 1234–1244.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K. & Mirotchnick, N. (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 1079–1087.
- Camarota, F., Powell, S., Melo, A.S., Priest, G., Marquis, R.J. & Vasconcelos, H.L. (2016) Co-occurrence patterns in a diverse arboreal ant community are explained more by competition than habitat requirements. *Ecology and Evolution*, **6**, 8907–8918.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, **12**, 693–715.
- Cerdá, X., Arnan, X. & Retana, J. (2013) Is competition a significant hallmark of ant (Hymenoptera: Formicidae) ecology? *Myrmecological News*, **18**, 131–147.
- Cerdá, X., Retana, J. & Cros, S. (1997) Thermal of transitive hierarchies in disruption ant communities Mediterranean. *Journal of Animal Ecology*, **66**, 363–374.
- Chen, X., Adams, B., Bergeron, C., Sabo, A. & Hooper-Bùi, L. (2015) Ant community structure and response to disturbances on coastal dunes of Gulf of Mexico. *Journal of Insect Conservation*, **19**, 1–13.
- Chesson, P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 343–366.
- Cilleros, K., Allard, L., Grenouillet, G. & Brosse, S. (2016) Taxonomic and functional diversity patterns reveal different processes shaping European and Amazonian stream fish assemblages. *Journal of Biogeography*, **43**, 1832–1843.

6. Bibliographie

- Cisneros, L.M., Fagan, M.E. & Willig, M.R. (2016) Environmental and spatial drivers of taxonomic, functional, and phylogenetic characteristics of bat communities in human-modified landscapes. *PeerJ*, **4**, e2551.
- Clarke, K.R. (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, **18**, 117–143.
- Colwell, R.K., Brehm, G., Cardelús, C.L., Gilman, A.C. & Longino, J.T. (2008) Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*, **322**, 258–261.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009) Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, **79**, 109–126.
- Cornwell, W.K., Schwillk, D.W. & Ackerly, D.D. (2006) A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, **87**, 1465–1471.
- Costa-Milanez, C.B. da, Majer, J.D., Castro, P. de T.A. & Ribeiro, S.P. (2017) Influence of soil granulometry on average body size in soil ant assemblages: implications for bioindication. *Perspectives in Ecology and Conservation*, **15**, 102–108.
- Davidson, D.W., Cook, S.C. & Snelling, R.R. (2004) Liquid-feeding performances of ants (Formicidae): ecological and evolutionary implications. *Oecologia*, **139**, 255–266.
- Dehling, D.M., Fritz, S.A., Töpfer, T., Päckert, M., Estler, P., Böhning-Gaese, K. & Schleuning, M. (2014) Functional and phylogenetic diversity and assemblage structure of frugivorous birds along an elevational gradient in the tropical Andes. *Ecography*, **37**, 1047–1055.
- Delabie, J.H.C., Fisher, B.L., Majer, J.D. & Wright, I.W. (2000) Sampling effort and choice of method. *Ants - Standard methods for measuring and monitoring biodiversity* (eds D. Agosti, J. Majer, L. Alonso & T. Schultz), pp. 145–154. Washington D.C. USA.
- Denis, T. (2017) *Organisation Des Communautés de Moyens et Grands Vertébrés En Relation Avec l'hétérogénéité Des Forêts de Terre Ferme de Guyane*.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W. & Mouquet, N. (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, **13**, 1030–1040.
- Diamond, J.M. (1975) Assembly of species communities. *Ecology and evolution of communities* (eds M.L. Cody & J.M. Diamond), pp. 342–444. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Donoso, D.A. & Ramón, G. (2009) Composition of a high diversity leaf litter ant community (Hymenoptera: Formicidae) from an Ecuadorian pre-montane rainforest. *Annales de la Société entomologique de France*, **45**, 487–499.
- Dray, S. & Dufour, A.-B. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**.

6. Bibliographie

- Dreiss, L.M., Burgio, K.R., Cisneros, L.M., Klingbeil, B.T., Patterson, B.D., Presley, S.J. & Willig, M.R. (2015) Taxonomic, functional, and phylogenetic dimensions of rodent biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *Ecography*, **38**, 876–888.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, **67**, 345–366.
- Dunn, R.R., Agosti, D., Andersen, A.N., Arnan, X., Bruhl, C.A., Cerdá, X., Ellison, A.M., Fisher, B.L., Fitzpatrick, M.C., Gibb, H., Gotelli, N.J., Gove, A.D., Guenard, B., Janda, M., Kaspari, M., Laurent, E.J., Lessard, J.P., Longino, J.T., Majer, J.D., Menke, S.B., McGlynn, T.P., Parr, C.L., Philpott, S.M., Pfeiffer, M., Retana, J., Suarez, A. V., Vasconcelos, H.L., Weiser, M.D. & Sanders, N.J. (2009) Climatic drivers of hemispheric asymmetry in global patterns of ant species richness. *Ecology Letters*, **12**, 324–333.
- Dunn, R.R., Sanders, N.J., Fitzpatrick, M.C., Laurent, E., Lessard, J.-P., Agosti, D.A., Andersen, A.N.A., Ruhl, C.B., Erda, X.C., Ellison, A.M.E., Isher, B.L.F., Ibb, H.G., Otelli, N.J.G., Ove, A.G., Uenard, B.G., Anda, M.J., Aspari, M.K., Ongino, J.T.L., Ajer, J.M., Lynn, T.P.M.C.G., Enke, S.B.M., Arr, C.L.P., Hilpott, M.P., Feiffer, M.P., Etana, J.R., Uarez, A.V.S. & Asconcelos, H.L. V. (2007) Global ant (Hymenoptera: Formicidae) biodiversity and biogeography – a new database and its possibilities. *Myrmecological News*, **10**, 77–83.
- Ellis, L.M., Crawford, C.S. & Molles Jr., M.C. (2001) Influence of annual flooding on terrestrial arthropod assemblages of a Rio Grande riparian forest. *Regulated Rivers: Research & Management*, **17**, 1–20.
- Ellwood, M.D.F. & Foster, W.A. (2004) Doubling the estimate of invertebrate biomass in a rainforest canopy. *Nature*, **429**, 549–551.
- Ellwood, F., Manica, A. & Foster, W.A. (2009) Stochastic and deterministic processes jointly structure tropical arthropod communities. *Ecology Letters*, **12**, 277–284.
- Erwin, T.L. (1989) Canopy arthropod biodiversity: a chronology of sampling techniques and results. *Revista peruana de Entomologia*, **32**, 71–77.
- Faith, D.P. (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, **61**, 1–10.
- Feener Jr., D.H., Lighton, J.R.B. & Bartholomew, G.A. (1988) Curvilinear allometry, energetics and foraging ecology: a comparison of leaf-cutting ants and army ants. *Functional Ecology*, **2**, 509–520.
- Ferry, B., Morneau, F., Bontemps, J.-D., Blanc, L. & Freycon, V. (2010) Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, **98**, 106–116.
- Fine, P.V.A., García-Villacorta, R., Pitman, N.C.A., Mesones, I. & Kembel, S.W. (2010) A floristic study of the white-sand forests of Peru. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **97**, 283–305.
- Fisher, B.L. (1999) Improving inventory efficiency: a case study of leaf-litter ant diversity in Madagascar. *Ecological Applications*, **9**, 714–731.

6. Bibliographie

- Fisher, B.L., Malscog, A.K.F., Gadagkar, R., Delabie, J.H.C., Vasconcelos, H.L. & Majer, J.D. (2000) Applying the ALL Protocol. Selected case studies. *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity* (eds D. Agosti, J. Majer, L. Alonso & T. Schultz), pp. 207–214. Washington D.C. USA.
- Folgarait, P.J. (1998) Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation*, **7**, 1221–1244.
- Fortunel, C., Paine, C.E.T., Fine, P.V.A., Kraft, N.J.B. & Baraloto, C. (2014) Environmental factors predict community functional composition in Amazonian forests. *Journal of Ecology*, **102**, 145–155.
- Fowler, H.G., Forti, L.C., Brandão, C.R.F., Delabie, J.H.C. & Vasconcelos, H.L. (1991) Ecologia nutricional de formigas. *Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas* (eds A.R. Panizzi & J.R.P. Parra), pp. 131–223. São Paulo, Brazil: Editora Manole.
- Fowler, D., Lessard, J. & Sanders, N.J. (2014) Niche filtering rather than partitioning shapes the structure of temperate forest ant communities. *Journal of Animal Ecology*, **83**, 943–952.
- Gause, G.F. (1934) *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Gerhold, P., Cahill, J.F., Winter, M., Bartish, I. V. & Prinzing, A. (2015) Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology*, **29**, 600–614.
- Gianuca, A.T., Declerck, S.A.J., Cadotte, M.W., Souffreau, C., Bie, T. De & Meester, L. De. (2016) Integrating trait and phylogenetic distances to assess scale-dependent community assembly processes. *Ecography*, **40**, 742–752.
- Gibb, H. & Parr, C.L. (2010) How does habitat complexity affect ant foraging success? A test using functional measures on three continents. *Oecologia*, **164**, 1061–1073.
- Gibb, H. & Parr, C.L. (2013) Does structural complexity determine the morphology of assemblages? An experimental test on three continents. *PLoS ONE*, **8**, e64005.
- Gibb, H., Sanders, N.J., Dunn, R.R., Watson, S., Photakis, M., Abril, S., Andersen, A.N., Angulo, E., Armbrecht, I., Arnan, X., Baccaro, F.B., Bishop, T.R., Boulay, R., Castracani, C., Toro, I. Del, Delsinne, T., Diaz, M., Donoso, D.A., Enriquez, M.L., Fayle, T.M., Feener Jr, D.H., Fitzpatrick, M.C., Gomez, C., Grasso, D.A., Groc, S., Heterick, B., Hoffmann, B.D., Lach, L., Lattke, J., Leponce, M., Lessard, J.-P., Longino, J.T., Lucky, A., Majer, J., Menke, S.B., Mezger, D., Mori, A., Munyai, T.C., Paknia, O., Pearce-Duvet, J., Pfeiffer, M., Philpott, S.M., Souza, J.L.P. De, Tista, M., Vasconcelos, H.L., Vonshak, M. & Parr, C.L. (2015) Climate mediates the effects of disturbance on ant assemblage structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **282**, 20150418.
- Gómez, J.P., Bravo, G.A., Brumfield, R.T., Tello, J.G. & Cadena, C.D. (2010) A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 1181–1192.
- Goslee, S.C. & Urban, D.L. (2007) The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal Of Statistical Software*, **22**, 1–19.

6. Bibliographie

- Gotelli, N.J. (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, **81**, 2606–2621.
- Gotelli, N. & Ellison, A. (2002) Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos*, **99**, 591–599.
- Gotelli, N.J., Ellison, A.M., Dunn, R.R. & Sanders, N.J. (2011) Counting ants (Hymenoptera: Formicidae): biodiversity sampling and statistical analysis for myrmecologists. *Myrmecological News*, **15**, 13–19.
- Gotelli, N.J. & McCabe, D.J. (2002) Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*, **83**, 2091–2096.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K. & Zobel, M. (2012) Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, **87**, 111–127.
- Graham, C.H., Parra, J.L., Rahbek, C. & McGuire, J.A. (2009) Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 19673–19678.
- Groc, S. (2011) *Communautés Natives Des Fourmis de La Litière En Forêts Naturelles de Guyane Française et Impact de La Conversion Forestière En Plantations Monospécifiques*. Université des Antilles et de la Guyane.
- Groc, S., Orivel, J., Dejean, A., Martin, J.-M., Etienne, M.-P., Corbara, B. & Delabie, J.H.C. (2009) Baseline study of the leaf-litter ant fauna in a French guianese forest. *Insect Conservation and Diversity*, **2**, 183–193.
- Gronenberg, W., Tautz, J. & Hölldobler, B. (1993) Fast trap jaws and giant neurons in the ant *Odontomachus*. *Science*, **262**, 561–563.
- Guénard, B., Weiser, M.D., Gómez, K., Narula, N. & Economo, E.P. (2017) The Global Ant Biodiversity Informatics (GABI) database: synthesizing data on the geographic distribution of ant species (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, **24**, 83–89.
- Guitet, S., Brunaux, O., de Granville, J.-J., Gonzales, S. & Richard-Hansen, C. (2015) *Catalogue Des Habitats Forestiers de Guyane*. DEAL Guyane.
- Guitet, S., Cornu, J.-F., Brunaux, O., Betbeder, J., Carozza, J.-M. & Richard-Hansen, C. (2013) Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps*, **9**, 325–335.
- Hammond, D.S. (2005) *Tropical Forests of the Guiana Shield: Ancient Forests in a Modern World* (ed DS Hammond). CABI Publishing.
- Hardy, O.J., Couteron, P., Munoz, F., Ramesh, B.R. & Péliissier, R. (2012) Phylogenetic turnover in tropical tree communities: impact of environmental filtering, biogeography and mesoclimatic niche conservatism. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 1007–1016.
- Helmus, M.R., Bland, T.J., Williams, C.K. & Ives, A.R. (2007) Phylogenetic measures of

- biodiversity. *The American Naturalist*, **169**, E68–E83.
- HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M. & Mayfield, M.M. (2012) Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **43**, 227–248.
- Hoiss, B., Krauss, J., Potts, S.G., Roberts, S. & Steffan-Dewenter, I. (2012) Altitude acts as an environmental filter on phylogenetic composition, traits and diversity in bee communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 4447–4456.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990) *The Ants*. Harvard University Press.
- Houadria, M., Salas-López, A., Orivel, J., Blüthgen, N. & Menzel, F. (2015) Dietary and temporal niche differentiation in tropical ants — can they explain local ant coexistence? *Biotropica*, **47**, 208–217.
- Hubbell, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **22**, 415–427.
- Jenkins, C.N., Sanders, N.J., Andersen, A.N., Arnan, X., Brühl, C.A., Cerda, X., Ellison, A.M., Fisher, B.L., Fitzpatrick, M.C., Gotelli, N.J., Gove, A.D., Guénard, B., Lattke, J.E., Lessard, J.-P., McGlynn, T.P., Menke, S.B., Parr, C.L., Philpott, S.M., Vasconcelos, H.L., Weiser, M.D. & Dunn, R.R. (2011) Global diversity in light of climate change: the case of ants. *Diversity and Distributions*, **17**, 652–662.
- Kaspari, M. (1993) Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia*, **96**, 500–507.
- Kaspari, M., O'Donnell, S. & Kercher, J.R. (2000) Energy, density, and constraints to species richness: ant assemblages along a productivity gradient. *The American Naturalist*, **155**, 280–293.
- Kaspari, M. & Weiser, M.D. (1999) The size–grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology*, **13**, 530–538.
- Keddy, P.A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157–164.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P. & Webb, C.O. (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463–1464.
- King, J.R. & Porter, S.D. (2005) Evaluation of sampling methods and species richness estimators for ants in upland ecosystems in Florida. *Environmental Entomology*, **34**, 1566–1578.
- Kocher, A., Gantier, J.-C., Gaborit, P., Zinger, L., Holota, H., Valiere, S., Dusfour, I., Girod, R., Bañuls, A.L. & Muriene, J. (2016) Vector soup: high-throughput identification of Neotropical phlebotomine sand flies using metabarcoding. *Molecular Ecology Resources*, **17**, 172–182.

6. Bibliographie

- Kraft, N.J.B. & Ackerly, D.D. (2010) Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, **80**, 401–422.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S. & Levine, J.M. (2015) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, **29**, 592–599.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R. & Ackerly, D.D. (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, **322**, 580–582.
- Kunstler, G., Lavergne, S., Courbaud, B., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E., Kattge, J. & Coomes, D.A. (2012) Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: implications for forest community assembly. *Ecology Letters*, **15**, 831–840.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**, 299–305.
- Laliberté, E., Legendre, P. & Shipley, B. (2014) *FD: Measuring Functional Diversity from Multiple Traits, and Other Tools for Functional Ecology*. R package version 1.0-12.
- Lamanna, C., Blonder, B., Violle, C., Kraft, N.J.B., Sandel, B., Simova, I., Donoghue, J.C., Svenning, J.-C., McGill, B.J., Boyle, B., Buzzard, V., Dolins, S., Jørgensen, P.M., Marcuse-Kubitza, A., Morueta-Holme, N., Peet, R.K., Piel, W.H., Regetz, J., Schildhauer, M., Spencer, N., Thiers, B., Wiser, S.K. & Enquist, B.J. (2014) Functional trait space and the latitudinal diversity gradient. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**, 13745–13750.
- Lamarre, G.P.A., Hérault, B., Fine, P.V.A., Vedel, V., Lupoli, R., Mesones, I. & Baraloto, C. (2016) Taxonomic and functional composition of arthropod assemblages across contrasting Amazonian forests. *Journal of Animal Ecology*, **85**, 227–239.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545–556.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébaud, A. & Bonis, A. (2008) Assessing functional diversity in the field - Methodology matters! *Functional Ecology*, **22**, 134–147.
- Lawton, J.H., Bignell, D.E., Bolton, B., Bloemers, G.F., Eggleton, P., Hammond, P.M., Hodda, M., Holt, R.D., Larsen, T.H., Mawdsley, N.A., Stork, N.E., Srivastava, D.S. & Watt, A.D. (1998) Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, **391**, 72–76.
- Legendre, P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**, 1659–1673.
- Legendre, P. & Gallagher, E.D. (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, **129**, 271–280.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601–613.

6. Bibliographie

- Lessard, J.-P., Sackett, T.E., Reynolds, W.N., Fowler, D.A. & Sanders, N.J. (2011) Determinants of the detrital arthropod community structure: the effects of temperature and resources along an environmental gradient. *Oikos*, **320**, 333–343.
- Lichstein, J.W. (2007) Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology*, **188**, 117–131.
- Liu, C., Guénard, B., Blanchard, B., Peng, Y.-Q. & Economo, E.P. (2016) Reorganization of taxonomic, functional, and phylogenetic ant biodiversity after conversion to rubber plantation. *Ecological Monographs*, **86**, 215–227.
- Longino, J.T., Branstetter, M.G. & Colwell, R.K. (2014) How ants drop out: ant abundance on tropical mountains. *PloS one*, **9**, e104030.
- Longino, J.T., Coddington, J. & Colwell, R.K. (2002) The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology*, **83**, 689–702.
- Longino, J.T. & Colwell, R.K. (2011) Density compensation, species composition, and richness of ants on a neotropical elevational gradient. *Ecosphere*, **2**, 1–20.
- Lopes, C.T. & Vasconcelos, H.L. (2008) Evaluation of three methods for sampling ground-dwelling ants in the Brazilian cerrado. *Neotropical entomology*, **37**, 399–405.
- Losos, J.B. (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, **11**, 995–1007.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, **101**, 377–385.
- Machac, A., Janda, M., Dunn, R.R. & Sanders, N.J. (2011) Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. *Ecography*, **34**, 364–371.
- Maire, V., Gross, N., Börger, L., Proulx, R., Wirth, C., Pontes, L. da S., Soussana, J.-F. & Louault, F. (2012) Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist*, **196**, 497–509.
- Malhi, Y., Gardner, T.A., Goldsmith, G.R., Silman, M.R. & Zelazowski, P. (2014) Tropical forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, **39**, 125–159.
- May, R.M. (2010) Tropical arthropod species, more or less? *Science*, **329**, 41–42.
- Mayfield, M.M. & Levine, J.M. (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, **13**, 1085–1093.
- McCain, C.M. & Grytnes, J.-A. (2010) Elevational gradients in species richness. *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*, pp. 1–10. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 178–185.

6. Bibliographie

- McGlynn, T.P. & Salinas, D.J. (2007) Phosphorus limits tropical rain forest litter fauna. *Biotropica*, **39**, 50–53.
- Mertl, A.L., Ryder Wilkie, K.T. & Traniello, J.F.A. (2009) Impact of flooding on the species richness, density and composition of Amazonian litter-nesting ants. *Biotropica*, **41**, 633–641.
- Meynard, C.N., Devictor, V., Mouillot, D., Thuiller, W., Jiguet, F. & Mouquet, N. (2011) Beyond taxonomic diversity patterns: how do α , β and γ components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? *Global Ecology & Biogeography*, **20**, 893–903.
- Mezger, D. & Pfeiffer, M. (2011) Partitioning the impact of abiotic factors and spatial patterns on species richness and community structure of ground ant assemblages in four Bornean rainforests. *Ecography*, **34**, 39–48.
- Moreau, C.S., Bell, C.D., Vila, R., Archibald, S.B. & Pierce, N.E. (2006) Phylogeny of the Ants: Diversification in the Age of Angiosperms. *Science*, **312**, 101–104.
- Morsdorf, F., Kötz, B., Meier, E., Itten, K.I. & Allgöwer, B. (2006) Estimation of LAI and fractional cover from small footprint airborne laser scanning data based on gap fraction. *Remote Sensing of Environment*, **104**, 50–61.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, **24**, 867–876.
- Mouillot, D., Culiolo, J.M., Pelletier, D. & Tomasini, J.A. (2008) Do we protect biological originality in protected areas? A new index and an application to the Bonifacio Strait Natural Reserve. *Biological Conservation*, **141**, 1569–1580.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Bellwood, D.R. (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 167–177.
- Myers, J.A., Chase, J.M., Jiménez, I., Jørgensen, P.M., Araujo-Murakami, A., Paniagua-Zambrana, N. & Seidel, R. (2013) Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology letters*, **16**, 151–157.
- Nekola, J.C. & White, P.S. (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, **26**, 867–878.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Szoecs, E. (2018) Package 'vegan.'
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E. & Wagner, H. (2017) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-6.
- Olson, D.M. (1991) A comparison of the efficacy of litter sifting and pitfall traps for sampling leaf litter ants (Hymenoptera, Formicidae) in a tropical wet forest, Costa Rica. *Biotropica*, **23**,

6. Bibliographie

166–172.

- Paine, C.E.T., Baraloto, C., Chave, J. & Hérault, B. (2011) Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos*, **120**, 720–727.
- Parr, C.T. & Chown, S.L. (2001) Inventory and bioindicator sampling: testing pitfall and winkler methods with ants in a South African savanna. *Journal of Insect Conservation*, **5**, 27–36.
- Parr, C.L., Dunn, R.R., Sanders, N.J., Weiser, M.D., Photakis, M., Bishop, T.R., Fitzpatrick, M.C., Arnan, X., Baccaro, F., Brandão, C.R.F., Chick, L., Donoso, D.A., Fayle, T.M., Gomez, C., Grossman, B., Munyai, T.C., Pacheco, R., Retana, J., Robinson, A., Sagata, K., Silva, R.R., Tista, M., Vasconcelos, H., Yates, M. & Gibb, H. (2017) GlobalAnts: a new database on the geography of ant traits (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Conservation and Diversity*, **10**, 5–20.
- Pavoine, S. & Bonsall, M.B. (2011) Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, **86**, 792–812.
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S. & Borcard, D. (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, **87**, 2614–2625.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, **9**, 741–758.
- Petchey, O.L., Hector, A. & Gaston, K.J. (2004) How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*, **85**, 847–857.
- Pielou, E.C. (1975) *Ecological Diversity*. Wiley, New York.
- R Core Team. (2018) R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Rabeling, C., Brown, J.M. & Verhaagh, M. (2008) Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 14913–14917.
- Réjou-Méchain, M., Tymen, B., Blanc, L., Fauset, S., Feldpausch, T.R., Monteagudo, A., Phillips, O.L., Richard, H. & Chave, J. (2015) Using repeated small-footprint LiDAR acquisitions to infer spatial and temporal variations of a high-biomass Neotropical forest. *Remote Sensing of Environment*, **169**, 93–101.
- Richard-Hansen, C., Jaouen, G., Denis, T., Brunaux, O., Marcon, E. & Guitet, S. (2015) Landscape patterns influence communities of medium- to large-bodied vertebrates in undisturbed terra firme forests of French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, **31**, 423–436.
- Ricklefs, R.E. (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**, 1–15.
- Roberts, D.W. (2016) *Labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology*. R package version 1.8-0.
- Rodrigues, A.S.L. & Brooks, T.M. (2007) Shortcuts for biodiversity conservation planning: the effectiveness of surrogates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **38**, 713–737.

6. Bibliographie

- Salas-López, A. (2016) *Effets de l'anthropisation Sur La Diversité Fonctionnelle Des Fourmis et Leur Participation Dans Des Processus Écosystémiques*. Université de Guyane.
- Sanders, N.J., Gotelli, N.J., Wittman, S.E., Ratchford, J.S., Ellison, A.M. & Jules, E.S. (2007a) Assembly rules of ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale. *Journal of Biogeography*, **34**, 1632–1641.
- Sanders, N.J., Lessard, J.-P., Fitzpatrick, M.C. & Dunn, R.R. (2007b) Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 640–649.
- Sarty, M., Abbott, K.L. & Lester, P.J. (2006) Habitat complexity facilitates coexistence in a tropical ant community. *Oecologia*, **149**, 465–473.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F. & Argillier, C. (2010) A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, **80**, 469–484.
- Schmidt, F.A., Schoereder, J.H. & Caetano, M.D.N. (2016) Ant assemblage and morphological traits differ in response to soil compaction. *Insectes Sociaux*, **64**, 219–225.
- Silva, R.R. & Brandão, C.R.F. (2010) Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. *Ecological Monographs*, **80**, 107–124.
- Silva, R.R. & Brandão, C.R.F. (2014) Ecosystem-wide morphological structure of leaf-litter ant communities along a tropical latitudinal gradient. *PLoS ONE*, **9**, e93049.
- Silva, F.H.O., Delabie, J.H.C., dos Santos, G.B., Meurer, E. & Marques, M. (2013) Mini-Winkler extractor and pitfall trap as complementary methods to sample Formicidae. *Neotropical Entomology*, **42**, 351–358.
- Silva, L.F., Souza, R.M., Solar, R.R.C. & Neves, F. de S. (2017) Ant diversity in Brazilian tropical dry forests across multiple vegetation domains. *Environmental Research Letters*, **12**, 035002.
- Silver, J.B. (2007) *Mosquito Ecology: Field Sampling Methods*. Springer, New York.
- Smith, M.A. (2015) Ants, elevation, phylogenetic diversity and community structure. *Ecosphere*, **6**, 1–17.
- Smith, M.A., Hallwachs, W. & Janzen, D.H. (2014) Diversity and phylogenetic community structure of ants along a Costa Rican elevational gradient. *Ecography*, **37**, 720–731.
- Smith, S.E. & Read, D.J. (2008) *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London, UK.
- Soares, S. de A., Suarez, Y.R., Fernandes, W.D., Tenório, P.M.S., Delabie, J.H.C. & Antonialli-Junior, W.F. (2013) Temporal variation in the composition of ant assemblages (Hymenoptera, Formicidae) on trees in the Pantanal floodplain, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, **57**, 84–90.
- Soininen, J., McDonald, R. & Hillebrand, H. (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, **30**, 3–12.
- Southwood, T.R.E. & Henderson, P.A. (2000) *Ecological Methods*. Blackwell Science.
- Souza, J.L.P. de, Baccaro, F.B., Landeiro, V.L., Franklin, E. & Magnusson, W.E. (2012) Trade-offs

6. Bibliographie

- between complementarity and redundancy in the use of different sampling techniques for ground-dwelling ant assemblages. *Applied Soil Ecology*, **56**, 63–73.
- Sparrow, H.R., Sisk, T.D., Ehrlich, P.R. & Murphy, D.D. (1994) Techniques and guidelines for monitoring Neotropical butterflies. *Conservation Biology*, **8**, 800–809.
- Swenson, N.G. (2011) The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany*, **98**, 472–480.
- Swenson, N.G. (2014) *Functional and Phylogenetic Ecology in R*. Springer, New York.
- Swenson, N.G. & Enquist, B.J. (2009) Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, **90**, 2161–2170.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., Pither, J., Kerkhoff, A.J., Boyle, B., Weiser, M.D., Elser, J.J., Fagan, W.F., Forero-Montaña, J., Fyllas, N., Kraft, N.J.B., Lake, J.K., Moles, A.T., Patiño, S., Phillips, O.L., Price, C.A., Reich, P.B., Quesada, C.A., Stegen, J.C., Valencia, R., Wright, I.J., Wright, S.J., Andelman, S., Jørgensen, P.M., Lacher Jr., T.E., Monteagudo, A., Núñez-Vargas, M.P., Vasquez-Martínez, R. & Nolting, K.M. (2012a) The biogeography and filtering of woody plant functional diversity in North and South America. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 798–808.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., Thompson, J. & Zimmerman, J.K. (2007) The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, **88**, 1770–1780.
- Swenson, N.G., Erickson, D., Mi, X., Bourg, N.A., Forero-Montaña, J., Ge, W., Howe, R., Lake, J.K., Liu, X., Ma, K., Pei, N., Thompson, J., Uriarte, M., Wolf, A., Wright, J.S., Ye, W., Zhang, J., Zimmerman, J.K. & Kress, W.J. (2012b) Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, **93**, S112–S125.
- Tilman, D. (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **101**, 10854–10861.
- Del Toro, I., Ribbons, R.R. & Pelini, S.L. (2012) The little things that run the world revisited: a review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, **17**, 133–146.
- Trisos, C.H., Petchey, O.L. & Tobias, J.A. (2014) Unraveling the interplay of community assembly processes acting on multiple niche axes across spatial scales. *The American Naturalist*, **184**, 593–608.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Aguilar, M. & Sarmiento, A. (2003a) Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology*, **91**, 743–756.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. (2003b) Dispersal, environment, and floristic variation of Western Amazonian forests. *Science*, **299**, 241–244.
- Vasconcelos, H.L., Macedo, A.C.C. & Vilhena, J.M.S. (2003) Influence of topography on the

6. Bibliographie

- distribution of ground-dwelling ants in an Amazonian forest. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **38**, 115–124.
- Vasconcelos, H.L., Vilhena, J.M.S., Facure, K.G. & Albernaz, A.L.K.M. (2010) Patterns of ant species diversity and turnover across 2000 km of Amazonian floodplain forest. *Journal of Biogeography*, **37**, 432–440.
- Villéger, S., Grenouillet, G. & Brosse, S. (2013) Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 671–681.
- Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, **89**, 2290–2301.
- Villéger, S., Miranda, J.R., Mouillot, D. & Hernandez, D.F. (2010) Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, **20**, 1512–1522.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.
- Vleminckx, J., Drouet, T., Amani, C., Lisingo, J., Lejoly, J. & Hardy, O.J. (2015) Impact of fine-scale edaphic heterogeneity on tree species assembly in a central African rainforest. *Journal of Vegetation Science*, **26**, 134–144.
- Waldrop, M.P., Holloway, J.M., Smith, D.B., Goldhaber, M.B., Drenovsky, R.E., Scow, K.M., Dick, R., Howard, D., Wylie, B. & Grace, J.B. (2017) The interacting roles of climate, soils, and plant production on soil microbial communities at a continental scale. *Ecology*, **98**, 1957–1967.
- Ward, P.S. (2000) Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities. *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity* (eds D. Agosti, J. Majer, L. Alonso & T. Schultz), pp. 99–121. Washington D.C. USA.
- Ward, P.S. (2007) Phylogeny, classification, and species-level taxonomy of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, **1668**, 549–563.
- Ward, P.S., Brady, S.G., Fisher, B.L. & Schultz, T.R. (2015) The evolution of myrmicine ants: phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology*, **40**, 61–81.
- Webb, C.O. (2000) Exploring the phylogenetic dtructure of ecological communities : an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, **156**, 145–155.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475–505.
- Weber, N.A. (1938) The biology of the fungus-growing ants. Part 4. Additional new forms. Part 5. The Attini of Bolivia. *Revista de Entomologia*, **7**, 154–206.
- Weiher, E. & Keddy, P.A. (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, **74**, 159–164.

6. Bibliographie

- Weihner, E. & Keddy, P. (2001) *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press.
- Weiser, M.D. & Kaspari, M. (2006) Ecological morphospace of New World ants. *Ecological Entomology*, **31**, 131–142.
- Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H. V., Damschen, E.I., Davies, T.J., Grytnes, J.-A., Harrison, S.P., Hawkins, B.A., Holt, R.D., McCain, C.M. & Stephens, P.R. (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, **13**, 1310–1324.
- Wiescher, P.T., Pearce-Duvert, J.M.C. & Feener, D.H. (2012) Assembling an ant community: species functional traits reflect environmental filtering. *Oecologia*, **169**, 1063–1074.
- Winemiller, K.O., Fitzgerald, D.B., Bower, L.M. & Pianka, E.R. (2015) Functional traits, convergent evolution, and periodic tables of niches. *Ecology Letters*, **18**, 737–751.
- Wright, S.J. (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, **130**, 1–14.
- Yates, M.L., Andrew, N.R., Binns, M. & Gibb, H. (2014) Morphological traits: predictable responses to macrohabitats across a 300 km scale. *PeerJ*, **2**, e271.
- Yates, M., Gibb, H. & Andrew, N.R. (2011) Habitat characteristics may override climatic influences on ant assemblage composition: A study using a 300-km climatic gradient climatic gradient. *Australian Journal of Entomology*, **59**, 332–338.

7. Annexe

Annexe 7.1 – Occurrences des espèces dans chaque habitat ou altitude (à Itoupé) au sein de chaque site, en fonction de leur classification.

	Itoupé			Kaw	Mitaraka	Saül	Trinité			
	400m	600m	800m	TF	BF	TF	BF	TF	BF	TF
Agroecomyrmecinae										
<i>Tatuidris tatusia</i>	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Amblyoponinae										
<i>Prionopelta</i> sp.A	8	5	27	0	6	12	1	3	0	0
<i>Stigmatomma</i> sp.IT14.01	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stigmatomma</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Stigmatomma</i> sp.MI15.02	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Dolichoderinae										
<i>Azteca alfari</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1
<i>Azteca</i> sp.IT14.01	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Azteca</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Azteca</i> sp.MI15.02	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Azteca</i> sp.TR17.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Dolichoderus bidens</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Dolichoderus bispinosus</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Dolichoderus diversus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Dolichoderus gagates</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dolichoderus imitator</i>	1	1	0	1	0	7	0	2	0	1
<i>Dolichoderus inermis</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dolichoderus lutosus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dolichoderus smithi</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tapinoma melanocephalum</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	2	2
<i>Tapinoma</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Dorylinae										
<i>Eciton burchellii</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Eciton hamatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Labidus coecus</i>	5	5	3	2	0	1	1	5	0	5
<i>Neivamyrmex</i> cf. <i>carettei</i>	0	0	0	1	0	1	0	3	0	0
<i>Neivamyrmex postcarinatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Neivamyrmex</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Neocerapachys neotropicus</i>	0	2	1	0	0	2	0	1	0	1
Ectatomminae										
<i>Ectatomma edentatum</i>	15	5	4	9	0	6	1	25	1	3
<i>Ectatomma lugens</i>	26	21	0	18	0	37	0	53	0	4
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1

7. Annexe

	Itoupé			Kaw		Mitaraka		Saül		Trinité	
	400m	600m	800m	TF	BF	TF	BF	TF	BF	TF	
<i>Gnamptogenys acuminata</i>	0	2	2	2	2	2	0	1	0	0	
<i>Gnamptogenys annulata</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Gnamptogenys continua</i>	1	1	2	6	0	0	3	10	0	0	
<i>Gnamptogenys enodis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Gnamptogenys haenschi</i>	1	3	3	0	0	1	0	2	0	1	
<i>Gnamptogenys horni</i>	13	12	9	0	6	7	0	2	3	5	
<i>Gnamptogenys interrupta</i>	1	0	0	3	6	1	0	2	2	0	
<i>Gnamptogenys mecotyle</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Gnamptogenys minuta</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Gnamptogenys moelleri</i>	1	5	9	1	0	7	1	4	0	1	
<i>Gnamptogenys relictæ</i>	0	0	1	3	0	9	0	0	0	3	
<i>Gnamptogenys sp.IT14.01</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Gnamptogenys sp.IT14.02</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Gnamptogenys sp.MI15.01</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	
<i>Gnamptogenys sp.MI15.02</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Gnamptogenys sp.MI15.03</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	
<i>Gnamptogenys striatula</i>	0	0	0	0	1	3	0	0	1	4	
<i>Gnamptogenys sulcata</i>	0	1	0	1	0	3	7	2	0	1	
<i>Gnamptogenys triangularis</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
Formicinae											
<i>Acropyga decedens</i>	0	0	2	2	2	0	0	1	0	0	
<i>Acropyga guianensis</i>	2	4	1	0	4	2	0	1	0	0	
<i>Acropyga smithii</i>	7	1	0	0	0	1	0	0	0	1	
<i>Brachymyrmex heeri</i>	5	2	2	0	0	4	0	3	0	0	
<i>Brachymyrmex sp.KW14.01</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Brachymyrmex sp.SL13.01</i>	0	0	0	0	0	4	0	2	0	0	
<i>Brachymyrmex sp.TR13.01</i>	8	6	2	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Camponotus atriceps</i>	15	24	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Camponotus bidens</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Camponotus cf. bidens</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Camponotus cf. renggeri</i>	0	0	1	0	0	2	0	0	0	2	
<i>Camponotus excisus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Camponotus fastigatus</i>	30	15	0	0	0	15	1	13	0	0	
<i>Camponotus femoratus</i>	0	0	1	13	11	3	13	16	3	1	
<i>Camponotus heathi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Camponotus latangulus</i>	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	
<i>Camponotus melanoticus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
<i>Camponotus sp. Myrmaphaenus</i>	1	2	2	1	1	4	0	1	0	0	
<i>Camponotus rapax</i>	1	5	0	0	0	1	0	0	1	0	

7. Annexe

	Itoupé			Kaw		Mitaraka		Saül		Trinité	
	400m	600m	800m	TF	BF	TF	BF	TF	BF	TF	
<i>Camponotus</i> sp.IT14.01	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	
<i>Camponotus</i> sp.IT14.02	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Camponotus</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Camponotus</i> sp.MI15.02	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
<i>Camponotus Tanaemyrmex</i> sp.1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Camponotus Tanaemyrmex</i> sp.2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Camponotus Tanaemyrmex</i> sp.3	1	0	0	0	2	0	0	0	0	1	
<i>Gigantiops destructor</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Myrmelachista</i> sp.IT14.01	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Myrmelachista</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Nylanderia</i> cf. <i>guatemalensis</i>	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Nylanderia fulva</i>	0	0	13	5	22	15	5	7	0	1	
<i>Nylanderia guatemalensis</i>	4	1	2	2	0	2	0	1	0	0	
<i>Nylanderia</i> sp.IT14.01	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Nylanderia</i> sp.SL13.01	3	1	2	1	1	0	4	1	0	1	
<i>Nylanderia</i> sp.SL13.02	2	0	0	0	20	29	22	5	0	0	
<i>Nylanderia</i> sp.SL13.03	40	30	8	9	27	46	35	37	12	12	
Myrmicinae											
<i>Acanthognathus brevicornis</i>	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	
<i>Acanthognathus ocellatus</i>	2	0	2	2	1	2	1	1	0	0	
<i>Acanthognathus</i> sp.IT14.01	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Acromyrmex octospinosus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Acromyrmex</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
<i>Acromyrmex subterraneus</i>	2	2	1	0	0	2	0	3	0	0	
<i>Allomerus octoarticulatus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Apterostigma acre</i>	8	6	4	1	0	8	0	4	0	0	
<i>Apterostigma auriculatum</i>	2	0	1	4	0	0	0	0	0	0	
<i>Apterostigma avium</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Apterostigma bruchi</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
<i>Apterostigma</i> cf. <i>auriculatum</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Apterostigma complexe pilosum</i> sp.A	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	
<i>Apterostigma pilosum</i>	19	4	8	14	0	29	1	8	1	16	
<i>Apterostigma reburrum</i>	0	2	0	0	0	4	0	2	0	0	
<i>Apterostigma</i> sp.IT14.01	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Apterostigma</i> sp.IT14.02	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Apterostigma</i> sp.IT14.03	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Apterostigma</i> sp.IT14.04	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Apterostigma</i> sp.IT14.05	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Apterostigma</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	

7. Annexe

	Itoupé			Kaw		Mitaraka		Saül		Trinité	
	400m	600m	800m	TF	BF	TF	BF	TF	BF	TF	
<i>Apterostigma</i> sp.MI15.02	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Apterostigma</i> sp.MI15.03	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Apterostigma</i> sp.TR17.01	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	
<i>Apterostigma urichii</i>	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	
<i>Atta cephalotes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	
<i>Basiceros manni</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Basiceros militaris</i>	1	1	1	0	0	2	0	0	0	0	
<i>Basiceros</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Carebara reina</i>	8	5	9	0	0	2	0	0	0	0	
<i>Carebara</i> sp.KW14.01	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Carebara</i> sp.SL13.01	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	
<i>Carebara urichi</i>	12	10	4	7	0	21	0	2	1	0	
<i>Cephalotes atratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	
<i>Cephalotes opacus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Cephalotes</i> sp.IT14.01	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Cephalotes</i> sp.IT14.02	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Cephalotes</i> sp.IT14.03	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Crematogaster carinata</i>	0	3	0	43	39	16	53	40	8	4	
<i>Crematogaster curvispinosa</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	1	6	
<i>Crematogaster flavomicrops</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
<i>Crematogaster flavosensitiva</i>	18	5	0	3	0	0	0	9	0	5	
<i>Crematogaster limata</i>	18	6	0	2	0	1	3	12	1	1	
<i>Crematogaster longispina</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Crematogaster</i> nr. <i>sotobosque</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Crematogaster</i> nr. <i>stollii</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Crematogaster snellingi</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	
<i>Crematogaster sotobosque</i>	20	2	16	0	1	20	3	7	1	1	
<i>Crematogaster</i> sp.IT14.01	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Crematogaster</i> sp.SL13.01	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
<i>Crematogaster</i> sp.SL13.02	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Crematogaster stollii</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Crematogaster tenuicula</i>	19	23	3	1	18	140	0	16	4	25	
<i>Cryptomyrmex longinodus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Cyphomyrmex cornutus</i>	2	0	0	1	0	2	0	1	0	2	
<i>Cyphomyrmex peltatus</i>	13	14	2	18	0	29	0	16	8	1	
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	23	8	14	4	9	23	11	8	3	26	
<i>Cyphomyrmex snellingi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Cyphomyrmex</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	
<i>Cyphomyrmex transversus</i>	3	3	0	0	0	0	8	13	0	0	

7. Annexe

	Itoupé			Kaw		Mitaraka		Saül		Trinité	
	400m	600m	800m	TF	BF	TF	BF	TF	BF	TF	
<i>Hylomyrma balzani</i>	11	6	1	6	2	8	3	5	0	0	
<i>Hylomyrma immanis</i>	2	7	21	0	0	19	0	0	0	0	
<i>Hylomyrma longiscapa</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	
<i>Hylomyrma nr. immanis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Hylomyrma reginae</i>	0	3	21	0	0	3	0	0	0	1	
<i>Hylomyrma sagax</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Hylomyrma</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
<i>Hylomyrma</i> sp.MI15.02	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
<i>Hylomyrma</i> sp.MI15.03	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Hylomyrma</i> sp.MI15.04	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Lachnomyrme pilosus</i>	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	
<i>Megalomyrmex cf. drifti</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Megalomyrmex cuatiara</i>	0	0	0	2	0	0	0	1	1	0	
<i>Megalomyrmex drifti</i>	2	0	1	0	0	7	0	0	0	0	
<i>Megalomyrmex emeryi</i>	4	0	2	0	0	7	0	0	0	0	
<i>Megalomyrmex incisus</i>	0	1	1	1	0	3	0	1	0	2	
<i>Megalomyrmex silvestrii</i>	2	3	1	1	0	11	0	3	1	2	
<i>Megalomyrmex</i> sp.IT14.01	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Megalomyrmex</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Megalomyrmex</i> sp.MI15.02	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Monomorium floricola</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
<i>Mycetarotes</i> sp.TR17.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Mycocepurus smithii</i>	0	2	0	1	0	3	0	2	0	0	
<i>Myrmicocrypta</i> sp.A	1	1	0	1	0	1	0	7	0	0	
<i>Myrmicocrypta</i> sp.B	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	
<i>Myrmicocrypta</i> sp.C.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
<i>Myrmicocrypta</i> sp.C.2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	
<i>Myrmicocrypta</i> sp.D	11	2	1	0	0	8	1	6	3	0	
<i>Myrmicocrypta</i> sp.IT14.01	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Myrmicocrypta</i> sp.IT14.02	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Myrmicocrypta</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Myrmicocrypta</i> sp.MI15.02	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Myrmicocrypta</i> sp.MI15.03	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	
<i>Myrmicocrypta</i> sp.TR17.01	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6	
<i>Myrmicocrypta</i> sp.TR17.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Nesomyrmex wilda</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	
<i>Ochetomyrmex neopolitus</i>	19	25	11	12	2	15	0	19	14	14	
<i>Ochetomyrmex semipolitus</i>	9	6	2	0	0	5	1	14	2	7	
<i>Octostruma balzani</i>	17	4	18	26	0	9	0	11	4	4	

7. Annexe

	Itoupé			Kaw	Mitaraka	Saül			Trinité	
	400m	600m	800m	TF	BF	TF	BF	TF	BF	TF
<i>Octostruma betschii</i>	13	17	22	1	0	68	0	13	0	20
<i>Octostruma iheringi</i>	1	0	0	2	0	10	0	6	0	4
<i>Octostruma</i> sp.IT14.01	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Octostruma</i> sp.IT14.02	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Octostruma</i> sp.IT14.03	3	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Octostruma</i> sp.SL13.01	0	0	0	0	0	3	0	1	0	0
<i>Octostruma wheeleri</i>	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oxyepoecus ephippiatus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Pheidole alexeter</i>	0	0	0	0	21	7	25	3	5	3
<i>Pheidole allarmata</i>	22	16	28	5	0	45	0	21	0	1
<i>Pheidole astur</i>	13	7	1	0	1	12	0	19	0	6
<i>Pheidole</i> cf. <i>astur</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Pheidole coffeicola</i>	3	6	6	12	1	26	3	34	0	2
<i>Pheidole diligens</i>	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0
<i>Pheidole dolon</i>	4	6	0	5	1	7	0	3	0	2
<i>Pheidole fallax</i>	1	1	51	1	0	0	1	2	0	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>alexeter</i> sp.A	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>diligens</i> sp.A	1	0	0	0	4	4	2	2	0	4
<i>Pheidole</i> gp. <i>diligens</i> sp.B	0	3	0	0	1	0	1	2	0	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>diligens</i> sp.C.1	1	1	3	0	0	6	0	3	1	2
<i>Pheidole</i> gp. <i>diligens</i> sp.C.2	1	3	2	3	4	16	0	3	0	2
<i>Pheidole</i> gp. <i>diligens</i> sp.C.3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3
<i>Pheidole</i> gp. <i>diligens</i> sp.D	3	5	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>diligens</i> sp.E	5	0	1	0	0	5	0	0	0	2
<i>Pheidole</i> gp. <i>diligens</i> sp.F	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>fallax</i> sp.A.1	0	0	0	0	5	0	13	0	0	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>fallax</i> sp.A.2	0	3	0	1	0	2	0	3	0	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>fallax</i> sp.B	2	0	2	0	0	1	0	3	0	1
<i>Pheidole</i> gp. <i>fallax</i> sp.C	0	0	0	1	0	1	0	0	1	3
<i>Pheidole</i> gp. <i>fallax</i> sp.D	12	16	0	5	0	15	0	11	0	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>fallax</i> sp.F	1	16	6	5	0	18	0	0	0	3
<i>Pheidole</i> gp. <i>fallax</i> sp.G	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>fallax</i> sp.H	6	4	21	1	0	0	0	0	0	2
<i>Pheidole</i> gp. <i>flavens</i> sp.A	3	1	0	13	2	31	1	26	7	8
<i>Pheidole</i> gp. <i>flavens</i> sp.B	55	28	6	0	0	22	1	52	12	7
<i>Pheidole</i> gp. <i>flavens</i> sp.C	0	0	0	7	8	8	0	3	0	0
<i>Pheidole</i> gp. <i>flavens</i> sp.D.1	20	11	2	25	1	24	2	23	2	10
<i>Pheidole</i> gp. <i>flavens</i> sp.D.2	14	11	49	5	34	35	32	3	4	10
<i>Pheidole</i> gp. <i>flavens</i> sp.D.3	28	12	12	9	12	25	14	11	0	4

7. Annexe

	Itoupé			Kaw		Mitaraka		Saül		Trinité	
	400m	600m	800m	TF	BF	TF	BF	TF	BF	TF	
<i>Pheidole</i> gp. <i>flavens</i> sp.D.4	27	16	8	0	4	44	0	0	0	2	
<i>Pheidole</i> gp. <i>flavens</i> sp.D.5	0	3	9	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> sp.A	70	67	59	20	1	110	1	58	9	7	
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> sp.B.1	0	0	1	7	3	0	0	4	0	0	
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> sp.B.2	3	43	15	4	0	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> sp.B.3	0	0	4	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> sp.C	11	20	6	19	7	12	0	9	0	1	
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> sp.D	1	2	0	0	0	1	0	3	0	1	
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> sp.E	0	5	5	1	3	0	0	3	0	0	
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> sp.E.2	0	2	0	0	0	7	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> sp.F	4	1	10	1	0	1	0	4	1	0	
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> sp.G	0	0	0	0	0	1	0	0	0	4	
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> sp.H.1	0	1	2	4	0	0	0	0	0	3	
<i>Pheidole</i> gp. <i>tristis</i> sp.H.2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Pheidole</i> <i>jeannei</i>	1	0	0	4	9	53	0	11	1	23	
<i>Pheidole</i> <i>midas</i>	5	0	0	2	2	20	1	18	0	1	
<i>Pheidole</i> nr. <i>alexeter</i> sp.A	3	4	4	0	0	0	0	2	0	0	
<i>Pheidole</i> nr. <i>alexeter</i> sp.B	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Pheidole</i> nr. <i>alexeter</i> sp.C	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> nr. <i>araneoides</i> sp.A	16	13	1	0	0	31	0	19	0	0	
<i>Pheidole</i> nr. <i>araneoides</i> sp.B	5	4	2	3	1	7	0	2	1	2	
<i>Pheidole</i> nr. <i>araneoides</i> sp.C	0	0	4	0	0	7	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> nr. <i>araneoides</i> sp.D	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> nr. <i>astur</i>	0	0	0	12	0	8	0	0	7	0	
<i>Pheidole</i> nr. <i>astur</i> sp.B	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	
<i>Pheidole</i> nr. <i>astur</i> sp.C	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> nr. <i>coffeicola</i>	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> nr. <i>dolon</i> sp.A	0	0	0	0	0	2	0	12	0	0	
<i>Pheidole</i> nr. <i>dolon</i> sp.B	0	15	1	4	0	11	0	2	0	7	
<i>Pheidole</i> nr. <i>fimbriata</i> sp.A	1	0	0	3	0	0	0	2	0	0	
<i>Pheidole</i> nr. <i>fimbriata</i> sp.B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
<i>Pheidole</i> nr. <i>fimbriata</i> sp.C	4	2	3	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> nr. <i>fimbriata</i> sp.D	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> nr. <i>fimbriata</i> sp.E	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> nr. <i>impressa</i>	1	1	1	1	4	2	29	8	0	0	
<i>Pheidole</i> nr. <i>minax</i>	0	0	0	5	0	0	1	1	1	0	
<i>Pheidole</i> nr. <i>obtusilosa</i> sp.A	0	0	0	0	0	19	0	0	20	30	
<i>Pheidole</i> nr. <i>obtusilosa</i> sp.B	4	0	0	2	0	5	0	8	1	9	
<i>Pheidole</i> nr. <i>scolioceps</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	

7. Annexe

	Itoupé			Kaw		Mitaraka		Saül		Trinité	
	400m	600m	800m	TF	BF	TF	BF	TF	BF	TF	
<i>Pheidole nr. valens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
<i>Pheidole radoszkowskii</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	
<i>Pheidole scolioceps</i>	1	1	0	7	0	14	0	22	0	1	
<i>Pheidole</i> sp.IT14.01	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> sp.IT14.02	3	0	1	0	0	3	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> sp.IT14.03	1	3	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> sp.IT14.04	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> sp.IT14.07	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> sp.IT14.08	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> sp.IT14.09	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> sp.IT14.10	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> sp.IT14.11	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> sp.IT14.12	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> sp.MI15.02	0	0	0	0	2	9	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> sp.MI15.03	0	0	0	0	6	1	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> sp.MI15.04	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> sp.MI15.05	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Pheidole</i> sp.MI15.06	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	
<i>Pheidole valens</i>	0	0	0	0	1	3	0	6	1	1	
<i>Rhopalothrix</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	
<i>Rogeria besucheti</i>	0	0	2	2	0	4	0	1	0	0	
<i>Rogeria</i> cf. <i>germaini</i>	5	0	0	0	0	0	0	0	0	10	
<i>Rogeria germaini</i>	11	0	2	0	0	13	1	4	0	0	
<i>Rogeria lirata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
<i>Rogeria</i> sp.IT14.01	3	0	0	0	0	2	0	0	0	3	
<i>Rogeria</i> sp.IT14.02	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Rogeria</i> sp.IT14.03	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Rogeria</i> sp.IT14.04	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Rogeria</i> sp.IT14.05	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	
<i>Rogeria</i> sp.IT14.06	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Rogeria</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Sericomyrmex</i> sp.A	2	0	0	15	0	1	0	13	6	15	
<i>Sericomyrmex</i> sp.B	0	1	6	4	0	13	0	21	0	0	
<i>Sericomyrmex</i> sp.C	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Sericomyrmex</i> sp.D	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	
<i>Sericomyrmex</i> sp.E	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	
<i>Sericomyrmex</i> sp.F	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	
<i>Sericomyrmex</i> sp.G	0	0	0	0	0	1	0	2	8	0	

7. Annexe

	Itoupé			Kaw		Mitaraka		Saül		Trinité	
	400m	600m	800m	TF	BF	TF	BF	TF	BF	TF	
<i>Sericomyrmex</i> sp.H	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	
<i>Sericomyrmex</i> sp.I	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	
<i>Sericomyrmex</i> sp.IT14.01	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Sericomyrmex</i> sp.IT14.02	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Sericomyrmex</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	
<i>Solenopsis</i> sp.01	11	23	25	7	0	0	0	1	1	0	
<i>Solenopsis</i> sp.02	1	4	2	0	5	7	0	0	0	0	
<i>Solenopsis</i> sp.03	13	38	7	10	4	57	0	19	7	5	
<i>Solenopsis</i> sp.04	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	
<i>Solenopsis</i> sp.05	21	8	28	9	29	90	7	35	11	18	
<i>Solenopsis</i> sp.07	7	2	0	1	0	23	0	0	0	0	
<i>Solenopsis</i> sp.09	4	2	1	1	0	3	0	0	0	0	
<i>Solenopsis</i> sp.11	35	2	26	1	5	27	3	18	4	7	
<i>Solenopsis</i> sp.12	33	3	5	1	0	1	2	10	6	0	
<i>Solenopsis</i> sp.13	47	46	23	7	8	34	1	27	2	3	
<i>Solenopsis</i> sp.14	6	4	19	0	10	1	2	0	0	0	
<i>Solenopsis</i> sp.15	49	74	54	20	13	88	9	55	8	32	
<i>Solenopsis</i> sp.16	7	6	17	1	1	6	0	0	0	0	
<i>Solenopsis</i> sp.17	18	6	1	0	2	34	0	31	8	0	
<i>Solenopsis</i> sp.18	5	1	0	0	0	0	6	2	0	0	
<i>Solenopsis</i> sp.21	22	13	10	10	3	15	2	12	8	6	
<i>Solenopsis</i> sp.23	6	3	4	0	0	8	0	2	1	2	
<i>Solenopsis</i> sp.24	8	6	3	20	3	82	1	20	11	27	
<i>Solenopsis</i> sp.25	4	0	0	1	0	2	0	0	1	0	
<i>Solenopsis</i> sp.28	2	3	0	1	4	6	6	12	2	3	
<i>Solenopsis</i> sp.29	6	4	11	1	0	0	0	6	1	0	
<i>Solenopsis</i> sp.32	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Solenopsis virulens</i>	9	4	11	16	16	3	0	3	0	2	
<i>Strumigenys alberti</i>	2	3	13	0	0	2	1	0	0	0	
<i>Strumigenys auctidens</i>	18	9	3	4	0	20	0	10	3	2	
<i>Strumigenys beebei</i>	5	0	1	3	1	13	0	7	0	1	
<i>Strumigenys borgmeieri</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Strumigenys cf. subdentata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	
<i>Strumigenys cincinnata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Strumigenys cosmostela</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Strumigenys crassicornis</i>	1	0	3	0	0	0	0	3	0	0	
<i>Strumigenys denticulata</i>	56	49	56	46	10	97	12	85	9	38	
<i>Strumigenys depressiceps</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Strumigenys diabola</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

7. Annexe

	Itoupé			Kaw		Mitaraka		Saül		Trinité	
	400m	600m	800m	TF	BF	TF	BF	TF	BF	TF	
<i>Strumigenys dyseides</i>	3	0	4	1	0	2	0	4	0	0	
<i>Strumigenys eggersi</i>	2	1	4	5	1	24	0	1	0	0	
<i>Strumigenys elongata</i>	19	4	16	4	2	33	2	14	1	5	
<i>Strumigenys inusitata</i>	0	0	0	1	0	1	0	3	0	0	
<i>Strumigenys nr. dyseides</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Strumigenys nr. elongata</i> sp.1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Strumigenys nr. elongata</i> sp.2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Strumigenys nr. elongata</i> sp.3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Strumigenys nr. precava</i>	6	2	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Strumigenys nr. schulzi</i>	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Strumigenys perparva</i>	3	4	17	0	0	17	0	0	1	8	
<i>Strumigenys saliens</i>	1	4	7	1	0	0	0	2	0	0	
<i>Strumigenys schulzi</i>	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Strumigenys</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Strumigenys</i> sp.MI15.02	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Strumigenys</i> sp.TR17.02	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
<i>Strumigenys</i> sp.TR17.03	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
<i>Strumigenys trinidadensis</i>	1	0	6	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Strumigenys trudifera</i>	10	2	0	2	0	10	0	4	0	3	
<i>Strumigenys villiersi</i>	1	0	2	0	0	2	0	2	0	0	
<i>Talaridris</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Trachymyrmex cornetzi</i>	2	0	0	0	0	14	0	0	0	0	
<i>Trachymyrmex farinosus</i>	4	3	0	1	0	4	0	3	0	7	
<i>Trachymyrmex nr. farinosus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Trachymyrmex nr. sp.B</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Trachymyrmex nr. sp.C</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Trachymyrmex relictus</i>	0	0	0	0	0	8	0	9	1	7	
<i>Trachymyrmex</i> sp.A	3	3	0	1	0	0	0	2	0	0	
<i>Trachymyrmex</i> sp.B	1	1	0	0	0	8	0	1	3	5	
<i>Trachymyrmex</i> sp.C	0	0	1	8	3	3	1	0	4	2	
<i>Trachymyrmex</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Trachymyrmex wheeleri</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
<i>Tranopelta gilva</i>	1	0	3	0	0	0	0	0	3	1	
<i>Wasmannia auropunctata</i>	15	9	3	0	11	27	8	7	1	1	
<i>Wasmannia iheringi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
<i>Wasmannia lutzi</i>	2	1	0	0	1	1	0	0	0	0	
<i>Wasmannia scrobifera</i>	0	0	0	2	0	1	0	5	1	0	
<i>Wasmannia sigmaidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	

7. Annexe

	Itoupé			Kaw	Mitaraka	Saül		Trinité		
	400m	600m	800m	TF	BF	TF	BF	TF	BF	TF
Ponerinae										
<i>Anochetus bispinosus</i>	2	2	1	3	0	17	0	7	2	7
<i>Anochetus diegensis</i>	0	0	1	5	3	9	0	3	1	0
<i>Anochetus horridus</i>	11	7	6	17	0	19	0	21	1	11
<i>Anochetus inermis</i>	2	2	16	14	0	0	0	16	4	0
<i>Cryptopone holmgreni</i>	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0
<i>Cryptopone</i> sp.IT14.01	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypoponera foreli</i>	13	8	25	7	9	4	2	5	1	3
<i>Hypoponera opacior</i>	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0
<i>Hypoponera</i> sp.02.FGSGt	10	0	5	0	8	28	0	0	0	7
<i>Hypoponera</i> sp.12.FGSGt	14	6	18	17	4	26	2	12	1	7
<i>Hypoponera</i> sp.13.FGSGt	5	5	14	6	0	18	0	0	3	37
<i>Hypoponera</i> sp.A	0	0	0	11	0	0	3	1	0	7
<i>Hypoponera</i> sp.B	3	0	1	2	3	7	2	31	0	3
<i>Hypoponera</i> sp.C	0	0	0	9	0	0	0	13	0	0
<i>Hypoponera</i> sp.D	11	9	2	3	1	18	0	0	0	10
<i>Hypoponera</i> sp.E	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Hypoponera</i> sp.IT14.01	3	4	9	0	1	8	0	0	2	8
<i>Hypoponera</i> sp.IT14.02	8	9	25	0	0	48	0	0	0	3
<i>Hypoponera</i> sp.IT14.03	2	0	2	0	0	5	0	0	0	0
<i>Hypoponera</i> sp.IT14.04	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypoponera</i> sp.IT14.05	9	2	0	0	0	25	0	0	0	0
<i>Hypoponera</i> sp.IT14.06	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypoponera</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0
<i>Hypoponera</i> sp.MI15.02	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0
<i>Hypoponera</i> sp.MI15.03	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Hypoponera</i> sp.MI15.04	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Hypoponera</i> sp.TR17.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Leptogenys gaigei</i>	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptogenys iheringi</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptogenys</i> sp.IT14.01	1	1	2	0	0	3	0	0	0	0
<i>Leptogenys</i> sp.IT14.02	2	0	6	0	1	1	0	0	0	0
<i>Leptogenys</i> sp.IT14.03	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptogenys</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Leptogenys</i> sp.MI15.02	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Leptogenys</i> sp.MI15.03	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Mayaponera constricta</i>	10	4	6	9	6	11	2	10	5	2
<i>Neoponera apicalis</i>	1	5	2	3	0	0	0	0	0	0
<i>Neoponera apicalis</i> morphe II	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0

7. Annexe

	Itoupé			Kaw	Mitaraka	Saül		Trinité		
	400m	600m	800m	TF	BF	TF	BF	TF	BF	TF
<i>Neoponera apicalis</i> morphe IV	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Neoponera commutata</i>	0	3	1	0	0	4	0	0	0	0
<i>Neoponera crenata</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neoponera foetida</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neoponera laevigata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Neoponera oberthueri</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Neoponera procidua</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Neoponera</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Neoponera verenae</i>	3	5	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Neoponera verenae</i> morphe I	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Odontomachus biumbonatus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Odontomachus caelatus</i>	2	2	0	0	0	3	0	0	0	0
<i>Odontomachus chelifer</i>	5	10	10	0	0	4	0	2	0	0
<i>Odontomachus haematodus</i>	1	5	0	0	6	1	10	2	1	0
<i>Odontomachus laticeps</i>	1	1	0	0	3	6	0	0	0	0
<i>Odontomachus meinerti</i>	11	10	14	7	1	10	1	13	0	2
<i>Odontomachus scalptus</i>	5	0	5	2	8	5	0	4	0	2
<i>Odontomachus</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Odontomachus</i> sp.TR17.01	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Pachycondyla crassinoda</i>	5	10	0	8	0	6	0	9	0	1
<i>Pachycondyla harpax</i>	24	25	17	0	8	40	7	12	1	3
<i>Pachycondyla</i> nr. <i>harpax</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Pachycondyla</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Pachycondyla</i> sp.MI15.02	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Pachycondyla</i> sp.SL13.07	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Pachycondyla striata</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Pachycondyla striata</i> forme I	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0
<i>Pachycondyla striata</i> forme II	1	0	0	0	0	4	0	1	0	0
<i>Platythyrea pilosula</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudoponera stigma</i>	0	4	2	4	0	7	1	4	0	1
<i>Pseudoponera succedanea</i>	0	0	6	0	0	0	0	1	0	0
<i>Rasopone arhuaca</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2
<i>Rasopone ferruginea</i>	0	0	3	1	0	2	0	0	0	0
<i>Simopelta laticeps</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Thaumatomyrmex soesilae</i>	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Thaumatomyrmex</i> sp.TR17.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Proceratiinae										
<i>Discothyrea denticulata</i>	1	0	0	1	0	0	0	4	0	0
<i>Discothyrea sexarticulata</i>	11	2	8	4	0	4	0	4	0	2

7. Annexe

	Itoupé			Kaw	Mitaraka	Saül		Trinité		
	400m	600m	800m	TF	BF	TF	BF	TF	BF	TF
Pseudomyrmecinae										
<i>Pseudomyrmex</i> sp. gp. <i>pallidus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudomyrmex</i> sp.MI15.01	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Pseudomyrmex</i> sp.MI15.02	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Pseudomyrmex tenuis</i>	3	3	0	2	0	2	0	1	0	0

