

**UNIVERSITÉ DU QUÉBEC**

**COLONISATION ET DISPERSION DES FOURMIS DANS LES DÉBRIS  
LIGNEUX APRÈS FEU DANS LE NORD DE LA FORÊT BORÉALE DU  
QUÉBEC**

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

comme exigence partielle du programme de maîtrise en

Gestion de la faune et de ses habitats

PAR

**PHILIPPE BOUCHER**

AVRIL 2007

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

## REMERCIEMENTS

L'accomplissement d'un tel exercice ne peut se faire sans l'appui, les encouragements et l'ouverture de plusieurs personnes. Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de recherche, M. Luc Sirois, qui a toujours eu l'esprit très ouvert pendant tout mon projet. Je ne pouvais espérer davantage de confiance et de soutien de sa part. Je tiens également à remercier mon co-directeur, M. Christian Hébert, de même que M. André Francoeur pour leur contribution à mes travaux et leur inspiration dans le domaine de l'entomologie au Québec. Un merci spécial à Mme France Dufresne pour m'avoir grand ouvert son laboratoire de génétique. Merci à Yan Boulanger, Dave Johnson, Benoit Couture, Delphine Ditlecadet, Sophie Breton, Alain Caron, Marie-Andrée Leblanc et Anne Collion pour leurs bons conseils, les conversations stimulantes et leur aide dans la réalisation de mon projet. Merci à mes parents pour leurs encouragements et leur fierté ! Enfin, je n'aurais jamais pu imaginer être en train de terminer ceci sans toi ma blonde. Merci de croire en moi et de m'appuyer plus que tout autre.

## RÉSUMÉ

En forêt boréale, les feux sont d'importantes perturbations naturelles qui induisent de grandes modifications dans les communautés animales et végétales établies dans les territoires affectés. Les incendies transforment les arbres vivants en une nécromasse ligneuse considérable qui joue plusieurs rôles écologiques dont l'un des principaux est de servir d'abri pour une grande variété d'organismes. Dans plusieurs habitats, les fourmis sont d'importantes colonisatrices des débris ligneux et, par cette ubiquité, elles pourraient influencer positivement le processus de décomposition des débris ligneux.

Le premier objectif du mémoire est d'effectuer une première caractérisation fine des patrons de colonisation des débris ligneux par les fourmis à l'intérieur d'une longue chronoséquence de feux (62 ans). La présente étude a mis en évidence que les débris ligneux constituent d'importants sites de nidification pour les fourmis. Ces dernières colonisent rapidement les débris introduits à la suite d'incendie et persistent à l'intérieur de ces structures pendant au moins 60 ans après les feux. Huit espèces ont été retrouvées à l'intérieur des débris et parmi celles-ci, deux sont dominantes soit *Leptothorax* cf. *canadensis* et *Myrmica* *alaskensis*. Les débris ligneux ont 35 fois plus de chance d'être colonisés par les fourmis s'ils sont sous la forme de bille au sol. Il existerait une interaction positive entre *L.* cf. *canadensis* et les galeries du longicorne noire (*Monochamus scutellatus*). En effet, les galeries creusées par ces derniers en début de succession faciliteraient la colonisation subséquente des débris ligneux par cette petite fourmi. Les nids de la majorité des espèces se retrouvent principalement dans l'aubier et/ou le cœur et le volume occupé dans le débris varie grandement entre les espèces. La colonisation du bois mort par les fourmis modifie le ratio C : N en important de l'azote. Il pourrait s'agir d'une importation directe due aux déjections des fourmis ou indirecte en inoculant des souches fongiques qui fixeraient l'azote atmosphérique. Ces résultats sont particulièrement intéressants pour l'établissement du rôle des fourmis dans la décomposition du bois après feu.

Le second objectif consiste à caractériser la structure génétique d'une espèce de fourmi de la région, *L.* cf. *canadensis*, afin de déterminer quelles sont les stratégies de dispersion d'un insecte social dans un milieu hautement influencé par les feux de forêt. La structure génétique des populations de *L.* cf. *canadensis* est affectée par le caractère hautement dynamique des incendies dans ce secteur de la forêt boréale. Un excès d'hétérozygotes a été détecté dans chacune des sous-populations à l'intérieur des feux. Quatre facteurs principaux pourraient expliquer cet excès, soient des goulots d'étranglement génétique récents, un système de détermination du sexe favorisant l'hétérogamie, une migration importante entre les sites de même qu'une dispersion biaisée entre les femelles et les mâles. Dans l'ensemble, la différenciation génétique entre les sous-populations est modérée et il n'existe pas de relation entre la distance génétique et la distance géographique. La partition de la variation génétique indique que les sous-populations d'un même feu sont génétiquement plus différenciées que les populations entre les feux. Ainsi, dans un milieu instable comme la forêt boréale, modelée par les incendies, la structure génétique d'une population serait davantage déterminée par la migration plutôt que par les processus post-colonisations comme la dérive génique et les mutations. Ceci a pour effet de créer une mosaïque de populations à l'intérieur des peuplements brûlés et de maintenir un état de déséquilibre génétique au sein de la population ainsi qu'à l'intérieur des différentes sous-populations.

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	ii
RÉSUMÉ .....	iii
TABLE DES MATIÈRES .....	iv
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
LISTE DES FIGURES.....	vii
INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
Objectifs.....	5
PATRONS DE COLONISATION DES DÉBRIS LIGNEUX APRÈS FEU PAR LES FOURMIS EN FORÊT BORÉALE .....	6
Résumé.....	6
Introduction.....	7
Matériel et méthodes.....	10
<i>Région étudiée</i> .....	10
<i>Sélection des sites</i> .....	11
<i>Méthode</i> .....	12
<i>Traitement statistique des données</i> .....	14
Résultats .....	17
Discussion .....	20
<i>Faune myrmécologique</i> .....	20
<i>Impact direct du feu</i> .....	21
<i>Facteurs influençant la colonisation</i> .....	23
<i>Les débris ligneux comme sites de nidification</i> .....	24

<i>Impact de la colonisation sur le ratio C : N</i> .....	28
Références bibliographiques .....	41
STRATÉGIES DE DISPERSION DE <i>Leptothorax cf. canadensis</i> (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) DANS UNE FORÊT BORÉALE NORDIQUE FRÉQUEMMENT INCENDIÉE .....	51
Résumé.....	51
Introduction.....	52
Matériel et Méthodes.....	55
<i>Région étudiée</i> .....	55
<i>Sélection des sites et échantillonnage</i> .....	56
<i>Analyses génétiques</i> .....	56
Résultats .....	59
Discussion .....	62
<i>Excès d'hétérozygotes</i> .....	62
<i>Stratégie de dispersion</i> .....	66
Références bibliographiques .....	73
CONCLUSIONS GÉNÉRALES .....	80
Colonisation des débris ligneux par les Formicidae en forêt boréale .....	80
Stratégies de dispersion et de colonisation de <i>Leptothorax cf. canadensis</i> .....	81
Ouverture et perspectives de recherche.....	82
BIBLIOGRAPHIE .....	84

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Classes de décomposition des débris ligneux. Modifié de Stevens (1997).....	30
Tableau 2. Variables du modèle de la régression logistique prédisant l'occurrence de colonisation des débris ligneux par les fourmis ( $dl = 1$ ).....	34
Tableau 3. Coefficients canoniques ( $R$ ) de la relation espèces - caractéristiques des débris ligneux déterminés à partir de l'analyse de redondance. Les valeurs propres ( $\lambda$ ) indiquent la variance additionnelle expliquée par chaque variable. Une valeur négative du coefficient canonique reflète la direction du gradient dans l'ordination de la RDA. ....	36
Tableau 4. Variation des six locus microsattellites chez <i>Leptothorax</i> cf. <i>canadensis</i> (n = 62 nids, 494 individus). ....	69
Tableau 5. Taille des échantillons (huit ouvrières par colonie), variation génétique moyenne pour tous les locus ainsi que l'estimation du taux d'apparentement ( $R$ ) et du coefficient de consanguinité ( $F_{IS}$ ). ....	70
Tableau 6. Estimation du taux de migration $Nm$ (au dessus de la diagonale) et du $F_{ST}$ (en dessous de la diagonale) entre les paires de sous-populations. Tous les $F_{ST}$ sont significatifs ( $p < 0,001$ ; 1 023 permutations). ....	71
Tableau 7. Résultats de l'analyse de variance moléculaire pour l'ensemble des sous-populations de l'aire d'étude.....	72

## LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Localisation de l'aire d'étude et dates de feux des différents sites étudiés..... 31
- Figure 2. Abondance des nids de chacune des espèces de fourmis récoltées en juin 2003 dans 10 peuplements incendiés et deux peuplements témoins..... 32
- Figure 3. Abondance moyenne ( $\pm$  ES) des débris ligneux, des débris colonisés et des nids retrouvés dans les 10 peuplements incendiés et les deux peuplements témoins échantillonnés en juin 2003..... 33
- Figure 4. Ordination de l'analyse de redondance illustrant les relations entre les caractéristiques des débris ligneux et la distribution des espèces de fourmis (a) et les stations d'échantillonnage (b). Les caractéristiques des débris sont : Longueur, la longueur moyenne; Diamètre, le diamètre moyen; Chicot, l'abondance de chicots; DF, l'abondance des débris dans la classe faiblement décomposée; DM, l'abondance des débris dans la classe moyennement décomposée; DA, l'abondance des débris dans la classe de décomposition avancée; Écorce, le % moyen de recouvrement en écorce; Contact, le contact moyen au sol; Mousse, le couvert moyen en mousse/lichens; Longicornes, l'abondance moyenne de trous de longicornes..... 35
- Figure 5. Volume moyen des nids des différentes espèces de fourmis à l'intérieur des débris ligneux échantillonnés en juin 2003..... 37
- Figure 6. Localisation des nids des différentes espèces de fourmis dans les débris ligneux échantillonnés en juin 2003..... 38
- Figure 7. Comparaison du ratio C : N (moyenne  $\pm$  ES) entre les débris ligneux colonisés par les fourmis et les débris non colonisés (a) ainsi qu'entre l'intérieur du nid et l'extérieur du nid (b). Les débris ont été récoltés dans les six peuplements incendiés et les deux

peuplements témoins échantillonnés en juin 2003. Les (\*) indiquent les différences significatives ( $p < 0,05$ ; test de  $T$  de Wilcoxon)..... 39

Figure 8. Comparaison de la concentration moyenne en azote ( $\pm$  ES) entre les débris ligneux colonisés par les fourmis et les débris non colonisés (a) ainsi qu'entre l'intérieur du nid et l'extérieur du nid (b). Les débris ont été récoltés dans les six peuplements incendiés et les deux peuplements témoins échantillonnés en juin 2003. Les (\*) indiquent une différence significative ( $p < 0,05$ ; test de  $T$  de Wilcoxon)..... 40

Figure 9. Localisation de l'aire d'étude..... 68

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

La forêt boréale est l'une des deux plus grandes ceintures forestières mondiales. Cette bande circumpolaire est composée d'un mélange de conifères et de feuillus qui couvre de 11 à 17% de l'ensemble du territoire continental, soit une superficie d'environ 14,7 millions de km<sup>2</sup> (Bonan et Shugart 1989; Bourgeau-Chavez *et al.* 2000). Les feux de forêt sont les principales perturbations naturelles de l'écosystème forestier boréal et ce, depuis plusieurs milliers d'années (Rowe et Scotter 1973). Ces événements stochastiques affectent la structure des populations animales et végétales en créant de nouveaux habitats propices à la colonisation par certaines espèces (Bourgeau-Chavez *et al.* 2000). Ils jouent également un rôle majeur dans le renouvellement des nutriments séquestrés dans la matière organique.

Les feux sont capables de créer en une seule occasion davantage de débris ligneux que l'apport constant se produisant entre deux perturbations (Harmon *et al.* 1986; Siitonen 2001). Les débris ligneux sont des éléments essentiels pour le fonctionnement et la biodiversité des écosystèmes forestiers. Ces débris servent d'habitat pour une grande variété d'organismes tels les plantes supérieures (Lampainen *et al.* 2004; Mori *et al.* 2004), les vertébrés (Butts et McComb 2000; Ecke *et al.* 2001; McKenny *et al.* 2006) de même qu'une multitude d'invertébrés (Boulanger 2004; Grove 2002; Hammond *et al.* 2004). Les débris ligneux contribuent également à la dynamique des nutriments. Puisqu'ils se décomposent très lentement ( $k = 0,019-0,021$  pour les billes au sol en forêt boréale (Boulanger et Sirois 2006)), ils sont considérés comme une source à long terme de

nutriments (Harmon *et al.* 1986). Les insectes et autres arthropodes qui colonisent le bois mort participent au recyclage des éléments (N, P, K, etc.) et du carbone séquestrés pendant la croissance des arbres (Ausmus 1977; Siitonen 2001). En consommant ou en habitant dans les débris ligneux, ces organismes fragmentent et/ou transforment directement la matière ligneuse. Ils peuvent également servir de vecteurs passifs ou actifs à des champignons qui à leur tour interviendront dans le processus de décomposition du bois (Harmon *et al.* 1986).

Les Formicidae sont un groupe majeur d'insectes dans les écosystèmes terrestres. Ce taxon se retrouve sur tous les continents à l'exception de l'Antarctique et les fourmis sont rencontrées jusqu'à la limite des arbres au nord (Francoeur 1983; Hölldobler et Wilson 1990). Ces organismes sont considérés comme des architectes écosystémiques puisqu'ils interviennent à plusieurs niveaux au sein d'une communauté (Folgarait 1998). Par exemple, elles sont les principales prédatrices des arthropodes dans certains écosystèmes forestiers où elles auraient un impact majeur sur la structure des communautés (Hölldobler et Wilson 1990). D'autre part, à bien des endroits, elles surclasseraient les vers de terre comme agent de pédoturbation (Nkem *et al.* 2000) et modifieraient ainsi les propriétés physiques et chimiques des sols (Lafleur *et al.* 2002). En considérant l'impact majeur que peuvent avoir ces organismes dans les écosystèmes, il est étonnant que très peu d'études n'aient été entreprises pour qualifier et quantifier le rôle de la colonisation des fourmis dans la dégradation des débris ligneux.

La colonisation des débris ligneux par les fourmis dépend à la fois de caractéristiques propres à l'habitat (peuplement brûlé et débris ligneux), mais également des qualités intrinsèques de l'espèce colonisatrice. Tout d'abord, la distance de l'habitat nouvellement créé par rapport à une population source ainsi que la superficie de l'habitat peuvent avoir des impacts sur des paramètres démographiques comme la densité (Hanski 1999; MacArthur et Wilson 1967). Dans un milieu avec des feux d'âges différents, le temps depuis l'incendie peut également influencer certains paramètres. Par exemple, un peuplement brûlé récemment peut favoriser les espèces opportunistes capables de coloniser rapidement de nouveaux habitats, tandis qu'un territoire disponible depuis plusieurs années peut avantager les espèces compétitives capables de déplacer les espèces pionnières (Punntila et Haila 1996; Punntila *et al.* 1996; Vepsäläinen et Pisarski 1982). La qualité des sites de nidification, c'est-à-dire les débris ligneux, peut également être un facteur déterminant dans la colonisation d'un nouvel habitat. Le débris ligneux que sélectionne une reine ou une colonie pour s'établir doit présenter des conditions spatiales, thermiques et d'humidités adéquates pour l'élevage du couvain en plus d'offrir une protection contre les prédateurs et compétiteurs (Dornhaus *et al.* 2004; Passera et Aron 2005).

La colonisation d'un nouvel habitat dépend également des caractéristiques biologiques de l'espèce considérée. Par exemple, certaines espèces sont fidèles à des sites de nidification particuliers (Bourke et Franks 1995). Les stratégies de dispersion peuvent être fort différentes entre les espèces et même entre les populations d'une même espèce (McPeck et Holt 1992). La dispersion est directement liée à certaines caractéristiques de la

dynamique des populations comme la régulation de la densité et les habiletés de colonisation (Begon *et al.* 1996). L'étude de la dispersion des insectes sociaux comme les fourmis à l'intérieur d'un habitat donné ne peut être fait avec les techniques conventionnelles comme la capture-marquage-recapture. Cependant, le développement de techniques moléculaires (allozymes, microsatellites, séquençage, etc.) a permis des percées majeures dans la compréhension de la dispersion de plusieurs organismes, dont les insectes sociaux. Ces études ont comme prémisse de base que la dispersion résulte généralement en un flux génique, c'est-à-dire, le mouvement et l'intégration de gènes d'une population à une autre (Hartl et Clark 1997). Le flux génique détermine la structure génétique des populations et celle-ci se reflétera dans la distribution spatiale des signatures génétiques des différentes colonies (Frankham *et al.* 2002; Hartl et Clark 1997). Les stratégies de dispersion d'un organisme peuvent être inférées à partir d'une analyse détaillée de la structure génétique (Bohonak 1999). Le comportement social chez les fourmis influence la structure génétique à plusieurs niveaux. Par exemple, la variabilité du nombre de reines au sein d'une colonie est un caractère plastique qui affecte les mécanismes de partage de la reproduction à l'intérieur d'une colonie (Herbers 1986a; Herbers 1986b), la capacité d'une colonie à habiter plusieurs sites de nidification (polydômie ou polycalie) et les stratégies de dispersion (Bourke et Franks 1995; Pamilo *et al.* 1997; Ross 2001). Le comportement social et les mécanismes coloniaux de dispersion qui en découlent sont grandement affectés par des paramètres de l'environnement comme la disponibilité de sites de nidification et l'hétérogénéité de l'habitat (Bourke et Heinze 1994; Foitzik *et al.* 2004; Herbers 1986a).

## Objectifs

La présente étude poursuit deux objectifs principaux. Le premier objectif est d'effectuer une caractérisation fine des patrons de colonisation des débris ligneux par les fourmis à l'intérieur d'une longue chronoséquence de feux (2002, 2001, 1998, 1996, 1989, 1988, 1973a, 1973b, 1941a et 1941b). Dans cette partie de l'étude, les caractéristiques des débris ligneux colonisés par les fourmis seront identifiées et l'impact de la colonisation par les fourmis sur la dynamique de l'azote et du carbone à l'intérieur des débris ligneux sera évalué.

Le second objectif est de caractériser la structure génétique de *Leptothorax* cf. *canadensis*, pour comprendre ses stratégies de dispersion sous un régime de feux fréquents (100 ans). Cette espèce est la plus commune de la forêt boréale dans l'est de l'Amérique du Nord. Les colonies peuvent dépasser la centaine d'individus (Francoeur 1983). Comme cette fourmi colonise majoritairement les débris ligneux en forêt boréale et que les nids sont complètement détruits par les feux (voir chapitre 1), l'étude de sa structure génétique permettra de comprendre quelles sont les stratégies de dispersion et d'occupation du territoire à la suite d'un incendie. Il sera ainsi possible d'évaluer l'impact d'un environnement grandement perturbé sur la génétique des populations d'un insecte social.

## CHAPITRE PREMIER

# PATRONS DE COLONISATION DES DÉBRIS LIGNEUX APRÈS FEU PAR LES FOURMIS EN FORÊT BORÉALE

BOUCHER, Philippe<sup>1</sup>; SIROIS, Luc<sup>1</sup>; HÉBERT, Christian<sup>2</sup>

[1] Université du Québec à Rimouski, Centre d'études nordiques,  
Département de Biologie, Chimie et Géographie 300 Allée des Ursulines,  
Rimouski, QC, Canada G5L 3A1

[2] Service canadien des forêts, Centre de foresterie des Laurentides  
1055, rue du P.E.P.S., C.P.10380, Québec, QC, Canada, G1V 4C7

### Résumé

En forêt boréale, les feux sont d'importantes perturbations naturelles qui induisent de grandes modifications dans les communautés animales et végétales établies dans les territoires affectés. Les incendies transforment les arbres vivants en une nécromasse ligneuse considérable qui joue plusieurs rôles écologiques dont l'un des principaux est de servir d'abri pour une grande variété d'organismes. L'objectif de la présente étude était de caractériser les patrons d'utilisation des débris ligneux par les Formicidae après incendie dans le nord-ouest de la forêt boréale du Québec. L'échantillonnage direct de colonies à l'intérieur de sites brûlés représentant une chronoséquence de 62 ans a permis de constater que huit espèces de fourmis utilisent les débris ligneux comme sites de nidification. L'occurrence des nids augmente constamment dans les 30 premières années suivant le feu et diminue par la suite pour atteindre un minimum dans les parcelles de feu de 62 ans. La colonisation des nouveaux habitats créés par les feux serait reliée au besoin spécifique en sites de nidification. Les débris ligneux ont 35 fois plus de chance d'être colonisés par les fourmis s'ils sont sous la forme de billes au sol. De plus, il existerait une interaction positive entre *Leptothorax* cf. *canadensis* et les longicornes. En effet, les galeries creusées par ces derniers en début de succession faciliteraient la colonisation subséquente des débris ligneux par cette petite fourmi. Les nids de la majorité des espèces se retrouvent principalement dans l'aubier et/ou le cœur et le volume occupé dans le débris varie grandement entre les espèces. La colonisation du bois mort par les fourmis modifie le ratio C : N en important de l'azote. Il pourrait s'agir d'une importation directe due aux déjections des fourmis. Ces résultats sont particulièrement intéressants pour comprendre le rôle des fourmis dans la décomposition du bois après feu. Une meilleure compréhension de ce processus raffinerait les connaissances sur le cycle du carbone dans la seconde plus grande ceinture forestière mondiale.

## Introduction

Les débris ligneux, sous la forme de chicots, de billes au sol, de racines, de branches ou encore de brindilles, sont des éléments essentiels pour le fonctionnement et la biodiversité des écosystèmes forestiers. Ces débris structurent les écosystèmes forestiers en servant d'habitat et de nourriture pour une grande variété d'organismes autotrophes et hétérotrophes (Freedman *et al.* 1996; Harmon *et al.* 1986) tels que les mousses, hépatiques et lichens (Botting et Fredeen 2006), les champignons (Boulet 2003), les plantes supérieures (Lampainen *et al.* 2004; Mori *et al.* 2004), les vertébrés (Butts et McComb 2000; Ecke *et al.* 2001; McKenny *et al.* 2006) de même qu'une multitude d'invertébrés (Boulanger 2004; Grove 2002; Hammond *et al.* 2004). Les débris ligneux contribuent également à la dynamique des nutriments comme l'azote, le carbone, le phosphore, le calcium et bien d'autres éléments du sol forestier (Ausmus 1977; Harmon *et al.* 1994; Swift 1977). Puisque les débris ligneux se décomposent très lentement en forêt boréale ( $k = 0,019-0,021$ ) (Boulanger et Sirois 2006), ils sont considérés comme une source à long terme de nutriments (Harmon *et al.* 1986).

La décomposition des débris ligneux est influencée par les invertébrés saproxyliques (Ausmus 1977; Siitonen 2001), définis comme toutes les espèces qui dépendent d'arbres morts ou moribonds, d'un champignon ou d'une autre espèce saproxylique et ce, pendant au moins une partie de leur cycle vital (Speight 1989). Les insectes et autres arthropodes accélèrent la décomposition en fragmentant les débris ligneux, ce qui augmente la surface

permettant la colonisation pour les microorganismes et champignons (Harmon *et al.* 1986; Seastedt 1984). Une grande diversité d'insectes xylophages consomme directement le bois sur les arbres morts récemment ou moribonds (Coulson et Witter 1984). En consommant la matrice ligneuse, certains insectes xylophages créent également des microhabitats à l'intérieur des débris susceptibles de faciliter leur colonisation plus tard dans la succession (Bruno *et al.* 2003). Plusieurs espèces saproxyliques transportent des champignons qui sont inoculés au moment de l'attaque et qui serviront de nourriture pour les larves en développement (Paine *et al.* 1997). Enfin, certains insectes servent de vecteurs passifs à la transmission des souches fongiques saprophytes (Guidot *et al.* 2003). Ainsi, en fragmentant la matrice ligneuse et en inoculant des champignons, les insectes saproxyliques influencent les patrons de décomposition des débris ligneux et favorisent le cyclage des nutriments (Ausmus 1977; Schowalter 2000; Zhong et Schowalter 1989).

Il existe encore très peu d'informations sur les taxons qui utilisent les débris ligneux sans en dépendre. Étonnamment, peu d'études ont investigué comment les propriétés des débris ligneux influencent les assemblages de Formicidae nichant dans le bois mort (Lindgren et MacIsaac 2002; Torgensen et Bull 1995). À l'inverse, leur rôle dans le processus de décomposition du bois n'a encore jamais fait l'objet d'étude spécifique. Pourtant, la faune myrmécologique est une composante importante de pratiquement tous les écosystèmes terrestres, à l'exception près de l'Antarctique et des territoires nordiques situés au-delà de la limite des arbres (Francoeur 1983). Les fourmis constituent une grande part de la biomasse animale de plusieurs écosystèmes. Par exemple, elles représenteraient près du

tiers de la biomasse animale de la forêt tropicale humide amazonienne (Hölldobler et Wilson 1990). De plus, les fourmis affectent positivement les propriétés physiques et chimiques du sol, la répartition des végétaux et des animaux ainsi que la santé des écosystèmes forestiers (Agosti 2000; Hölldobler et Wilson 1990; Wheeler 1910; Wilson 1971); elles sont à ce titre qualifiées d'architecte écosystémique (Folgarait 1998).

La qualité et la quantité de débris ligneux dans les écosystèmes forestiers dépendent des processus qui en sont à l'origine. Par exemple, la mortalité des arbres peut varier de la sénescence graduelle d'un seul individu (Rouvinen et Kuuluvainen 2001) à la mortalité de masse à la suite d'un feu de forêt (Payette 1992). Dans la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord, les perturbations de grande ampleur, surtout les feux, sont les principales sources de débris ligneux à l'échelle du peuplement (Pedlar *et al.* 2002). Les incendies sont des événements ponctuels capables de transformer en une seule occasion l'ensemble des tiges vivantes en plus de débris ligneux que l'apport constant se produisant entre deux perturbations (Harmon *et al.* 1986; Tinker et Knight 2000). En détruisant le peuplement, les feux créent de nouveaux habitats libres de compétition pour une grande variété d'insectes forestiers. La succession des insectes saproxyliques dans les débris ligneux est un phénomène relativement bien décrit (Boulanger 2004; Grove 2002; Siitonen 2001). La colonisation initiale par les xylophages comme les longicornes est l'étape la mieux décrite dans la succession des saproxyliques (ex. Saint-Germain *et al.* 2004). Les longicornes colonisent rapidement les chicots après les incendies et consomment la matrice ligneuse en laissant derrière eux des galeries pouvant servir de sites de nidification aux

Formicidae. Plusieurs observations révèlent qu'il pourrait s'agir d'une porte d'entrée pour la colonisation par les fourmis (Passera et Aron 2005), mais aucune étude n'a jusqu'à maintenant établi clairement la relation existant entre la présence de galeries de longicornes et la colonisation des débris ligneux par les fourmis. En modifiant ainsi la structure physique des débris ligneux, il est possible que les longicornes facilitent la colonisation du bois mort par les fourmis (Bruno *et al.* 2003).

Les objectifs de la présente étude étaient de : (1) caractériser la colonisation des débris ligneux par les fourmis à l'intérieur de sites représentant une chronoséquence après des feux survenus en 2002, 2001, 1998, 1996, 1989, 1988, 1973a, 1973b, 1941a ou 1941b; (2) identifier les caractéristiques des débris ligneux qui sont utilisés comme site de nidification par les fourmis. Le dernier objectif (3) est d'évaluer l'impact de la colonisation par les fourmis sur la dynamique de l'azote et du carbone à l'intérieur des débris ligneux.

## **Matériel et méthodes**

### *Région étudiée*

La région étudiée se situe dans les basses terres de la Baie James à l'intérieur d'un rayon de 100 km autour de la ville de Radisson (53°79' N, 77°62' W) (figure 1). Il s'agit d'une plaine vallonnée et de faible altitude (100-200m) au cœur de la formation rocheuse du Bouclier canadien dont les principaux dépôts de surface sont des tills d'ablation et des sables fluvio-glaciaires (Stockwell *et al.* 1968). Le climat y est de type sub-arctique avec

des étés courts et chauds suivi par des hivers froids et longs. La température annuelle moyenne est de -3,6 °C, avec un maximum moyen en juillet de 13°C et un minimum moyen en janvier de -23°C. Les précipitations annuelles moyennes sont de 684 mm dont 246 mm d'équivalent d'eau tombe sous forme de neige (Environnement Canada 2003). Le milieu forestier est principalement composé d'Épinette noire (*Picea mariana* [Mill]. BSP.) qui se rencontre autant dans les milieux mal drainés que dans les milieux xériques où elle peut côtoyer la seconde espèce en importance de la région, le Pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.). Le Mélèze laricin (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch) peut être abondant localement tandis que le Sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), le Peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michaux) et le Peuplier baumier (*Populus balsamifera* L.) sont des espèces occasionnelles. Le sous-bois forestier est principalement composé d'éricacées et le sol est recouvert de lichens du genre *Cladina* ou de mousses pleurocarpes. Les feux sont la principale perturbation naturelle et ont une récurrence moyenne de 100 ans (Parisien et Sirois 2003).

### *Sélection des sites*

L'échantillonnage a été réalisé au mois de juin 2003 à l'intérieur de 10 peuplements d'Épinettes noires ayant brûlés en 2002, 2001, 1998, 1996, 1989, 1988, 1973a, 1973b, 1941a ou 1941b. Deux sites témoins n'ayant pas brûlé depuis plus de 200 ans ont également été échantillonnés. Les feux ont été localisés à partir de cartes produites par la *Société de Protection des Forêts contre le Feu* (SOPFEU) ou à partir d'études

dendrochronologiques de cicatrices de feux (Sirois et Arseneault, données inédites). Afin d'assurer une certaine uniformité entre les peuplements, les sites sélectionnés devaient être d'anciennes pessières à lichen avant l'incendie se trouvant en milieu bien drainé.

### *Méthode*

Quatre placettes échantillons de 100 m<sup>2</sup> ont été disposées à au moins 50 m de distance à l'intérieur de chacun des sites. Cette surface est jugée optimale pour l'évaluation du niveau d'occupation des fourmis dans un biotope donné (Francoeur et Pépin 1975). Dans chacune des placettes, tous les débris ligneux, y compris ceux qui étaient présents avant le feu, ont été dénombrés et soigneusement examinés afin d'y déceler la présence de nids de fourmis. Dans la présente étude, un nid se définit comme un groupe d'ouvrières, avec ou sans reine(s), s'occupant d'un couvain. En effet, comme plusieurs espèces sont susceptibles de former des colonies polydômes (Bourke et Franks 1995; Crozier et Pamilo 1996), il n'apparaît pas nécessaire de retrouver une ou plusieurs reines dans un nid. Pour chacun des débris ligneux servant de site de nidification à une ou plusieurs colonies, les 12 variables suivantes ont été déterminées : l'espèce d'arbre, le nombre de trous de longicorne (Coleoptera, Cerambycidae), la position (couché ou debout), le diamètre de la souche (cm), la longueur (hauteur) du débris ligneux (cm), le recouvrement d'écorce (%), la classe d'abondance de carpophores, la longueur maximale des ramilles (cm), le contact avec le sol (%), le recouvrement par la mousse et/ou les lichens (%), l'enfouissement dans le sol (%), la classe de décomposition (tableau 1). Au moins une vingtaine de spécimens de chaque

colonie ont été récoltés à l'aide d'un aspirateur et conservés dans de l'éthanol 95% jusqu'à ce qu'ils soient identifiés à l'espèce en laboratoire. Les dimensions du nid à l'intérieur du débris ont été consignées de même que le type d'utilisation, à savoir si les fourmis utilisaient l'espace entre le sol et le débris, l'espace entre l'écorce et le bois ou l'intérieur du bois. Dans ce dernier cas, il a été noté si les fourmis utilisaient davantage la périphérie ou le centre du débris. Les dimensions des colonies ont été transposées en volume ( $V_{\text{cylindre}} = \pi r^2 h$ ) de bois utilisé afin de faciliter la comparaison entre espèces (Foitzik et Heinze 1998). Des spécimens de chacune des espèces ont été épinglés et sont conservés à l'Université du Québec à Rimouski.

Afin de décrire les caractéristiques des débris ligneux non-colonisés par les fourmis, entre 5 et 10 de ces débris ont été sélectionnés aléatoirement dans chaque placette et décrits à l'aide des mêmes variables mentionnées plus haut. Dans les placettes où il y avait moins de cinq débris non colonisés, ils furent tous décrits.

Dans chacune des placettes des feux de 1989, 1988, 1973a, 1973b, 1941a, 1941b ainsi que dans les deux sites témoins, deux échantillons de bois ont été récoltés afin d'estimer la quantité de carbone, d'azote ainsi que le taux d'humidité. Ces peuplements ont été sélectionnés parce qu'il y avait au moins une colonie de fourmis dans chacune des placettes, permettant ainsi la comparaison des débris colonisés et non-colonisés. Un des échantillons de bois a été choisi aléatoirement parmi les débris colonisés tandis que l'autre a été choisi aléatoirement parmi les débris non-colonisés ayant été caractérisés. Ces

échantillons ont été placés dans un sac de plastique hermétique afin d'éviter la dessiccation et entreposés à  $-20^{\circ}\text{C}$  pour empêcher la dégradation par les champignons et les bactéries. En laboratoire, les échantillons ont été pesés puis séchés dans un four à  $70^{\circ}\text{C}$  jusqu'à l'obtention d'un poids sec constant. Le taux d'humidité a été estimé par la différence entre le poids humide et le poids sec et exprimé comme une proportion du poids sec. Chacun des échantillons de bois séché au four a été finement moulu afin de mesurer la teneur en carbone et en azote par combustion. Les sections de bois abritant des fourmis ont été échantillonnées à deux endroits, soit dans une portion en dehors de la colonie et dans une portion à l'intérieur de la colonie. La teneur en carbone et en azote a été mesurée au moyen d'un appareil *Perkin Elmer 2400 CHN Elemental analyser* (PerkinElmer Corp., Norwalk, Connecticut) à partir d'un sous-échantillon de 3 g de la poudre de bois. Aucune des mesures d'azote ne présentait des valeurs sous le seuil de détection de l'appareil ( $1,0 \mu\text{g}$  / sous-échantillon).

#### *Traitement statistique des données*

En raison du caractère binaire de la colonisation du bois par les fourmis (colonisé vs non-colonisé), une régression logistique binaire a été choisie comme méthode appropriée (Quinn et Keough 2002) permettant de déterminer les caractéristiques des débris ligneux sélectionnés pour la colonisation. En premier lieu, une matrice de corrélation a été calculée entre chacune des variables pour examiner la colinéarité potentielle. Les variables conservées dans la régression logistique présentent entre elles un coefficient de corrélation

( $R$ ) inférieur à 0,60. Afin de minimiser le nombre de zéro dans l'analyse, les débris se trouvant dans les classes de décomposition I et II ont été fusionnés de même que ceux se trouvant dans les classes IV et V. Ainsi, cette analyse porte sur trois classes de décomposition : la classe des débris peu décomposés (I et II), la classe moyennement décomposés (III) et la classe de décomposition avancée (IV et V). Les variables retenues pour l'analyse sont le temps depuis le feu, la longueur moyenne des débris, l'abondance de chicots par site, l'abondance des débris dans chacune des classes de décomposition, le couvert moyen en écorce des débris, le contact moyen au sol des débris, le couvert moyen en mousse/lichen sur les débris, l'abondance moyenne de trous de longicornes. Il est à noter que l'abondance réfère au décompte total à l'intérieur de la surface d'échantillonnage (100 m<sup>2</sup>). La vraisemblance du modèle a été estimée à partir du test de d'adéquation d'Hosmer et Lemeshow ( $\hat{C}$ ) (Hosmer et Lemeshow 1989) ainsi que par le taux de classification exacte de la variable de réponse (colonisé vs non-colonisé). Ce test indique s'il y a des différences significatives entre les valeurs prédites par le modèle et les valeurs obtenues.

Les relations existant entre les espèces de fourmis et les caractéristiques des débris ligneux ont été évaluées au moyen d'une analyse de redondance (RDA), une méthode qui contraint l'ordination dans un espace défini par la combinaison linéaire des variables environnementales mesurées (Jongman *et al.* 1995; Legendre et Legendre 1998). Cette analyse a été réalisée au moyen du logiciel CANOCO version 4.5 (ter Braak et Šmilauer 2002). Les espèces considérées dans cette analyse devaient être présentes dans au moins 10 % des placettes. Ainsi, un total de cinq espèces a été considéré dans l'analyse. Une

transformation d'Hellinger a été réalisée sur les données d'abondance de fourmis afin de contrôler pour la faible abondance de certaines espèces (Legendre et Gallagher 2001). Les classes de décomposition ont été groupées de la même façon que dans la régression logistique. Les caractéristiques des débris retenues pour l'analyse devaient influencer significativement ( $p < 0,05$ ) la distribution des fourmis. La puissance explicative de ces caractéristiques a été vérifiée au moyen d'une série de RDA partielles (une caractéristique à la fois) et éprouvée par des tests de permutation de Monte Carlo (999 permutations). Ensuite, le facteur d'inflation de la variance a été examiné dans l'analyse de redondance complète afin d'éliminer les variables ayant des corrélations multiples avec d'autres (ter Braak et Šmilauer 2002). Les variables ayant un facteur d'inflation supérieur à cinq ont été éliminées, une à la fois, en commençant avec celle ayant la plus grande valeur. Les variables environnementales retenues pour l'analyse sont donc la longueur moyenne, le diamètre moyen, l'abondance de chicots, l'abondance des débris dans la classe de décomposition « faiblement décomposés », l'abondance des débris dans la classe de décomposition « moyennement décomposés », l'abondance des débris dans la classe « décomposition avancée », le couvert moyen en écorce, le contact moyen au sol, le couvert moyen en mousse/lichen, l'abondance moyenne de trous de longicornes. Un test de permutation de Monte Carlo a été réalisé pour évaluer la signification des axes ainsi que celle du modèle complet (999 permutations non contraintes).

Les différences dans les teneurs en carbone et en azote entre les débris colonisés et les débris non-colonisés ainsi qu'entre les mesures prises à l'intérieur du nid et celles prises à

l'extérieur du nid, ont été testées à l'aide du test de  $T$  de Wilcoxon (Zar 1999). Ce test a été choisi comme équivalent non paramétrique du test de  $t$  pour échantillons appariés puisque la condition d'égalité des variances n'était pas respectée. Ces analyses de même que la régression logistique ont été conduites à l'aide du logiciel SPSS 9.0.

## Résultats

Un total de 1 625 débris ligneux ont été examinés révélant la présence de 263 nids appartenant à huit espèces de fourmis. Les nids ont été retrouvés à l'intérieur de 211 débris ligneux, indiquant qu'un débris particulier peut être occupé par plus d'une colonie. *Leptothorax cf. canadensis* (= *muscorum*) et *Myrmica alaskensis* sont de loin les espèces les plus abondantes avec respectivement 65,4% et 21,7% des captures (figure 2). *Leptothorax cf. canadensis* n'a pas été observée dans les deux premières années après l'incendie tandis que *M. alaskensis* colonise les débris à tous les stades après feu. Les espèces de Formicinae (*Formica aserva* (= *subnuda*), *F. neorufibarbis*, et *Camponotus herculeanus*) peuvent être abondantes localement et ce, spécialement dans les débris des feux de 30 ans et plus. L'occurrence des trois autres espèces (*F. podzolica*, *M. fracticornis* et *Tapinoma sessile*) est davantage sporadique. D'une façon générale, le nombre de nids et le nombre de débris colonisés augmentent avec l'âge des sites dans les 30 premières années à l'intérieur de la chronoséquence tandis que la quantité de débris ligneux diminue (figure 3). La diminution du nombre de nid est associée à une diminution du nombre de débris disponible de 30 à 62 ans après feu. Enfin, bien que le nombre de débris disponibles soit

plus élevé dans les vieilles forêts, l'abondance de nid de fourmis demeure semblable aux peuplements ayant brûlé en 1941.

Le modèle de régression logistique (tableau 2) prédit correctement la colonisation des débris ligneux dans 85,23 % des cas ( $\hat{C}_{dl=8} = 4,712$ ;  $p = 0,788$ ). Le degré de contact avec le sol semble être le facteur déterminant de la colonisation des débris avec presque 35 fois plus de chance d'être colonisé avec une augmentation de 1 % de contact. De plus, il appert que l'augmentation du nombre moyen de trous de longicornes augmente la probabilité de colonisation par les fourmis de près de 60%. À l'inverse, l'augmentation du couvert par les mousses et lichens diminue la probabilité qu'un débris soit occupé par les fourmis.

Les deux premiers axes de l'analyse de redondance saisissent respectivement 60,9% et 26,3% de la relation entre les caractéristiques des débris ligneux et les espèces de fourmis (figure 4). Les tests de permutation de Monte Carlo indiquent que seulement les deux premiers axes de la RDA sont significatifs ( $p < 0,05$ ) et que le modèle complet (tous les axes combinés) est également significatif ( $F = 1,975$ ;  $p = 0,012$ ). Le gradient observé dans le premier axe est principalement corrélé à l'abondance de débris faiblement et moyennement décomposés, le niveau de contact avec le sol ainsi que l'abondance des trous de longicornes (tableau 3). Le deuxième axe est surtout relié à la longueur des débris, à l'abondance des chicots et à l'abondance de débris faiblement décomposé (tableau 3). Il en résulte un gradient de décomposition depuis le quadrant inférieur gauche, avec des débris peu décomposés, surtout debout, vers le quadrant supérieur droit, avec des débris

essentiellement au sol et bien décomposés (figure 4a). Les stations d'échantillonnage se distribuent en fonction de ce gradient. En effet, les fourmis colonisant les débris des stations d'échantillonnage des feux de 1998, 1996, 1989, 1988, 1973a et 1973b se retrouvent principalement dans la partie inférieure gauche de l'ordination tandis que le reste des stations se situent davantage dans l'autre extrémité (figure 4b). Dans la figure 4b, il apparaît surprenant que les débris colonisés dans les deux premières années après le feu s'ordonnent avec ceux des feux anciens et des sites témoins. Une analyse détaillée des débris de ces placettes indique que de grosses billes avec moins de 10% d'écorce et sans ramilles étaient déjà au sol avant le feu. Des classes de décomposition de 3 ou 4 ont été attribuées à ces débris. Enfin, cette analyse indique clairement qu'il existe une relation importante entre l'occurrence des colonies de *L. cf. canadensis* et la présence de galeries de longicornes.

La figure 5 montre les variations considérables dans le volume qu'occupent les nids des différentes espèces. Avec une dimension moyenne de  $7\,417,1 \pm 10\,356,6 \text{ cm}^3$  ( $n = 8$ ), *C. herculeanus* est l'espèce dont le nid occupe le plus grand volume de débris ligneux. Les petites colonies de *L. cf. canadensis* utilisent pour leur part de plus petits volumes ( $195,0 \pm 343,4 \text{ cm}^3$ ;  $n = 172$ ) de bois. D'une façon générale, les fourmis occupent préférentiellement l'intérieur du débris ligneux (aubier et/ou cœur) à l'exception de *F. aserva* et *F. podzolica* qui colonisent davantage l'espace entre l'écorce et l'aubier de même que l'espace entre le sol et le débris (figure 6).

Le ratio C : N des débris colonisés a une tendance générale à être plus faible que les débris non-colonisés (figure 7a). Cette différence est significative ( $p < 0,05$ ) dans les feux de 1989, 1988, 1973a et 1941b. Ces différences dans les ratios C : N seraient principalement dues à des concentrations d'azote plus élevées dans les débris colonisés (figure 8a). Le ratio C : N est également plus faible à l'intérieur du nid qu'à l'extérieur lorsque la comparaison est faite à partir du même débris ligneux (figure 7b). Même si cette tendance est générale dans tous les feux, elle n'est cependant significative que dans le cas du feu de 1988. À l'échelle du débris ligneux, il est également possible de constater que la quantité d'azote est plus importante à l'intérieur du nid qu'à l'extérieur (figure 8b).

## Discussion

### *Faune myrmécologique*

La présente étude démontre que les débris ligneux sont des structures importantes pour l'établissement de colonies pour plusieurs espèces de fourmis dans ce secteur de la forêt boréale. La faune myrmécologique retrouvée dans l'aire d'étude s'apparente à celle décrite à la limite nord des arbres par Francoeur (1983). Trois espèces de plus ont été retrouvées, soit *F. podzolica*, *T. sessile* et *M. fracticornis*, toutes présentant une très faible occurrence (une ou deux colonies pour chacune des espèces) dans les débris ligneux. Étonnamment, aucune colonie de *L. acervorum*, une espèce supposée être associée aux débris ligneux du nord de la forêt boréale (Francoeur 1983), n'a été trouvée dans l'échantillonnage.

Dans l'aire d'étude, la pessière à lichen mature (peuplements témoins) semble être un habitat recherché par la plupart des espèces de fourmis. Ce résultat contraste par rapport à la myrmécofaune rencontrée dans les pessières à mousses matures, où seules les colonies de *C. herculeanus* et *M. alaskensis* dominant (Francoeur 2001). Cette différence serait principalement due à une plus grande ouverture de la canopée de la pessière à lichen où plus d'énergie radiante serait disponible au sol. La température au sol est un facteur limitant pour la croissance et le développement de la majorité des espèces de fourmis (Brian et Brian 1951; Punttila *et al.* 1994b). D'une façon générale, les espèces nordiques préfèrent les habitats ouverts, chauds et secs (Vepsäläinen *et al.* 2000).

#### *Impact direct du feu*

Nos résultats indiquent que certaines espèces de fourmis survivent au feu. La présence de *M. alaskensis*, *M. fracticornis* et *F. aserva* dans les sites brûlés de 2002 et 2001 serait possiblement reliée à la présence de débris ligneux au sol antérieur au feu plutôt qu'à une colonisation très rapide suivant l'incendie. En effet, les colonies retrouvées dans ces sites étaient formées de plusieurs dizaines d'ouvrières (plusieurs centaines dans le cas de *F. aserva*), en plus de contenir des nymphes de mâles et de gynes. En sachant qu'une colonie prend plusieurs saisons de croissance avant d'atteindre une telle maturité (Oster et Wilson 1978), il peut donc être exclu qu'elle soit issue d'un processus de colonisation post-incendie. De plus, il est proposé que les fourmis qui nichent dans le sol soient moins

sujettes à la destruction directe par le feu (Francoeur 2001; Punttila *et al.* 1991). Près d'un nid sur trois de *M. alaskensis* utilise l'espace entre le débris ligneux et le sol et cette fourmi préfère généralement les débris avec un fort degré de contact avec le sol. Elle est reconnue pour favoriser les micro-habitats retenant une certaine quantité d'humidité (Francoeur 1983) et elle construit souvent des galeries souterraines (Francoeur 1997) où réside habituellement la chambre royale. Ainsi, les espèces de fourmis occupant les billes au sol présentes avant le feu pourraient bénéficier d'un avantage similaire à celles nichant dans le sol et éviter la destruction par le feu. Par exemple, la presque totalité des espèces de *Myrmica* ont une stratégie de saturation de l'habitat (Passera et Aron 2005) avec des colonies polygynes et une reproduction par bourgeonnement (Bourke et Franks 1995). La saturation est une stratégie adoptée par certaines espèces en présence de contraintes environnementales, comme une limitation en sites de nidifications favorables et un climat rigoureux, qui incitent les jeunes reines à rester dans leur nid de naissance (Passera et Aron 2005). Ces reines colonisent par la suite les sites de nidification adjacents à leur nid d'origine. Ainsi, les sites de nidification d'un habitat favorable sont monopolisés par cette espèce. Les colonies de *M. alaskensis*, seule espèce présente pendant toute la chronoséquence, pourraient ainsi profiter d'un avantage compétitif sur les nouvelles arrivantes si elles arrivent à monopoliser la niche écologique des *Myrmica* assez rapidement (Vepsäläinen et Pisarski 1982). Le feu semble détruire complètement les colonies des autres espèces, soit directement ou en supprimant les principales sources de nourriture comme les pucerons (Punttila *et al.* 1994a).

### *Facteurs influençant la colonisation*

La colonisation d'un nouvel habitat par les fourmis à la suite d'une perturbation serait principalement reliée à quatre facteurs spécifiques : (1) leurs exigences en terme d'habitat, (2) leur capacité de dispersion et de colonisation, (3) leur dépendance à d'autres espèces de fourmis et (4) leur compétitivité (Punntila *et al.* 1996; Punntila *et al.* 1991; Punntila *et al.* 1994b; Savolainen et Vepsäläinen 1988; Vepsäläinen et Pisarski 1982; Vepsäläinen *et al.* 2000).

Nos observations personnelles suggèrent que le bois mort serait le principal substrat de nidification de la myrmécofaune dans l'aire d'étude à l'exception de *F. podzolica*, une fourmi terricole qui construit ses nids dans le sable. Bien que la plupart des espèces semble dépendre de cette ressource comme site de nidification (Francoeur, 1973), il n'y a pas d'évidence directe de compétition interspécifique. Toutefois, les deux espèces les plus territoriales, soit *C. herculeanus* et *F. aserva* (Andersen 1997), n'ont jamais été récoltées dans la même placette. L'échelle spatiale utilisée pour l'échantillonnage (0,01 ha) n'est peut-être pas optimale pour mesurer l'exclusion ou la co-occurrence de ces deux espèces. Des placettes de 0,1 ha seraient plus appropriées pour l'étude de ces espèces (Kilpelainen *et al.* 2005). Les autres espèces de l'aire d'étude sont davantage reconnues pour leur faible compétitivité (Andersen 1997; Bourke et Franks 1995). Bien que *F. aserva* puisse asservir des ouvrières de *F. neorufibarbis* et de *F. podzolica* (Francoeur 1983; Savolainen et

Deslippe 1996), aucune espèce parasite obligatoire n'a été échantillonnée. Il est donc peu probable que la dépendance à une autre espèce de fourmis soit une condition à la colonisation des débris ligneux dans l'aire d'étude.

Les capacités de dispersion des différentes espèces récoltées dans la présente étude sont plutôt mal connues (voir le chapitre 2 pour une analyse détaillée de la stratégie de dispersion et de colonisation des débris ligneux par *L. cf. canadensis*). Cependant, il est peu probable que la capacité de dispersion soit un facteur limitant dans un environnement constamment modelé par le feu. Les feux de forêt récurrents créent une mosaïque de peuplements de différents âges (Bourgeau-Chavez *et al.* 2000). qui fournit un continuum de sites de nidification approprié, situé à l'intérieur des capacités de dispersion de n'importe quelle espèce de fourmis (Punntila *et al.* 1991 et 1994b). La colonisation des débris ligneux de l'aire d'étude semble donc être davantage reliée au besoin spécifique en habitats et en sites de nidification.

#### *Les débris ligneux comme sites de nidification*

L'augmentation apparente du nombre de débris dans les cinq premières années de la chronoséquence pourrait être causée par un apport provenant de la fragmentation des branches et des brindilles par le vent, la gravité ou encore l'action du gel (Harmon *et al.* 1986). L'accroissement du nombre de nids par rapport au nombre de débris colonisés de 15 à 30 ans après feu indique qu'un même débris peut être colonisé à plus d'une reprise

(jusqu'à six nids ont été retrouvés sur un même débris). La colonisation multiple d'un débris indique qu'il doit exister des propriétés particulières associées au bois mort qui sont recherchées comme substrat de nidification.

En raison du caractère pérenne des sociétés d'insectes, l'acquisition d'un abri sécuritaire et propice pour l'élevage du couvain influencera de façon marquée le succès de la colonie. D'ailleurs, une partie du succès écologique et évolutif de ces insectes est attribuée à leur capacité de construire des nids élaborés qui créent des conditions microclimatiques favorables et qui offrent une protection adéquate contre les prédateurs (Hölldobler et Wilson 1990). Ainsi, le site sélectionné pour la formation du nid doit répondre à des critères précis (Passera et Aron 2005). La présente étude démontre qu'un débris particulier a près de 35 fois plus de chance d'être colonisé par les fourmis s'il est en contact étroit avec le sol. Il est à noter que les chicots colonisés l'étaient tous à la base du tronc et dans le système racinaire. La proximité du sol est une caractéristique primordiale, offrant ainsi la possibilité aux ouvrières de fourrager à la fois dans le bois en décomposition et sur le sol à proximité de leur nid. Les billes au sol pourraient également offrir davantage de variabilités microclimatiques que les débris n'ayant pas de contact avec le sol. Par exemple, la partie directement au sol offre généralement une humidité plus grande que la partie exposée au soleil qui peut offrir à son tour des conditions de températures plus élevées. Une plus grande hétérogénéité en termes de conditions microclimatiques offre la possibilité aux ouvrières d'optimiser l'élevage du couvain (Hölldobler et Wilson 1990). Il

est également intéressant de noter que le volume qu'occupe chacun des nids dans les débris s'accorde à la fois avec la taille des espèces et la taille des colonies.

La présence de galeries de longicornes influence positivement la colonisation des débris ligneux par les fourmis. Dans l'aire d'étude, il s'agit principalement du longicorne noir *Monochamus scutellatus* (Boulanger 2004). Cet insecte xylophage forme des cavités dans le bois qui sont abandonnées une fois le développement larvaire terminé. Il a été proposé que ces cavités pourraient servir de sites de nidification pour certaines espèces de fourmis (Foitzik et Heinze 1998; Passera et Aron 2005). La présente étude est la première à déterminer quantitativement qu'un débris particulier a près de 60% plus de chance d'être colonisé par les fourmis s'il est attaqué par les longicornes. L'analyse de redondance a également permis de déterminer qu'il s'agit de *L. cf. canadensis* qui profite le plus des cavités abandonnées de *M. scutellatus*. Ainsi, la présence de ce longicorne en début de succession (Boulanger 2004; Saint-Germain *et al.* 2004) crée un habitat propice et peut faciliter la colonisation des débris ligneux par les petites fourmis du genre *Leptothorax*.

*Leptothorax cf. canadensis* est l'espèce la plus abondante dans l'aire d'étude avec un pic de densité de colonie dans les feux âgés d'une trentaine d'années. Cette espèce occupe le plus souvent de petits volumes de bois à l'intérieur de débris faiblement décomposés. Sa grande abondance dans ce type de débris pourrait avoir un impact non négligeable sur la décomposition du bois après les incendies. Des fourmis du genre *Leptothorax* ont déjà été observées en train d'élargir la cavité de leurs nids (Foitzik et Heinze 1998), mais le plus

souvent, ces fourmis changent de sites de nidification lorsque ce dernier ne satisfait plus aux exigences de la colonie (Dornhaus *et al.* 2004). Les fourmis appartenant à ce genre sont également reconnues pour effectuer de la polydômie saisonnière, c'est-à-dire qu'une même colonie se divise en plusieurs petites sous-unités qui se dispersent en autant de nids (Bourke et Heinze 1994; Bourke et Franks 1995), un facteur pouvant contribuer à leur ubiquité.

Nos résultats suggèrent que *F. aserva*, *F. neorufibarbis* et *C. herculeanus* se rencontrent davantage dans les débris des peuplements témoins et ceux des sites ayant brûlés en 1941. Comme ces fourmis peuvent former des colonies de plusieurs milliers d'individus (Francoeur 1983; Sanders 1970) il n'est pas surprenant de constater qu'elles occupent des débris de grand diamètre. Lorsqu'elles colonisent le débris, elles utilisent jusqu'à 60% du bois d'aubier et du cœur. En fragmentant les débris qu'elles colonisent, ces fourmis pourraient accélérer leur décomposition. *Camponotus herculeanus* est une espèce reconnue pour avoir un impact majeur sur la dégradation physique du bois mort en excavant de nombreux tunnels et des galeries dans les débris qu'elle occupe (Sanders 1964). Bien qu'il y ait peu d'information sur l'écologie des deux autres espèces, certaines évidences laissent croire qu'elles pourraient également contribuer à la fragmentation des débris ligneux (Lindgren et MacIsaac 2002). L'occurrence tardive de ces espèces dans la chronoséquence s'explique probablement par des exigences alimentaires particulières, notamment la présence de pucerons. Le miellat de ces derniers constitue une part importante du régime alimentaire de plusieurs espèces de *Formica*, de *Camponotus* et de *Myrmica* (Hölldobler et Wilson 1990).

### *Impact de la colonisation sur le ratio C : N*

Plusieurs études ont rapporté des modifications importantes des propriétés du sol attribuables à la pédoturbation de la part de fourmis terricoles (Dostal *et al.* 2005; Frouz *et al.* 2003; Nkem *et al.* 2000). Dans le processus de construction des monticules, les fourmis redistribuent la matière organique et minérale et augmentent ainsi la concentration des produits azotés ( $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$ ) de même qu'une variété d'autres nutriments (Dostal *et al.* 2005; Lafleur *et al.* 2002). Bien que la dynamique du carbone et des nutriments soit un phénomène bien décrit à l'intérieur de la séquence de décomposition du bois (Bond-Lamberty *et al.* 2002; Boulanger et Sirois 2006; Harmon *et al.* 1994; Harmon *et al.* 1986; Laiho et Prescott 2004), le rôle des fourmis dans ces processus demeure inconnu. La présente étude est la première à démontrer un impact de la colonisation des débris ligneux par les fourmis sur la dynamique du carbone et de l'azote. En effet, le ratio C : N est beaucoup plus élevé dans un débris colonisé par rapport à un débris non colonisé. Il est possible d'observer cette même tendance si le ratio C : N est mesuré à l'intérieur du nid que s'il est mesuré à l'extérieur. Ces changements dans le ratio C : N seraient principalement causés par une augmentation de la concentration d'azote d'origine allogène. Cet apport en azote provient probablement de l'accumulation de nourritures, de déchets métaboliques ainsi que des corps en décomposition d'ouvrières mortes laissées à l'intérieur du nid. Cette augmentation en azote pourrait également favoriser la croissance de champignons saprophytes (Boulet 2003). Bien qu'il s'agisse d'un premier aperçu du rôle des fourmis dans la décomposition du bois et dans le cyclage des nutriments à l'intérieur des débris

ligneux, il s'agit très certainement d'un groupe animal ayant une importance majeure dans ces processus.

La présente étude a mis en exergue que les débris ligneux constituent d'importants sites de nidification pour les fourmis en forêt boréale. En effet, les fourmis colonisent rapidement les débris introduits à la suite d'incendie et la colonisation de ces structures persiste pendant au moins 60 ans après les feux. Huit espèces ont été retrouvées à l'intérieur des débris et parmi celles-ci, deux sont dominantes soit *Leptothorax* cf. *canadensis* et *Myrmica alaskensis*. La densité des nids augmente constamment dans les 30 premières années suivant le feu et diminue par la suite pour atteindre un minimum dans les parcelles de feu de 1941. La colonisation des nouveaux habitats créés par les feux serait reliée au besoin spécifique en habitats et en sites de nidification. Les débris ligneux ont 35 fois plus de chance d'être colonisés par les fourmis s'ils sont sous la forme de bille au sol. Il existerait une interaction positive entre *L.* cf. *canadensis* et les longicornes noirs (*Monochamus scutellatus*). En effet, les galeries creusées par ces derniers en début de succession faciliteraient la colonisation subséquente des débris ligneux par cette petite fourmi. Les nids de la majorité des espèces se retrouvent principalement dans l'aubier et/ou le cœur et le volume occupé dans le débris varie grandement entre les espèces. La colonisation du bois mort par les fourmis modifient le ratio C : N en important de l'azote. Il s'agit certainement d'un apport allogène de la part des fourmis. Ces résultats sont particulièrement intéressants pour comprendre le rôle des fourmis dans la décomposition du bois après feu.

Tableau 1. Classes de décomposition des débris ligneux. Modifié de Stevens (1997).

<b>Critères</b>	<b>I</b>	<b>II</b>	<b>III</b>	<b>IV</b>	<b>V</b>
<b>Écorce</b>	Intacte	Intacte	Partielle	Absente	Absente
<b>Ramilles</b>	Présentes	Présentes	Absentes	Absentes	Absentes
<b>Texture du bois</b>	Intacte	Intacte à ramollie	Dure, gros morceaux	Petits morceaux ramollis	Molle et poudreuse
<b>Forme de la bille</b>	Ronde	Ronde	Ronde	Ronde à ovale	Ovale
<b>Couleur du bois</b>	Non altérée	Non altérée	Non altérée à pâlie	Brune à jaune	Jaune à grise
<b>Portion au sol</b>	Supportée par des branches	Supportée à affaissée	Affaissée en partie	Entièrement au sol	Entièrement au sol

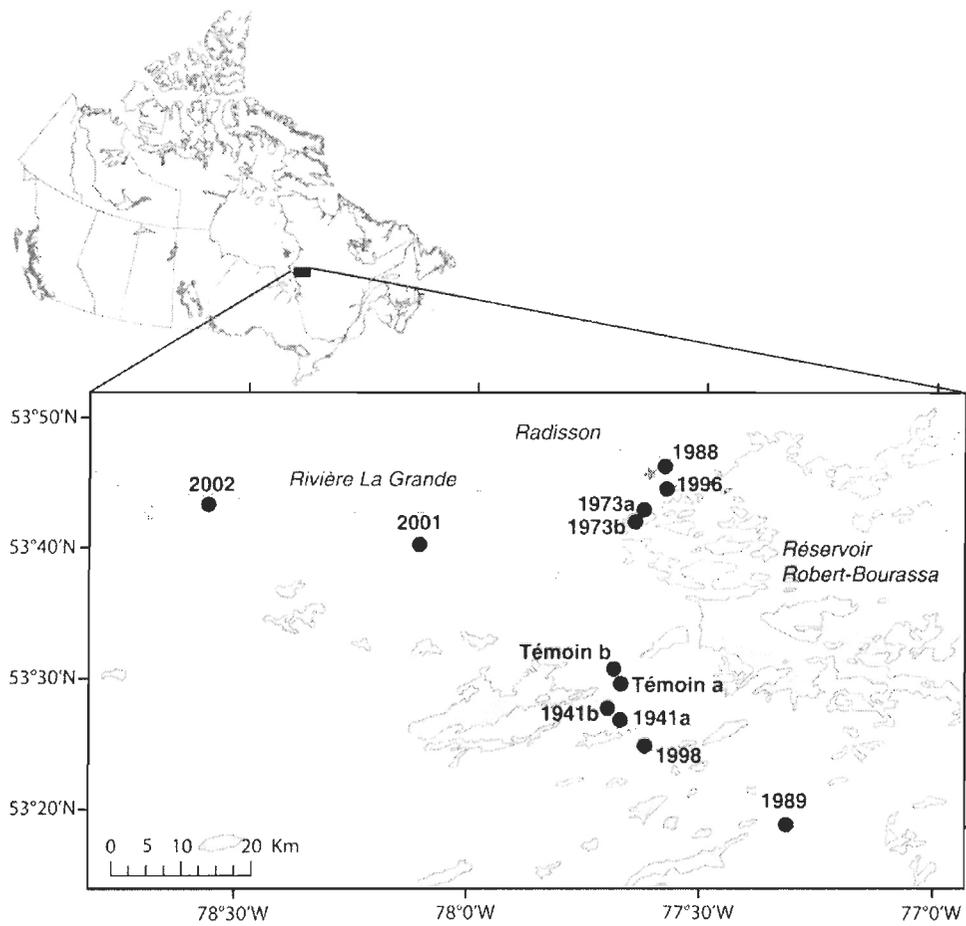


Figure 1. Localisation de l'aire d'étude et dates de feux des différents sites étudiés

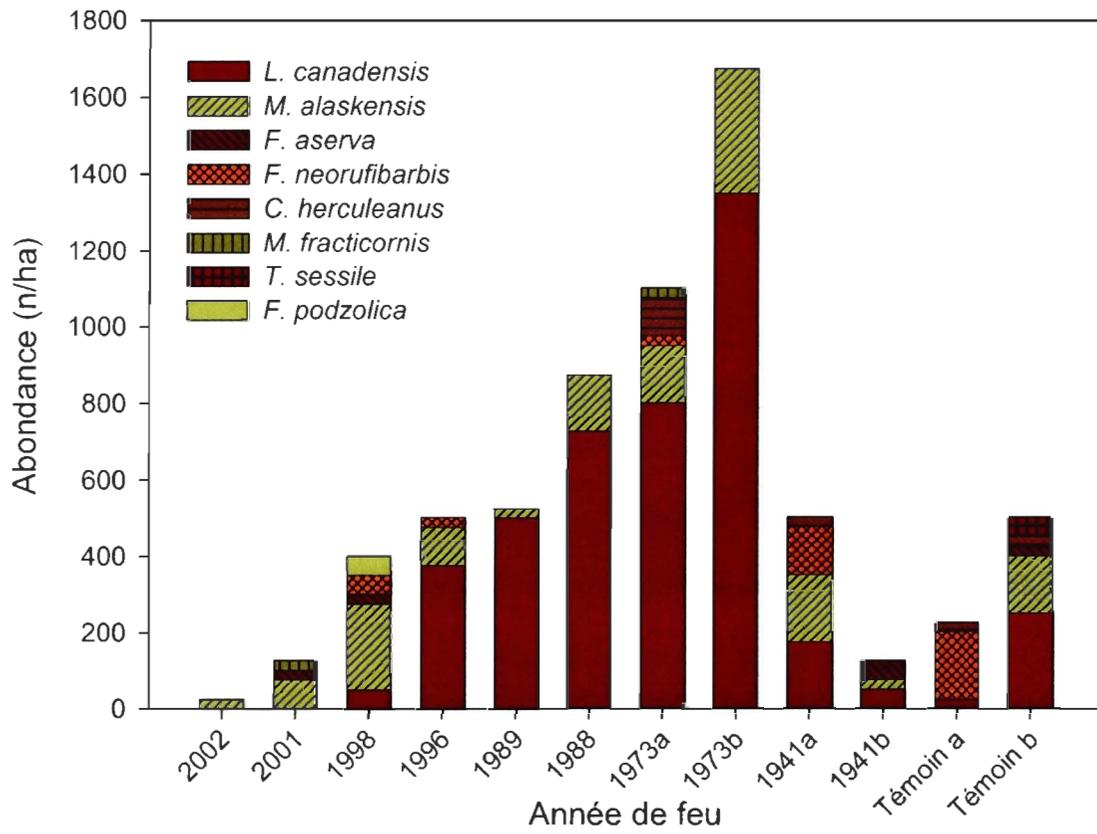


Figure 2. Abondance des nids de chacune des espèces de fourmis récoltées en juin 2003 dans 10 peuplements incendiés et deux peuplements témoins.

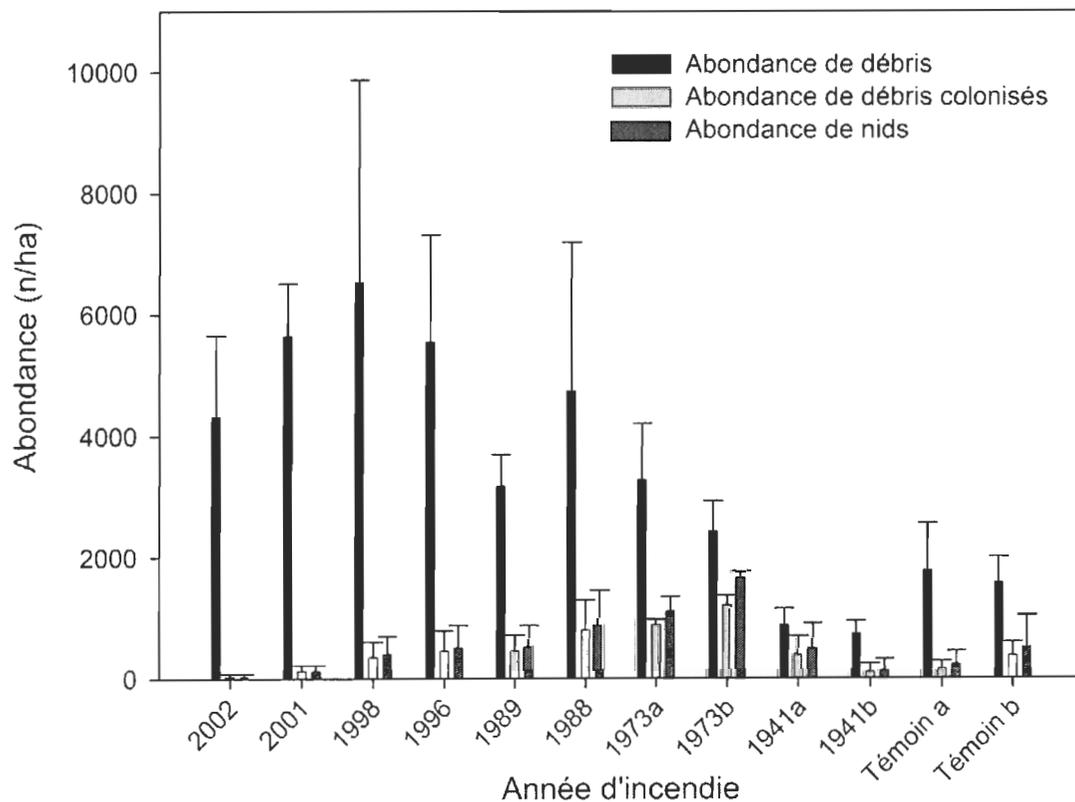


Figure 3. Abondance moyenne ( $\pm$  ES) des débris ligneux, des débris colonisés et des nids retrouvés dans les 10 peuplements incendiés et les deux peuplements témoins échantillonnés en juin 2003.

Tableau 2. Variables du modèle de la régression logistique prédisant l'occurrence de colonisation des débris ligneux par les fourmis ( $dl = 1$ ).

Variabes	$\beta$ (ES)	Wald	$p$	<i>Odds ratio</i>	IC (95%)
Contact avec le sol	3,555 (1,467)	5,873	0,015	34,972	1,934-619,708
Abondance de trous de longicornes	0,466 (0,177)	6,928	0,009	1,594	1,127-2,256
Classe moyennement décomposée	0,389 (0,246)	2,509	0,113	1,475	0,912-2,387
Longueur	0,007 (0,003)	4,568	0,033	1,007	1,001-1,013
Temps depuis le feu	-0,002 (0,005)	0,238	0,625	0,998	0,989-1,007
Abondance de chicots	-0,014 (0,202)	0,005	0,946	0,986	0,663-1,467
Classe décomposition avancée	-0,010 (0,254)	0,154	0,695	0,905	0,550-1,490
Abondance de chicots	-0,014 (0,202)	0,005	0,946	0,986	0,663-1,467
Couvert en écorce	-2,000 (1,186)	2,845	0,092	0,135	0,013-1,383
Couvert en mousse/lichens	-7,153 (3,367)	4,514	0,034	0,001	< 0,001-0,575

$\beta$  = paramètre estimé, ES = erreur standard, *Odds ratio* = rapport des cotes, IC = intervalle de confiance (95%)

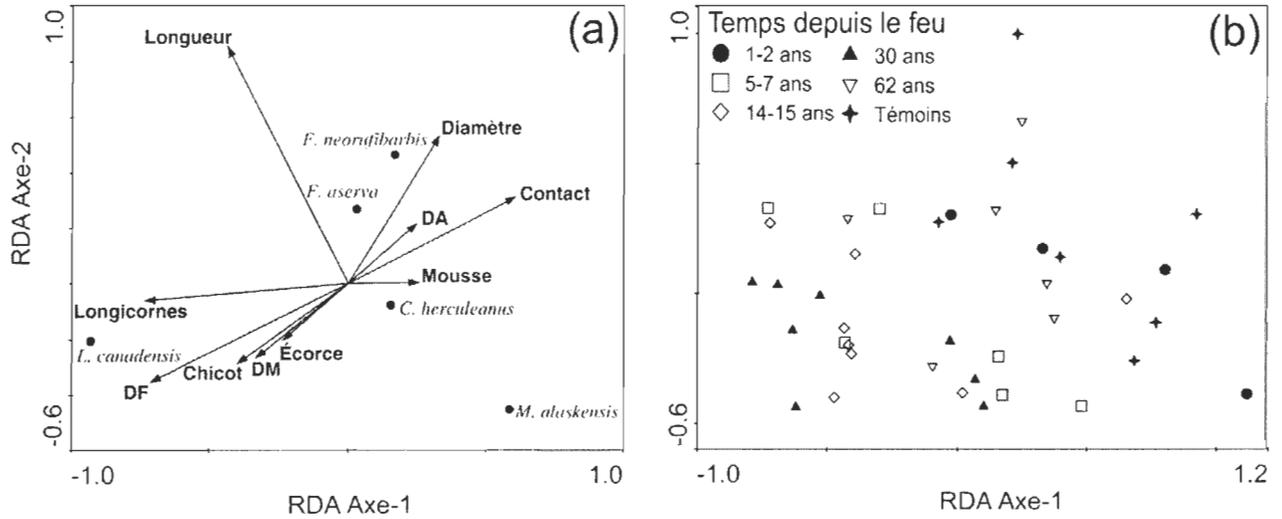


Figure 4. Ordination de l'analyse de redondance illustrant les relations entre les caractéristiques des débris ligneux et la distribution des espèces de fourmis (a) et les stations d'échantillonnage (b). Les caractéristiques des débris sont : **Longueur**, la longueur moyenne; **Diamètre**, le diamètre moyen; **Chicot**, l'abondance de chicots; **DF**, l'abondance des débris dans la classe faiblement décomposée; **DM**, l'abondance des débris dans la classe moyennement décomposée; **DA**, l'abondance des débris dans la classe de décomposition avancée; **Écorce**, le % moyen de recouvrement en écorce; **Contact**, le contact moyen au sol; **Mousse**, le couvert moyen en mousse/lichens; **Longicornes**, l'abondance moyenne de trous de longicornes.

Tableau 3. Coefficients canoniques ( $R$ ) de la relation espèces - caractéristiques des débris ligneux déterminés à partir de l'analyse de redondance. Les valeurs propres ( $\lambda$ ) indiquent la variance additionnelle expliquée par chaque variable. Une valeur négative du coefficient canonique reflète la direction du gradient dans l'ordination de la RDA.

Variables	$\lambda$	$R$	
		Axe 1	Axe 2
Classe faiblement décomposée	0,14	- 0,492	- 0,340
Longueur	0,12	- 0,223	0,870
Abondance de trous de longicornes	0,03	- 0,366	0,028
Couvert en mousse/lichens	0,03	0,291	- 0,076
Abondance de chicots	0,02	0,448	0,458
Classe moyennement décomposée	0,02	- 0,454	- 0,138
Couvert en écorce	0,02	- 0,214	- 0,055
Contact avec le sol	0,01	0,646	0,343
Diamètre	0,01	- 0,358	0,072
Classe décomposition avancée	0,01	- 0,350	0,048
Somme de toutes les valeurs propres : 0,41			

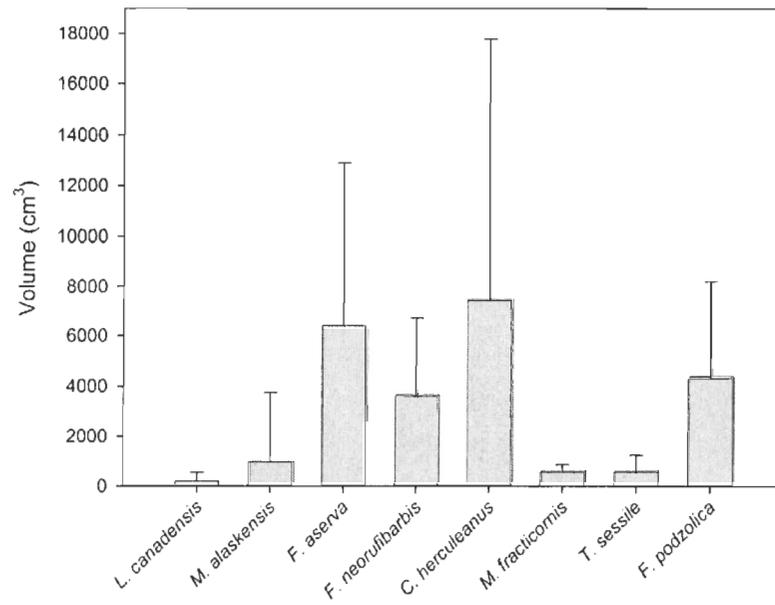


Figure 5. Volume moyen des nids des différentes espèces de fourmis à l'intérieur des débris ligneux échantillonnés en juin 2003.

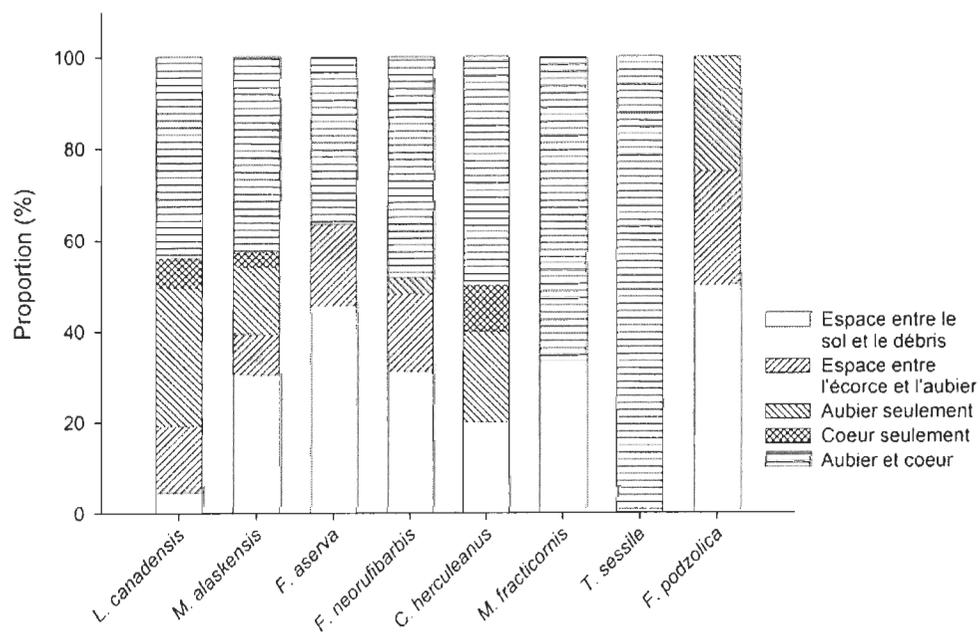


Figure 6. Localisation des nids des différentes espèces de fourmis dans les débris ligneux échantillonnés en juin 2003.

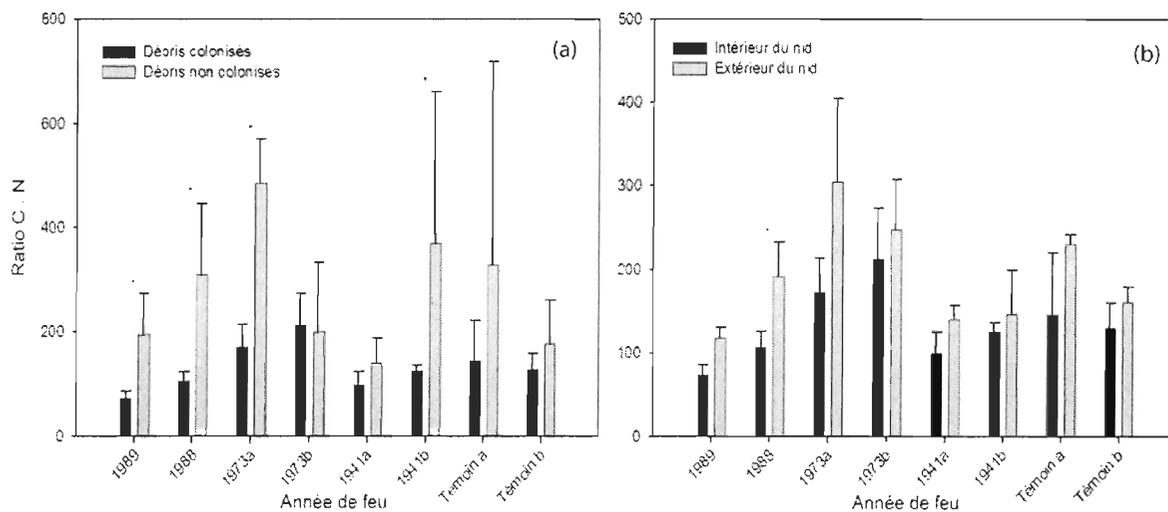


Figure 7. Comparaison du ratio C : N (moyenne  $\pm$  ES) entre les débris ligneux colonisés par les fourmis et les débris non colonisés (a) ainsi qu'entre l'intérieur du nid et l'extérieur du nid (b). Les débris ont été récoltés dans les six peuplements incendiés et les deux peuplements témoins échantillonnés en juin 2003. Les (\*) indiquent les différences significatives ( $p < 0,05$ ; test de  $T$  de Wilcoxon).

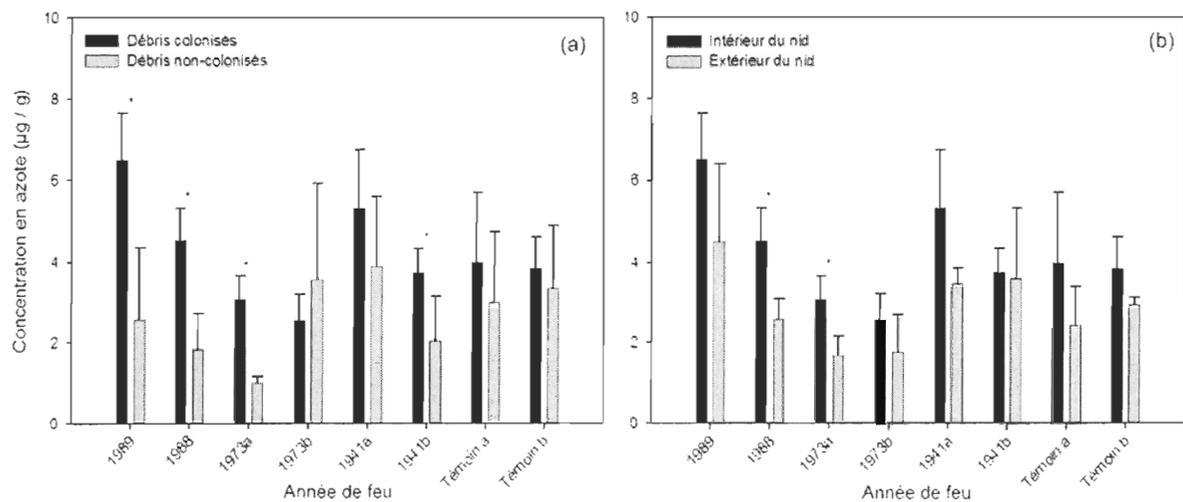


Figure 8. Comparaison de la concentration moyenne en azote ( $\pm$  ES) entre les débris ligneux colonisés par les fourmis et les débris non colonisés (a) ainsi qu'entre l'intérieur du nid et l'extérieur du nid (b). Les débris ont été récoltés dans les six peuplements incendiés et les deux peuplements témoins échantillonnés en juin 2003. Les (\*) indiquent une différence significative ( $p < 0,05$ ; test de  $T$  de Wilcoxon).

### Références bibliographiques

- Agosti, D. 2000. Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity. *In* Biological diversity handbook series. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 280 p.
- Andersen, A. N. 1997. Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography*. **24**: 433-460.
- Ausmus, B. S. 1977. Regulation of wood decomposition rates by arthropod and annelid population. *Ecological Bulletin*. **25**: 180-192.
- Bond-Lamberty, B., C. Wang, et S. T. Gower 2002. Annual carbon flux from woody debris for a boreal black spruce fire chronosequence. *Journal of Geophysical Research*. **108**: 8220.
- Botting, R. S., et A. L. Fredeen 2006. Contrasting terrestrial lichen, liverwort, and moss diversity between old-growth and young second-growth forest on two soil textures in central British Columbia. *Canadian Journal of Botany*. **84**: 120-132.
- Boulanger, Y. 2004. Succession saproxylique et cyclage du bois après feu dans le nord de la forêt boréale du Québec. Mémoire de Maîtrise, Université du Québec à Rimouski, Rimouski. 146 p.
- Boulanger, Y., et L. Sirois 2006. Postfire dynamics of black spruce coarse woody debris in northern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. **36**: 1770-1780.

- Boulet, B. 2003. Les champignons des arbres de l'est de l'Amérique du Nord. Les Publications du Québec, Sainte-Foy. 727 p.
- Bourgeau-Chavez, L. L., M. E. Alexander, B. J. Stocks, et E. S. Kasischke 2000. Distribution of Forest Ecosystems and the Role of Fire in the North American Boreal Region. *In* E. S. Kasischke et B. J. Stocks. Fire, Climate Change, and Carbon Cycling in the Boreal Forest. Springer-Verlag, New York. 111-131.
- Bourke, A. F. G., et J. Heinze 1994. The ecology of communal breeding: the case of multiple-queen leptothoracine ants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Science*. **345**: 359-372.
- Bourke, A. F. G., et N. R. Franks 1995. Social evolution in ants. Princeton University Press, Princeton. 529 p.
- Brian, M. V., et A. D. Brian 1951. Insolation and ant populations in the west of Scotland. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*. **102**: 303-330.
- Bruno, J. F., J. J. Stachowicz, et M. D. Bertness 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*. **18**: 119.
- Butts, S. R., et W. C. McComb 2000. Associations of forest-floor vertebrates with coarse woody debris in managed forests of western Oregon. *Journal of Wildlife Management*. **64**: 95-104.
- Coulson, R. N., et J. A. Witter 1984. *Forest Entomology: Ecology and Management*. John Wiley Interscience, New York. 669 p.
- Crozier, R. H., et P. Pamilo 1996. *Evolution of social insect colonies*. Oxford University Press, Oxford. 306 p.

- Dornhaus, A., N. R. Franks, R. M. Hawkins, et H. N. S. Shere 2004. Ants move to improve: colonies of *Leptothorax albipennis* emigrate whenever they find a superior nest site. *Animal Behaviour*. **67**: 959-963.
- Dostal, P., M. Breznova, V. Kozlickova, T. Herben, et P. Kovar 2005. Ant-induced soil modification and its effect on plant below-ground biomass. *Pedobiologia*. **49**: 127-137.
- Ecke, F., O. Löfgren, B. Hörnfeldt, U. Eklund, P. Ericsson, et D. Sörlin 2001. Abundance and diversity of small mammals in relation to structural habitat factors. *Ecological Bulletin*. **49**: 165-172.
- Environnement Canada 2003. Normales Climatiques au Canada, 1971-2000, Service Météorologique du Canada. Available on the Internet: [http://climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate\\_normals/](http://climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/).
- Foitzik, S., et J. Heinze 1998. Nestsite limitation and colony take over in the ant, *Leptothorax nylanderi*. *Behavioral Ecology*. **9**: 367-375.
- Folgarait, P. J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* **7**: 1221-1244.
- Francoeur, A. 1973. Révision taxonomique des espèces néarctiques du groupe fusca, genre *Formica* (Formicidae, Hymenoptera). *Mémoire de la Société d'Entomologie du Québec* **3** : 1-316.
- Francoeur, A. 1983. The ant fauna near the tree-line in northern Quebec (Formicidae, Hymenoptera). *Nordicana*. **47**: 177-180.

- Francoeur, A. 1997. Ants (Hymenoptera: Formicidae) of the Yukon. Biological Survey Canadian Monograph Series. **2**: 901-910.
- Francoeur, A. 2001. Les fourmis de la forêt boréale du Québec (Formicidae, Hymenoptera). Le Naturaliste Canadien. **125**: 108-113.
- Francoeur, A., et D. Pépin 1975. Productivité de la fourmi *Formica dakotensis* dans la pessière tourbeuse. I. Densité observée et densité estimée des colonies. Insectes Sociaux. **22**: 135-150.
- Freedman, B., V. Zelazny, D. Beaudette, T. Fleming, S. Flemming, G. Forbes, G. Johnson, et S. Woodley 1996. Biodiversity implications of changes in the quantity of dead organic matter in managed forests. Environmental Reviews. **4**: 238-265.
- Frouz, J., M. Holec, et J. Kalcik 2003. The effect of *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae) ant nest on selected soil chemical properties. Pedobiologia. **47**: 205-212.
- Grove, S. J. 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. Annual Review of Ecology and Systematics. **33**: 1-23.
- Guidot, A., H. Johannesson, A. Dahlberg, et J. Stenlid 2003. Parental tracking in the postfire wood decay ascomycete *Daldinia loculata* using highly variable nuclear gene loci. Molecular Ecology. **12**: 1717-1730.
- Hammond, H. E. J., D. W. Langor, et J. R. Spence 2004. Saproxylic beetles (Coleoptera) using *Populus* in boreal aspen stands of western Canada: spatiotemporal variation and conservation of assemblages. Canadian Journal of Forest Research. **34**: 1-19.

- Harmon, M. E., J. Sexton, B. A. Caldwell, et S. E. Carpenter 1994. Fungal sporocarp mediated losses of Ca, Fe, K, Mg, Mn, N, P and Zn from conifer logs in the early stages of decomposition. *Canadian Journal of Forest Research*. **24**: 1883-1893.
- Harmon, M. E., J. F. Franklin, F. J. Swanson, P. Sollins, S. V. Gregory, J. D. Lattin, N. H. Anderson, S. P. Cline, N. G. Aumen, J. R. Sedell, G. W. Lienkaemper, K. Cromack Jr., et K. W. Cummins 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*. **15**: 133-302.
- Hölldobler, B., et E. O. Wilson 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass. xii + 732 p.
- Hosmer, D. W., et S. Lemeshow 1989. *Applied logistic regression*. Wiley, New York. 322 p.
- Jongman, R. H. G., C. J. F. ter Braak, et O. F. R. Van Tongeren 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 299 p.
- Kilpelainen, J., P. Puntila, L. Sundstrom, P. Niemela, et L. Finer 2005. Forest stand structure, site type and distribution of ant mounds in boreal forests in Finland in the 1950s. *Annales Zoologici Fennici*. **42**: 243-258.
- Lafleur, B., R. L. Bradley, et A. Francoeur 2002. Soil modifications created by ants along post-fire chronosequence in lichen-spruce woodland. *Écosciences*. **9**: 63-73.
- Laiho, R., et C. E. Prescott 2004. Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research*. **34**: 763-777.

- Lampainen, J., T. Kuuluvainen, T. H. Wallenius, L. Karjalainen, et I. Vanha-Majamaa 2004. Long-term forest structure and regeneration after wildfire in Russian Karelia. *Journal of Vegetation Science*. **15**: 245-256.
- Legendre, P., et L. Legendre 1998. *Numerical Ecology*, 2nd edition. Elsevier Science B.V., Amsterdam, The Netherlands. 853 p.
- Legendre, P., et E. D. Gallagher 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*. **129**: 271-280.
- Lindgren, B. S., et A. M. MacIsaac 2002. A preliminary study of ant diversity and abundance, and their dependence on dead wood in central interior British Columbia. *In* W. F. J. Laudenslayer, P. J. Shea, B. Valentine, C. P. Weatherspoon, et T. E. Lisle. *Proceedings of the Symposium on the Ecology and Management of Dead Wood in Western Forests*. General Technical Report PSW-GTR-181, USDA Forest Service, Pacific Southwest Research Station, Albany, CA. 111-119.
- McKenny, H. C., W. S. Keeton, et T. M. Donovan 2006. Effects of structural complexity enhancement on eastern red-backed salamander (*Plethodon cinereus*) populations in northern hardwood forests. *Forest Ecology and Management*. **230**: 186-194.
- Mori, A., E. Mizumachi, T. Osono, et Y. Doi 2004. Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management*. **196**: 287-297.
- Nkem, J. N., L. A. L. de Bruyn, C. D. Grant, et N. R. Hulugalle 2000. The impact of ant bioturbation and foraging activities on surrounding soil properties. *Pedobiologia*. **44**: 609-621.

- Oster, G. F., et E. O. Wilson 1978. Caste and ecology in the social insects. Princeton University Press, Princeton. xv + 352 p.
- Paine, T. D., K. F. Raffa, et T. C. Harrington 1997. Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. *Annual Review of Entomology*. **42**: 179-206.
- Parisien, M. A., et L. Sirois 2003. Distribution and dynamics of tree species across a fire frequency gradient in the James Bay region of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. **33**: 243-256.
- Passera, L., et S. Aron 2005. Les fourmis: comportement, organisation sociale et évolution. Les Presses scientifiques du CNRC, Ottawa, Canada. 480 p.
- Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. *In* H. H. Shugart, R. Leemans, et G. B. Bonan. *A Systems Analysis of the Global Boreal Forest*. Cambridge University Press, Cambridge. 144-169.
- Pedlar, J. H., J. L. Pearce, L. A. Venier, et D. W. McKenney 2002. Coarse woody debris in relation to disturbance and forest type in boreal Canada. *Forest Ecology and Management*. **158**: 189-194.
- Punntila, P., S. Koponen, et M. Saaristo 1994a. Colonisation of a burned mountain-birch forest by ants (Hymenoptera, Formicidae) in subarctic Finland. *Memorabilia Zoologica*. **48**: 193-206.
- Punntila, P., Y. Haila, et H. Tukia 1996. Ant communities in taiga clearcuts: habitat effects and species interactions. *Ecography*. **19**: 16-28.

- Punntila, P., Y. Haila, T. Pajunen, et H. Tukia 1991. Colonisation of clearcut forests by ants in the southern Finnish taiga: a quantitative survey. *Oikos*. **61**: 250-262.
- Punntila, P., Y. Haila, J. Niemelä, et T. Pajunen 1994b. Ant communities in fragments of old-growth taiga and managed surroundings. *Annales Zoologica Fennici*. **31**: 131-144.
- Quinn, G. P., et M. J. Keough 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge. 537 p.
- Rouvinen, S., et T. Kuuluvainen 2001. Amount and spatial distribution of standing and downed dead trees in two areas of different fire history in a boreal Scots pine forest. *Ecological Bulletin*. **49**: 115-127.
- Saint-Germain, M., P. Drapeau, et C. Hebert 2004. Xylophagous insect species composition and patterns of substratum use on fire-killed black spruce in central Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. **34**: 677-685.
- Sanders, C. J. 1964. The biology of carpenter ants in New Brunswick. *Canadian Entomologist*. **96**: 894-909.
- Sanders, C. J. 1970. The distribution of carpenter ant colonies in the spruce-fir forests of northwestern Ontario. *Ecology*. **51**: 865-873.
- Savolainen, R., et K. Vepsäläinen 1988. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos*. **51**: 135-155.
- Savolainen, R., et R. J. Deslippe 1996. Slave addition increases sexual production of the facultative slave-making ant *Formica subnuda*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **38**: 145-148.

- Schowalter, T. D. 2000. *Insect Ecology: An Ecosystem Approach*. Academic Press, San Diego. xi + 483 p.
- Seastedt, T. R. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology*. **29**: 25-46.
- Siitonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletin*. **49**: 11-41.
- Speight, M. C. D. 1989. *Saproxylic invertebrates and their conservation*. Council of Europe Publication, Strasbourg. 79 p.
- Stevens, V. 1997. The ecological role of coarse woody debris: an overview of the ecological importance of CWD in B.C. forests. Res. Br., B.C. Min. For., Victoria, B.C. 26 p.
- Stockwell, C. H., J. C. McGlynn, R. F. Emslie, B. V. Sanford, A. W. Norris, J. A. Donaldson, W. F. Fahrid, et K. L. Currie 1968. Geology of the Canadian shield. *In* R. J. W. Douglas. *Geology and economic minerals of Canada. Part A. Geological Survey of Canada, Ottawa, Ont. Econ. Geol. Rep. 1.* 49-165.
- Swift, M. J. 1977. The ecology of wood decomposition. *Science Progress*. **64**: 175-199.
- ter Braak, C. J. F., et P. Šmilauer 2002. *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA. 500 p.
- Tinker, D. B., et D. H. Knight 2000. Coarse woody debris following fire and logging in Wyoming lodgepole pine forests. *Ecosystems*. **3**: 472-483.

- Torgensen, T. R., et E. L. Bull 1995. Down logs as habitat for forest-dwelling ants - the primary prey of pileated woodpeckers in northeastern Oregon. *Northwest Science*. **69**: 294-303.
- Vepsäläinen, K., et B. Pisarski 1982. Assembly of island ant communities. *Annales Zoologici Fennici*. **19**: 327-335.
- Vepsäläinen, K., R. Savolainen, J. Tiainen, et J. Vilén 2000. Successional changes of ant assemblages: from virgin and ditched bogs to forests. *Annales Zoologici Fennici*. **37**: 135-149.
- Wheeler, W. M. 1910. *Ants: their structure, development and behavior*. Columbia University Press, New York. xxv + 663 p.
- Wilson, E. O. 1971. *The insect societies*. Harvard University Press, Cambridge, Mass. x + 548 p.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River. 663 p.
- Zhong, H., et T. D. Schowalter 1989. Conifer bole utilization by wood-boring beetles in western Oregon. *Canadian Journal of Forest Research*. **19**: 943-947.

## CHAPITRE 2

**STRATÉGIES DE DISPERSION DE *Leptothorax cf. canadensis*  
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE) DANS UNE FORÊT BORÉALE  
NORDIQUE FRÉQUEMMENT INCENDIÉE**BOUCHER, Philippe<sup>1</sup>; SIROIS, Luc<sup>1</sup>; HÉBERT, Christian<sup>2</sup>

[1] Université du Québec à Rimouski, Centre d'études nordiques,  
Département de Biologie, Chimie et Géographie 300 Allée des Ursulines,  
Rimouski, QC, Canada G5L 3A1

[2] Service canadien des forêts, Centre de foresterie des Laurentides  
1055, rue du P.E.P.S., C.P.10380, Québec, QC, Canada, G1V 4C7

**Résumé**

Les feux de forêt sont des perturbations majeures qui modifient soudainement les conditions de colonisation de la nécromasse végétale par les fourmis. L'objectif de la présente étude était de caractériser génétiquement les populations de *Leptothorax cf. canadensis*, une des espèces dominantes de la forêt boréale, dans un milieu hautement influencé par les incendies afin de comprendre les stratégies de dispersion de cette fourmi colonisant les débris ligneux. L'ensemble des individus des colonies a été récolté dans deux quadrats de 100 m<sup>2</sup> à l'intérieur de quatre peuplements incendiés d'âges différents et d'un peuplement témoin. Le flux génique, la structure génétique à l'intérieur et entre les sous-populations ainsi que la structure génétique à l'intérieur des colonies ont été examinés à l'aide de six locus microsatellites. Un excès d'hétérozygotes a été détecté dans chacune des sous-populations à l'intérieur des aires incendiées. Quatre facteurs principaux pourraient expliquer cet excès, soient des goulots d'étranglement génétique récents, un système de détermination du sexe favorisant l'hétérogamie, une migration importante entre les sites de même qu'une dispersion biaisée entre les femelles et les mâles. Dans l'ensemble, la différenciation génétique entre les sous-populations est modérée ( $F_{ST} = 0,117$ ) et il n'existe pas de relation entre la distance génétique et la distance géographique. La partition de la variation génétique indique que les sous-populations d'un même feu sont génétiquement plus différenciées que les populations entre les feux. Ainsi, dans un milieu instable comme la forêt boréale, modelée par les incendies, la structure génétique d'une population serait davantage déterminée par la migration plutôt que par les processus post-colonisations comme la dérive génique et les mutations.

## Introduction

Les perturbations façonnent la structure du paysage et le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Dans l'écosystème forestier boréal, les feux de forêt sont les principales perturbations naturelles et ce, depuis plusieurs milliers d'années (Rowe et Scotter 1973). En transformant les paysages, les feux créent ou modifient les conditions locales les rendant favorables à la colonisation par plusieurs espèces d'insectes (Buddle *et al.* 2000; Puntila *et al.* 1994). Les feux élimineraient totalement les colonies de plusieurs espèces de fourmis tout en introduisant dans le paysage une énorme quantité de débris ligneux (voir chapitre 1). Ces débris sont la principale composante des sites de nidification pour les fourmis et ce, particulièrement dans la forêt boréale. Les incendies créent ainsi de nouveaux habitats libres de compétition pour la colonisation. Le succès de colonisation par les fourmis de ces habitats nouvellement créés, et leur persistance à l'intérieur de ceux-ci, dépend principalement des capacités de dispersion des populations locales. Comprendre et élucider les mécanismes de dispersion des espèces dans des milieux perturbés sont des thèmes centraux de l'écologie et l'évolution des populations (Hanski 1999).

La dispersion est une composante clé des stratégies d'histoire de vie d'une espèce et elle est directement liée aux habiletés de colonisation (Begon *et al.* 1996). La dispersion entraîne généralement un flux génique, c'est-à-dire, le mouvement et l'intégration d'allèles d'une population à l'autre (Hartl et Clark 1997). Le flux génique module l'action de la sélection naturelle, de la dérive génique et détermine la structure génétique des populations,

qui peut être définie comme les patrons de distribution spatiale de la variation génétique (Frankham *et al.* 2002; Hartl et Clark 1997). Les relations causales existant entre la dispersion, le flux génique et la structure génétique indiquent qu'une analyse détaillée de la structure génétique peut être utilisée pour inférer la nature du flux génique et la dispersion à l'intérieur d'une population naturelle (Bohonak 1999).

Les insectes sociaux fournissent d'excellents modèles pour l'étude de la génétique des populations car plusieurs espèces possèdent des comportements sociaux versatiles, lesquels affectent leurs stratégies de dispersion (Crozier et Pamilo 1996; Ross 2001). Chez les fourmis, la variabilité du nombre de reines au sein d'une colonie est un caractère plastique lié à des traits d'histoire de vie affectant la structure génétique à l'échelle de la colonie et à l'échelle de la population (Pamilo *et al.* 1997; Ross 2001). Ces derniers traits incluent les mécanismes de partage de la reproduction entre les reines à l'intérieur d'une colonie, la capacité d'une colonie à habiter plusieurs sites de nidification et les stratégies de dispersion (Bourke et Franks 1995). De ce fait, les études ont souvent démontré des relations entre les variations dans le nombre de reines par colonie avec des variations de la structure génétique des populations (Pamilo *et al.* 1997; Ross 2001).

*Leptothorax cf. canadensis* (Provancher) est l'espèce de fourmi la plus commune de la forêt boréale dans l'est de l'Amérique du Nord (voir chapitre 1). Ses colonies peuvent dépasser la centaine d'individus (Francoeur 1983) et sont généralement installées dans le bois en décomposition (voir chapitre 1). Cette fourmi présente des traits d'histoire de vie

susceptibles d'influencer ses stratégies de dispersion de même que la structure génétique de ses colonies et de ses populations. Il s'agit d'une fourmi polygyne facultative, c'est-à-dire que les colonies peuvent contenir plus d'une reine fertile (Bourke et Heinze 1994). Les femelles, toutes ailées, sont capables de dispersion à grande échelle où elles fondent leurs colonies de façon solitaire (Heinze 1993). Une certaine proportion des jeunes reines est adoptée dans des colonies déjà établies où elles peuvent participer à la reproduction (Heinze 1994). Après l'hibernation, quelques-unes peuvent quitter la colonie d'adoption pour fonder leur propre colonie et peuvent entraîner avec elles quelques ouvrières (Heinze 1993; Heinze 1994). Ce mode de fondation est alors appelé bourgeonnement ou bouturage (Passera et Aron 2005). Comme cette fourmi colonise majoritairement les débris ligneux en forêt boréale et que ses nids semblent complètement détruits par les feux (voir chapitre 1), l'étude de la structure génétique des populations permettra de comprendre quelles sont les stratégies de dispersion et d'occupation du territoire à la suite d'un incendie.

L'objectif de la présente étude est de caractériser la structure génétique d'une population de *L. cf. canadensis* dans un milieu fréquemment incendié afin de comprendre sa stratégie de dispersion. La population se trouve dans une mosaïque de peuplements incendiés de différents âges, lesquels constituent la structure géographique des sous-populations étudiés. Le flux génique entre les peuplements, la structure génétique à l'intérieur et entre les peuplements ainsi que la structure génétique à l'intérieur des colonies sont examinés à l'aide de marqueurs génétiques neutres.

## Matériel et Méthodes

### *Région étudiée*

La région étudiée se situe dans les basses terres de la Baie James à l'intérieur d'un rayon de 100 km autour de la ville de Radisson (53°79' N, 77°62' W) (figure 1). Il s'agit d'une plaine vallonnée et de faible altitude (100-200m) au cœur de la formation rocheuse du Bouclier canadien dont les principaux dépôts de surface sont des tills d'ablation et des sables fluvio-glaciaires (Stockwell *et al.* 1968). Le climat y est de type sub-arctique avec des étés courts et chauds suivi par des hivers froids et longs. La température annuelle moyenne est de -3,6 °C, avec un maximum moyen en juillet de 13°C et un minimum moyen en janvier de -23°C. Les précipitations annuelles moyennes sont de 684 mm dont 246 mm d'équivalent d'eau tombe sous forme de neige (Environnement Canada 2003). Le milieu forestier est principalement composé d'Épinette noire (*Picea mariana* [Mill]. BSP.) qui se rencontre autant dans les milieux mal drainés que dans les milieux xériques où elle peut côtoyer la seconde espèce en importance de la région, le Pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.). Le Mélèze laricin (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch) peut être abondant localement tandis que le Sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), le Peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michaux) et le Peuplier baumier (*Populus balsamifera* L.) sont des espèces occasionnelles. Le sous-bois forestier est principalement composé d'éricacées et le sol est recouvert de lichens du genre *Cladina* ou de mousses pleurocarpes. Les feux sont la principale perturbation naturelle et ont une récurrence moyenne de 100 ans (Parisien et Sirois 2003).

### *Sélection des sites et échantillonnage*

L'échantillonnage a été réalisé au mois de juin 2003 à l'intérieur de 4 peuplements d'Épinettes noires ayant brûlé en 1996, 1989, 1973 et 1941. Un site témoin n'ayant pas brûlé depuis plus de 200 ans a également été échantillonné. Les feux ont été localisés à partir de cartes produites par la *Société de Protection des Forêts contre le Feu* (SOPFEU) ou à partir d'études dendrochronologiques de cicatrices de feux (Sirois et Arseneault, données inédites). Les sites sélectionnés à l'intérieur de ces peuplements devaient être d'anciennes pessières à lichen avant l'incendie se trouvant en milieu bien drainé. Deux placettes échantillons de 100 m<sup>2</sup>, chacune de ces placettes correspondant à une sous-population (désignée A et B), ont été disposées à au moins 50 m de distance à l'intérieur de chacun des sites. Cette surface est jugée optimale pour l'évaluation du niveau d'occupation des fourmis dans un biotope donné (Francoeur et Pépin 1975). Dans chacune des sous-populations, l'ensemble des débris ligneux a été soigneusement examiné afin d'y déceler la présence de nids de fourmis. Dans la présente étude, un nid se définit comme un groupe d'ouvrières, avec ou sans reine(s), s'occupant d'un couvain.

### *Analyses génétiques*

L'ensemble des individus des différentes colonies a été échantillonné et conservé dans l'éthanol 95%. Huit ouvrières ont été génotypé à l'intérieur de chacune des 62 colonies récoltées (494 individus au total; une colonie dans la placette 1973b ne contenait que six ouvrières). L'ADN de chacune des ouvrières a été extrait en la faisant bouillir

pendant 30 minutes dans 25  $\mu$ L d'une solution de Chelex 10% (Biorad 100<sup>TM</sup>). Les échantillons ont été centrifugés 45 secondes puis congelés à -20°C. Sept locus microsatellite ont été amplifiés par la réaction en chaîne de la polymérase (PCR) : L-5 et L-18 (Foitzik *et al.* 1997), LX GT 218 et LX GT 223 (Hamaguchi *et al.* 1993), Myrt-3 (Evans 1993) modifié par Bourke *et al.* (1997) pour *L. acervorum* ainsi que LXA GA1 et LXA GT2 (Bourke *et al.* 1997). Les amorces *Forward* ont été modifiées avec des fluorophores 5'-TET (LX GT 223, LX GT 218, L-5, LXA GA1 et LXA GT2) 5'-FAM (Myrt-3) et 5'-HEX (L-18). Chaque PCR a été réalisée dans un volume total de 25  $\mu$ L contenant 2.5  $\mu$ L de Tampon PCR 10x, 1.5 mM de MgCl<sub>2</sub>, 0.2 mM de chaque dNTP, 0.5  $\mu$ M d'amorces, 0.75 U de *Taq* polymérase et 1.0  $\mu$ L d'ADN. La PCR a été effectuée à l'aide d'un thermocycleur (Thermo Electron Corporation) avec les conditions d'amplification suivantes : 1) un cycle d'activation initiale de la *Taq* polymérase de cinq minutes à 94°C; 2) 41 cycles avec a) une dénaturation de 30 secondes à 94°C; b) un appariement de 30 secondes à 50°C et c) une extension de 30 secondes à 72°C; et 3) un cycle final d'extension à 72°C pendant sept minutes. Les produits PCR ont été séparés sur des gels de polyacrylamide 6% et visualisés à l'aide d'un scanner de fluorescence FMBIO II (Hitachi). La taille des allèles de chacun des locus a été évaluée à l'aide du programme Image Analysis 3.0.0.21 (MiraiBio Inc.). Il est à noter qu'une 63<sup>e</sup> colonie ayant été génotypée dans la placette B du feu de 1941 présentait des ouvrières triploïdes. Comme les programmes de génétique standard ne tiennent pas compte de la polyploïdie, cette colonie n'a pas été considérée dans les analyses subséquentes.

Afin de tenir compte de la non-indépendance des génotypes des individus appartenant à une même colonie, un rééchantillonnage a été effectué dans le but de tester l'équilibre de Hardy-Weinberg et d'estimer les statistiques du  $F$  de Fisher. Pour chaque sous-population (correspond à la placette échantillon de 100 m<sup>2</sup>), une nouvelle population de 1000 individus a été créée aléatoirement à partir des individus des différents nids. Les déviations de l'équilibre de Hardy-Weinberg (HWE) ont été testées pour chacun des locus au moyen de ces nouvelles populations avec l'approximation des chaînes de Markov, une méthode appropriée lorsque les locus possèdent plus de 4 allèles (Guo et Thompson 1992). Un test global a été effectué pour l'ensemble des locus pour chaque nouvelle distribution de génotypes à l'aide du logiciel GENEPOP (version 3.4 (Raymond et Rousset 1995)). De plus, des tests de Hardy-Weinberg ont été effectués afin de déterminer s'il y avait un déficit ou un excès en hétérozygote. La différenciation génétique des sous-populations a été calculée au moyen du logiciel FSTAT 2..9.3.2 (Goudet 1995). La variabilité génétique des sous-populations a été estimée par le nombre moyen d'allèles par locus (richesse allélique) ainsi que par le nombre d'allèles privés. De plus, l'hétérozygotie observée ( $H_O$ ) et l'hétérozygotie attendue ( $H_E$ ) ont été calculées pour chaque sous-population à chaque locus avec le logiciel GENETIX vs. 4.05 (Belkhir *et al.* 2004). Afin d'examiner la structure génétique, la différenciation génétique a été estimée par le  $F_{ST}$  moyen entre toutes les populations de même que pour chaque paire de sous-populations à partir des distributions rééchantillonnées. La partition de la variation génétique entre les différentes sous-populations a été testée au moyen d'une analyse de variance moléculaire (AMOVA) hiérarchique (placettes dans feux dans aire d'étude) au moyen du logiciel ARLEQUIN

(version 3.0b (Excoffier *et al.* 2005)). L'estimation du flux génique entre les paires de sous-populations a été évaluée au moyen de la formule de Wright du nombre de migrants par génération :  $Nm = (1-F_{ST})/4 \times F_{ST}$  (Frankham *et al.* 2002). L'isolation par distance a été vérifiée par un test de Mantel avec 10 000 permutations pour tester la signification du coefficient de corrélation de Spearman. Ce test compare la relation existant entre une matrice de distance génétique et une matrice de distance géographique. Ce test a également été effectué avec les différences d'âge entre les feux.

Afin de déterminer la structure sociale de cette fourmi, le taux d'apparentement ( $R$ ) ainsi que le coefficient de consanguinité ( $F_{IS}$ ) entre les ouvrières des différentes colonies ont été mesurés selon la méthode de Queller et Goodnight (1989). L'erreur standard (ES) du taux d'apparentement a été calculée en effectuant un rééchantillonnage (jackknife) au niveau des locus. Le degré de signification positif ou négatif du  $F_{IS}$  a été testé en randomisant 1 200 fois (paramètre par défaut dans FSTAT) pour tous les locus dans chaque sous-population. Le programme BOTTLENECK 1.2.02 (Piry *et al.* 1999) a été utilisé pour détecter un goulot d'étranglement génétique dans les sous-populations à partir du modèle des allèles infinis (MAI). La déviation par rapport à l'équilibre mutation-dérive a été testée au moyen d'un test bilatéral de Wilcoxon à partir du modèle des allèles infinis.

## Résultats

Le locus L-5 a été laissé de côté pour les analyses subséquentes puisqu'il était monomorphe dans toutes les colonies sauf une. Les six locus microsatellites retenus démontrent une variabilité élevée dans l'ensemble de la population de *L. cf. canadensis* (tableau 4). Les six locus utilisés ont révélé de hauts degrés de polymorphisme avec des estimations d'hétérozygotie variant de 0,471 à 0,911 et un nombre total d'allèles compris entre 5 et 19.

Les résultats du test global d'équilibre de Hardy-Weinberg révèlent que tous les locus divergent significativement de l'HWE. Dans tous les cas, la déviation de l'HWE est causée par un excès en hétérozygotes. Un total de 14 allèles est unique à une seule sous-population (tableau 5). La plus grande richesse en allèles privés a été retrouvée dans les sous-populations du feu de 1973. La richesse allélique diffère grandement entre les sous-populations et est fortement corrélée à la taille des échantillons ( $r_p = 0,939$ ;  $p < 0,001$ ). Les sous-populations présentent une diversité génétique importante, l'hétérozygotie observée variant entre 0,640 et 0,738 (tableau 5).

Le degré d'apparentement génétique de la plupart des sous-populations s'approche du 0,75 théorique chez les insectes haplodiploïdes (Trivers et Hare 1976), indiquant qu'il s'agit principalement de colonies monogynes. Globalement, le degré d'apparentement varie de 0,463 à 0,771 (tableau 5). Il est possible de constater la présence de colonies polygynes dans la sous-population B du feu de 1941. Cependant, le taux d'apparentement dans cette placette étant relativement élevé ( $R = 0,463$ ), le partage de la reproduction dans ces

colonies demeure peu importante. L'indice de fixation ( $F_{IS}$ ) calculé dans chaque sous-population indique un excès d'homozygotes significativement au-dessus de zéro ( $p < 0,001$ ) dans la sous-population B du feu de 1996 et cette tendance est également significative pour les deux sous-populations de ce feu de même que celles du feu de 1973. La tendance générale pour la majorité des autres sous-populations correspond à un indice de fixation négatif avec des  $F_{IS}$  compris entre  $-0,025$  et  $-0,576$  et sont tous significativement plus petit que zéro.

Dans l'ensemble, les sous-populations montrent un degré de divergence génétique modéré ( $F_{ST} = 0,117$ ). La comparaison des fréquences alléliques entre les paires de sous-populations révèle des différences significatives entre toutes les sous-populations et ce, même à l'intérieur des feux (tableau 6). La sous-population la plus distincte de toutes les autres se trouve dans le peuplement témoin avec des  $F_{ST}$  compris entre  $0,190$  et  $0,311$ . Même s'il existe des différences significatives entre les sous-populations, une migration importante existe entre certaines d'entre elles. Par exemple, des taux de plus de sept migrants par génération sont observés entre les deux sous populations du feu de 1973 et la sous-population B du feu de 1996 (tableau 6). Il n'y a pas de relation significative entre la distance géographique et l'isolement génétique entre les sous-populations des différents feux ( $r_s = -0,247$ ;  $p > 0,05$ ). Il n'existe pas de relation significative entre le temps depuis le feu et la différence génétique entre les sous-populations ( $r_s = -0,143$ ;  $p > 0,05$ ). La partition de la variation génétique par l'AMOVA révèle que la plus grande proportion de la variation se retrouve entre les individus à l'intérieur des sous-populations avec plus de 88% de la

variance (tableau 7). Par ailleurs, l'analyse de variance moléculaire révèle que plus de 11% de la variation génétique se retrouve entre les sous-populations à l'intérieur d'un même feu alors que moins de 1% se retrouve entre les feux.

L'ensemble des sous-populations montre des signes de goulot d'étranglement génétique récent. En effet, tous les tests bilatéraux de Wilcoxon sont significatifs ( $p < 0,05$ ). De plus, les tests unilatéraux démontrant un excès d'hétérozygotes sont également significatifs ( $p < 0,01$ ). Ainsi, les locus ne sont pas en équilibre mutation-dérive selon le modèle des allèles infinis à cause d'un excès d'hétérozygotes.

## **Discussion**

### *Excès d'hétérozygotes*

Dans la présente étude, un excès d'hétérozygotes a été détecté dans chacune des sous-populations à l'intérieur des feux, contrairement au modèle attendu de l'équilibre de Hardy-Weinberg. Cette situation serait attribuable à des goulots d'étranglement populationnels créés par la dynamique d'extinction et recolonisation induite par la récurrence de feu dans la région étudiée. Lors du passage d'un feu, les populations de *L. cf. canadensis* seraient complètement éliminées des débris ligneux et la colonisation du territoire brûlé commencerait seulement quelques années après l'incendie (voir chapitre 1). Dans le processus de recolonisation, il est possible qu'un petit nombre de reines colonise les différentes aires incendiées créant ainsi un goulot d'étranglement génétique.

Théoriquement, les goulots d'étranglement devraient produire, à long terme, des pertes de diversité génétique se traduisant par une augmentation de l'homozygotie (Frankham *et al.* 2002). Cependant, lorsque le goulot d'étranglement est récent, l'équilibre mutation-dérive génique est temporairement perturbé sans perte de diversité génétique. Dans une telle situation l'hétérozygotie mesurée excèdera l'hétérozygotie attendue (Luikart et Cornuet 1998). Les goulots d'étranglement récents génèrent donc des excès d'hétérozygotes (Luikart *et al.* 1998). Ainsi, dans un milieu hautement dynamique caractérisé par des cycles de feu rapprochés, l'équilibre mutation-dérive génique n'aurait pas le temps d'être rétabli. De plus, comme il s'agit d'un insecte social avec des colonies pérennantes, chaque colonie ne produit annuellement qu'une seule génération d'individus reproducteurs (Bourke et Franks 1995).

L'addition de nouveaux migrants peut également produire une augmentation de l'hétérozygotie et de la richesse allélique (Mäki-Petäys *et al.* 2005). L'analyse du taux de migration ( $Nm$ ) indique qu'il existe un déplacement important entre les différentes sous-populations de la région étudiée. La migration ne semble pas être limitée par la distance géographique entre les feux. En effet, il existe un nombre relativement élevé de migrants entre les deux feux les plus éloignés (1989 et 1996). Le taux de migration le plus important se retrouve cependant entre les feux les plus rapprochés de 1973 et de 1996. Comme les nids de *L. cf. canadensis* sont détruits lors de l'incendie, la migration doit s'effectuer davantage à partir du feu de 1973 vers le feu de 1996. La densité de population peut également être un facteur influençant la migration d'un feu vers un plus récent. Chez les

fourmis de façon générale et chez *Leptothorax* en particulier, ce facteur est grandement influencé par la disponibilité des sites de nidification (Bourke et Heinze 1994; Foitzik et Heinze 1998; Herbers 1986a; Herbers 1986b; Herbers 1993). Le feu de 1973 présentant des caractéristiques de débris ligneux adéquats pour soutenir une forte densité de *L. cf. canadensis*, il s'agit vraisemblablement d'une population source pour la colonisation d'habitats nouvellement créés par les feux de forêt avoisinants.

D'autres facteurs propres aux hyménoptères sociaux peuvent également expliquer un taux d'hétérozygotie élevé chez *L. cf. canadensis*. Par exemple, des études ont démontré que la dispersion différentielle des sexes pouvait générer un excès d'hétérozygotes (Aars et Ims 2000; Prout 1981). Or, il est reconnu qu'il existe habituellement une forte philopatrie chez les femelles *Leptothorax* alors que les mâles se dispersent sur de grandes distances (Bourke et Heinze 1994; Bourke et Franks 1995; Rüppest *et al.* 2001; Rüppest *et al.* 2003). La dispersion des reines chez les fourmis est reliée en grande partie à leur nombre au sein de la colonie. La polygynie facultative chez *L. cf. canadensis* est une stratégie pouvant offrir une certaine plasticité en fonction des caractéristiques environnementales (Bourke et Heinze 1994). Cette stratégie est habituellement rencontrée dans des habitats relativement uniformes avec des coûts assez faibles pour la fondation coloniale solitaire (Bourke et Franks 1995). Elle est également associée à un niveau élevé de migrants, le bourgeonnement colonial ainsi qu'une grande répartition de la reproduction entre les différentes reines occupant les nids (Bourke et Heinze 1994; Crozier et Pamilo 1996). Dans la présente étude, les reines semblent cependant se disperser sur de grandes distances

puisqu'elles colonisent assez rapidement les habitats nouvellement créés par les feux. Le fort degré d'apparentement retrouvé à l'intérieur des nids ( $\approx 0,75$ ) indique qu'il existe une monopolisation de la reproduction par une seule reine et ce, même si plus d'une reine était présente dans certains nids. La monogynie implique généralement une dispersion des reines sur une longue distance pendant l'essaimage (Passera et Aron 2005). L'étude d'un marqueur mitochondrial (transmission maternelle) permettrait de vérifier l'hypothèse de la philopatrie des reines à un site (Rüppell *et al.* 2003).

Enfin, l'excès d'hétérozygotes retrouvé dans les sous-populations pourrait être accentué par le mode de détermination du sexe chez les hyménoptères. En fait, le sexe étant déterminé en un seul locus polymorphe, les hétérozygotes au locus sexuel se développeront en femelle alors que les individus hémizygotés (haploïdes) ou homozygotes (diploïdes) se développeront en mâles (Cook et Crozier 1995; Crozier et Pamilo 1996). Un tel système de détermination du sexe est considéré comme incompatible avec la consanguinité, puisqu'une augmentation de l'homozygotie accroît la production de mâles diploïdes inviables ou infertiles, imposant ainsi un coût élevé à l'accouplement entre individu apparenté (Cowan et Stahlhut 2004; Crozier et Pamilo 1996). Chez certaines espèces, les mâles diploïdes ont une viabilité normale et produisent un sperme diploïde plutôt que haploïde (Yamauchi *et al.* 2001). La progéniture femelle résultant d'un accouplement avec de tels mâles est par contre triploïde et stérile. Des ouvrières triploïdes ont été détectées à l'intérieur d'une colonie dans le feu de 1941. La sous-population dans laquelle a été retrouvée cette colonie présente un indice de consanguinité élevé et des colonies polygynes, un facteur pouvant augmenter la

probabilité de produire des mâles diploïdes (Krieger *et al.* 1999). Ainsi, le système de détermination du sexe chez cette espèce favoriserait l'hétérogamie, un facteur accroissant généralement l'hétérozygotie au sein d'une population.

### *Stratégie de dispersion*

Dans la présente étude, le degré de différenciation génétique entre les sous-populations de *L. cf. canadensis* est modérée. Les deux sous-populations du feu de 1941 ainsi que la sous-population B du site témoin sont génétiquement plus différentes des autres. Cette divergence plus élevée peut être causée par un plus petit nombre de colonies échantillonnées dans ces sites, le site témoin n'ayant qu'une seule colonie dans le 100 m<sup>2</sup>. Dans l'ensemble, il n'y a pas d'effet marqué de la distance entre les feux et la différenciation génétique. Lorsque la variabilité génétique est subdivisée entre les feux, les placettes échantillons et les individus, la divergence est plus importante entre deux sous-populations d'un même feu qu'entre les populations de feux différents. L'interprétation la plus parcimonieuse est la suivante. Tout d'abord, la récurrence des feux dans la région étudiée crée une dynamique d'extinction et de recolonisation dans les habitats brûlés caractéristique d'une structure de métapopulation (Frankham *et al.* 2002; With 2004). Théoriquement, les événements de colonisation suivant un incendie devraient augmenter le flux génique avec comme conséquence une diminution de la différenciation génétique entre les différents peuplements brûlés (Goodnight 2004). Cependant, l'effet de la colonisation est double. Premièrement, il est plus probable qu'une parcelle d'habitat à l'intérieur d'un

peuplement brûlé soit colonisée par beaucoup moins d'individus qu'elle ne peut en supporter (McCauley 1995). Ainsi l'effet fondateur joue un rôle majeur dans la différenciation génétique entre les différentes parcelles. Dans une métapopulation, lorsqu'il existe un renouvellement important des populations locales, la distribution de la variation génétique à l'intérieur et entre les fragments est davantage déterminée par les processus de colonisation plutôt que par les mécanismes subséquents (mutation, dérive génique, etc.) (McCauley 1995). Les résultats de la présente étude supporte cette prédiction. Un petit nombre de reines en provenance de plusieurs sources aurait colonisé différentes parcelles d'un feu menant à la constitution de pools génétiques distincts à l'intérieur d'un même site incendié. Ainsi, il n'y a pas de monopolisation de l'habitat par les premières colonisatrices mais plutôt la création d'une mosaïque de sous-populations génétiquement hétérogènes. La combinaison de ces différents pools génétiques contribue à diminuer la divergence des populations entre les feux.

Les cycles de feux dans le nord-ouest de la forêt boréale québécoise induisent une dynamique d'extinction et de recolonisation chez *L. cf. canadensis*. Ceux-ci contribuent à maintenir un état de déséquilibre génétique chez cette espèce qui peut être accentué par des caractéristiques particulières aux hyménoptères sociaux. La colonisation des habitats brûlés crée une mosaïque génétique déterminée par les processus de migration. Cette étude démontre comment les perturbations naturelles peuvent modeler les stratégies de dispersion des *L. cf canadensis*.

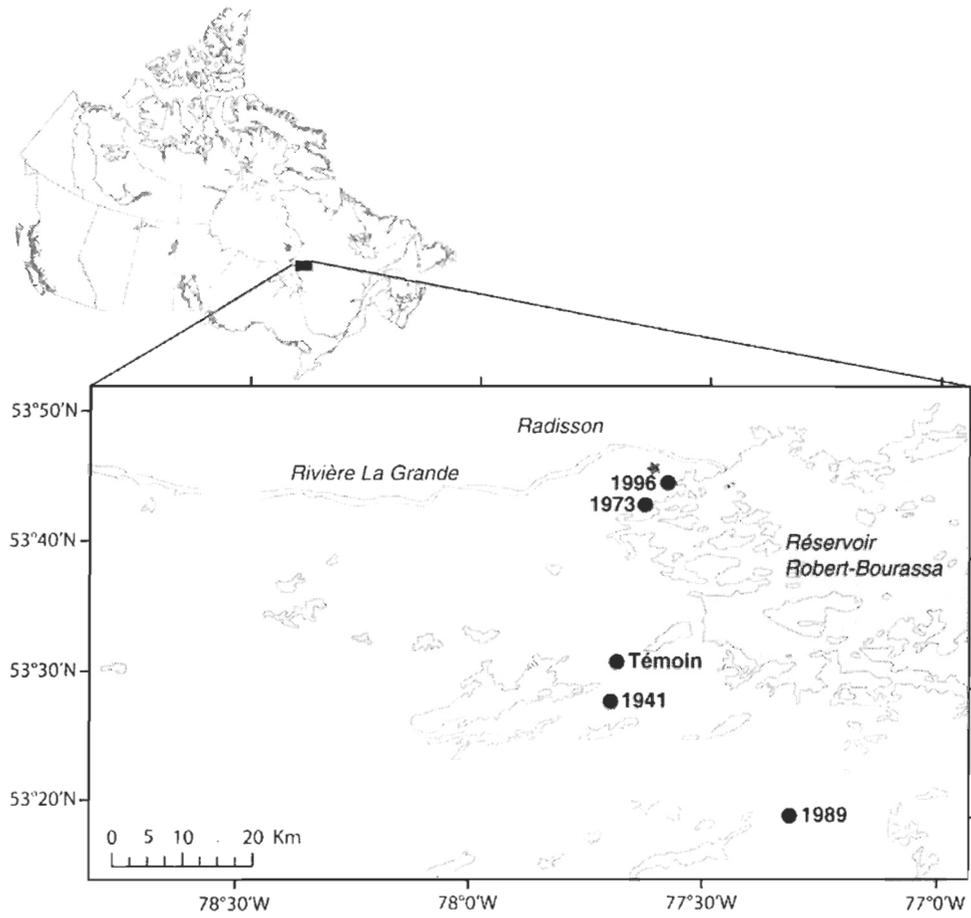


Figure 9. Localisation de l'aire d'étude.

Tableau 4. Variation des six locus microsatellites chez *Leptothorax cf. canadensis* (n = 62 nids, 494 individus).

Locus	Nombre d'allèles	Fréquence de l'allèle le plus commun	$H_E$
L-18	11	0,45	0,745
LX GT-218	6	0,62	0,547
LX GT 223	10	0,39	0,734
LXA GAI	16	0,35	0,765
LXA GT2	19	0,15	0,911
Myrt-3	5	0,67	0,471

$H_E$  : Hétérozygotie attendue

Tableau 5. Taille des échantillons (huit ouvrières par colonie), variation génétique moyenne pour tous les locus ainsi que l'estimation du taux d'apparentement ( $R$ ) et du coefficient de consanguinité ( $F_{IS}$ ).

Populations	$n$ (nids)	$n$ (allèles privés)	Richesse allélique	$H_E / H_O$	$R \pm ES$	IC 95%	$F_{IS}$
1996 A	5	1	4,8	0,677 / 0,694	0,758 $\pm$ 0,034	0,703-0,819	-0,026**
B	8	0	6,3	0,702 / 0,658	0,771 $\pm$ 0,024	0,724-0,811	0,063**
Combinées	13	1	7,2	0,705 / 0,676	0,759 $\pm$ 0,022	0,719-0,797	0,041*
1989 A	3	1	4,2	0,607 / 0,622	0,716 $\pm$ 0,066	0,570-0,812	-0,025*
B	6	1	5,0	0,597 / 0,669	0,728 $\pm$ 0,058	0,600-0,813	-0,120**
Combinées	9	2	6,3	0,629 / 0,645	0,716 $\pm$ 0,056	0,596-0,800	-0,026*
1973 A	12	5	7,3	0,714 / 0,711	0,743 $\pm$ 0,028	0,694-0,789	0,004
B	16	6	8,0	0,708 / 0,710	0,716 $\pm$ 0,022	0,675-0,753	-0,003
Combinées	28	11	9,2	0,710 / 0,711	0,729 $\pm$ 0,012	0,706-0,748	0,018*
1941 A	2	0	3,5	0,605 / 0,737	0,733 $\pm$ 0,066	0,592-0,819	-0,217**
B	2	0	3,3	0,511 / 0,716	0,463 $\pm$ 0,088	0,328-0,649	-0,402**
Combinées	4	0	4,5	0,638 / 0,727	0,676 $\pm$ 0,041	0,609-0,759	-0,139*
Témoin A	7	5	6,8	0,686 / 0,738	0,687 $\pm$ 0,046	0,594-0,763	-0,075**
B	1	0	2,3	0,406 / 0,640	nd	nd	-0,576**
Combinées	8	5	6,3	0,610 / 0,689	0,685 $\pm$ 0,036	0,616-0,744	-0,129*

$H_E$  : hétérozygotie attendue,  $H_O$  : hétérozygotie observée, ES : erreur standard. IC : intervalle de confiance de  $R$ . Seuil de signification pour le coefficient de consanguinité (1 200 randomisations) : \* $p < 0,01$  et \*\* $p < 0,001$ .

Tableau 6. Estimation du taux de migration  $Nm$  (au dessus de la diagonale) et du  $F_{ST}$  (en dessous de la diagonale) entre les paires de sous-populations. Tous les  $F_{ST}$  sont significatifs ( $p < 0,001$ ; 1 023 permutations).

Sous-populations	1996 A	1996 B	1989 A	1989 B	1973 A	1973 B	1941 A	1941 B	Témoins A	Témoins B
1996 A	—	5,6	3,3	3,5	4,6	5,9	2,1	1,4	4,7	0,9
1996 B	0,043	—	4,2	4,8	7,2	14,5	1,8	1,5	5,9	0,9
1989 A	0,070	0,056	—	2,8	3,3	3,7	1,6	1,1	3,3	0,8
1989 B	0,067	0,050	0,083	—	4,0	4,9	1,6	1,4	3,7	0,8
1973 A	0,052	0,033	0,071	0,059	—	7,1	3,0	1,2	4,6	0,8
1973 B	0,041	0,017	0,063	0,048	0,034	—	2,1	1,6	5,7	0,9
1941 A	0,106	0,120	0,138	0,137	0,077	0,107	—	0,9	2,9	0,6
1941 B	0,148	0,143	0,182	0,153	0,179	0,139	0,222	—	2,4	0,6
Témoins A	0,051	0,041	0,070	0,064	0,051	0,042	0,080	0,093	—	1,1
Témoins B	0,224	0,214	0,229	0,250	0,232	0,226	0,290	0,311	0,190	—

Tableau 7. Résultats de l'analyse de variance moléculaire pour l'ensemble des sous-populations de l'aire d'étude.

Source de la variation	Somme des carrés	Composantes de la variance	Pourcentage de la variation
Entre les feux	2 066,1	0,009	0,45
Entre les placettes dans les feux	2 393,8	0,238	11,30*
Entre les individus dans les placettes	37 265,9	1,864	88,25*
Total	41 725,8	2,112	

\* :  $p \leq 0.05$

## Références bibliographiques

- Aars, J., et R. A. Ims 2000. Population dynamic and genetic consequences of spatial density-dependent dispersal in patchy populations. *American Naturalist*. **155**: 252-265.
- Begon, M., J. L. Harper, et C. R. Townsend 1996. *Ecology*, 3rd edition. Blackwell Science, Cambridge. 1068 p.
- Belkhir, K., P. Borsa, L. Chikhi, N. Raufaste, et F. Bonhomme 2004. GENETIX, logiciel sous Windows<sup>TM</sup> pour la génétique des populations., Laboratoire Génome, Populations, Interactions CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France).
- Bohonak, A. J. 1999. Dispersal, gene flow, and population structure. *Quarterly Review of Biology*. **74**: 21-45.
- Bourke, A. F. G., et J. Heinze 1994. The ecology of communal breeding: the case of multiple-queen lepto thoracine ants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Science*. **345**: 359-372.
- Bourke, A. F. G., et N. R. Franks 1995. *Social evolution in ants*. Princeton University Press, Princeton. 529 p.
- Bourke, A. F. G., H. A. A. Green, et M. W. Bruford 1997. Parentage, reproductive skew and queen turnover in a multiple-queen ant analysed with microsatellites. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Science*. **264**: 277-283.

- Buddle, C. M., J. R. Spence, et D. W. Langor 2000. Succession of boreal forest spider assemblages following wildfire and harvesting. *Ecography*. **23**: 424-436.
- Cook, J. M., et R. H. Crozier 1995. Sex determination and population biology in the Hymenoptera. *Trends in Ecology & Evolution*. **10**: 281-286.
- Cowan, D. P., et J. K. Stahlhut 2004. Functionally reproductive diploid and haploid males in an inbreeding hymenopteran with complementary sex determination. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **101**: 10374-10379.
- Crozier, R. H., et P. Pamilo 1996. *Evolution of social insect colonies*. Oxford University Press, Oxford. 306 p.
- Environnement Canada 2003. Normales Climatiques au Canada, 1971-2000, Service Météorologique du Canada. Available on the Internet: <[http://climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate\\_normals/](http://climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/)>.
- Evans, J. D. 1993. Parentage analyses in ant colonies using simple sequence repeat loci. *Molecular Ecology*. **2**: 393-397.
- Excoffier, L., G. Laval, et S. Schneider 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* (submitted).
- Foitzik, S., et J. Heinze 1998. Nest site limitation and colony takeover in the ant *Leptothorax nylanderi*. *Behavioral Ecology*. **9**: 367-375.

- Foitzik, S., M. Haberl, J. Gadau, et J. Heinze 1997. Mating frequency of *Leptothorax nylanderi* ant queens determined by microsatellite analysis. *Insectes Sociaux*. **44**: 219-227.
- Francoeur, A. 1983. The ant fauna near the tree-line in northern Quebec (Formicidae, Hymenoptera). *Nordicana*. **47**: 177-180.
- Francoeur, A., et D. Pépin 1975. Productivité de la fourmi *Formica dakotensis* dans la pessière tourbeuse. I. Densité observée et densité estimée des colonies. *Insectes Sociaux*. **22**: 135-150.
- Frankham, R., J. D. Ballou, et D. A. Briscoe 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge. 617 p.
- Goodnight, C. J. 2004. Metapopulation quantitative genetics: the quantitative genetics of population differentiation. *In* I. Hanski et O. E. Gaggiotti. *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Elsevier Academic Press, Burlington, MA. 199-223.
- Goudet, J. 1995. FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity*. **86**: 485-486.
- Guo, S. W., et E. A. Thompson 1992. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometrics*. **48**: 361-372.
- Hamaguchi, K., Y. ItÅ', et O. Takenaka 1993. GT dinucleotide repeat polymorphisms in a polygynous ant, *Leptothorax spinosior* and their use for measurement of relatedness. *Naturwissenschaften*. **V80**: 179.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford. 328 p.

- Hartl, D. L., et A. G. Clark 1997. Principles of Population Genetics, 3rd edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland. 542 p.
- Heinze, J. 1993. Habitat structure, dispersal strategies and queen number in two boreal *Leptothorax* ants. *Oecologia*. **96**: 32-39.
- Heinze, J. 1994. Genetic colony and population structure of the ant *Leptothorax* cf. *canadensis*. *Canadian Journal of Zoology*. **72**: 1477-1480.
- Herbers, J. M. 1986a. Effects of ecological parameters on queen number in *Leptothorax longispinosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. **59**: 675-686.
- Herbers, J. M. 1986b. Nest site limitation and facultative polygyny in the ant *Leptothorax longispinosus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **19**: 115-122.
- Herbers, J. M. 1993. Ecological determinants of queen number in ants. *In* L. Keller. Queen number and sociality in insects. Oxford University Press, Oxford. 262-293.
- Krieger, M. J. B., K. G. Ross, C. W. Y. Chang, et L. Keller 1999. Frequency and origin of triploidy in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Heredity*. **82**: 142-150.
- Luikart, G., et J. M. Cornuet 1998. Empirical evaluation of a test for identifying recently bottlenecked populations from allele frequency data. *Conservation Biology*. **12**: 228-237.
- Luikart, G., F. W. Allendorf, J. M. Cornuet, et W. B. Sherwin 1998. Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks. *Journal of Heredity*. **89**: 238-247.

- Mäki-Petäys, H., A. Zakharov, L. Viljakainen, J. Corander, et P. Pamilo 2005. Genetic changes associated to declining populations of *Formica* ants in fragmented forest landscape. *Molecular Ecology*. **14**: 733-742.
- McCauley, D. E. 1995. Effects of population dynamics on genetics in mosaic landscapes. *In* L. Hansson, L. Farhig, et G. Merriam. *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Chapman & Hall, London. 178-198.
- Pamilo, P., P. Gertsch, P. Thoren, et P. Seppä 1997. Molecular population genetics of social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **28**: 1-25.
- Parisien, M. A., et L. Sirois 2003. Distribution and dynamics of tree species across a fire frequency gradient in the James Bay region of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. **33**: 243-256.
- Passera, L., et S. Aron 2005. *Les fourmis: comportement, organisation sociale et évolution*. Les Presses scientifiques du CNRC, Ottawa, Canada. 480 p.
- Piry, S., G. Luikart, et J. M. Cornuet 1999. BOTTLENECK: A computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data. *Journal of Heredity*. **90**: 502-503.
- Prout, T. 1981. A note on the island model with sex dependent migration. *Theoretical and Applied Genetics*. **59**: 327-332.
- Punntila, P., Y. Haila, J. Niemelä, et T. Pajunen 1994. Ant communities in fragments of old-growth taiga and managed surroundings. *Annales Zoologica Fennici*. **31**: 131-144.
- Queller, D. C., et K. F. Goodnight 1989. Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution*. **43**: 258-275.

- Raymond, M., et F. Rousset 1995. Genepop (Version-1.2) - Population-Genetics Software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity*. **86**: 248-249.
- Ross, K. G. 2001. Molecular ecology of social behaviour: analyses of breeding systems and genetic structure. *Molecular Ecology*. **10**: 265-284.
- Rowe, J. S., et G. W. Scotter 1973. Fire in the boreal forest. *Quaternary Research*. **3**: 444-464.
- Rüppell, O., J. Heinze, et B. Holldobler 2001. Genetic and social structure of the queen size dimorphic ant *Leptothorax cf. andrei*. *Ecological Entomology*. **26**: 76-82.
- Rüppell, O., M. Stratz, B. Baier, et J. Heinze 2003. Mitochondrial markers in the ant *Leptothorax rugatulus* reveal the population genetic consequences of female philopatry at different hierarchical levels. *Molecular Ecology*. **12**: 795-801.
- Stockwell, C. H., J. C. McGlynn, R. F. Emslie, B. V. Sanford, A. W. Norris, J. A. Donaldson, W. F. Fahrid, et K. L. Currie 1968. Geology of the Canadian Shield. *In* R. J. W. Douglas. *Geology and economic minerals of Canada. Part A. Geological Survey of Canada, Ottawa, Ont. Econ. Geol. Rep. 1.* 49-165.
- Trivers, R. L., et H. Hare 1976. Haplodipoidy and the evolution of the social insects. *Science*. **191**: 249-263.
- With, K. A. 2004. Metapopulation dynamics: Perspectives from Landscape Ecology. *In* I. Hanski et O. E. Gaggiotti. *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Elsevier Academic Press, Burlington, MA. 23-44.

Yamauchi, K., T. Yoshida, T. Ogawa, S. Itoh, Y. Ogawa, S. Jimbo, et H. T. Imai 2001.  
Spermatogenesis of diploid males in the formicine ant, *Lasius sakagamii*. *Insectes  
Sociaux*. **48**: 28-32.

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES

### Colonisation des débris ligneux par les Formicidae en forêt boréale

La présente étude a mis en exergue que les débris ligneux constituent d'importants sites de nidification pour les fourmis en forêt boréale. En effet, les fourmis colonisent rapidement les débris introduits à la suite d'incendie et la colonisation de ces structures persiste pendant au moins 60 ans après les feux. Huit espèces ont été retrouvées à l'intérieur des débris et parmi celles-ci, deux sont dominantes soit *Leptothorax* cf. *canadensis* et *Myrmica alaskensis*. La densité des nids augmente constamment dans les 30 premières années suivant le feu et diminue par la suite pour atteindre un minimum dans les parcelles de feu de 1941.

La colonisation des nouveaux habitats créés par les feux serait reliée au besoin spécifique en habitats et en sites de nidification. Les débris ligneux ont 35 fois plus de chance d'être colonisés par les fourmis s'ils sont sous la forme de bille au sol. Il existerait une interaction positive entre *L.* cf. *canadensis* et les longicornes noirs (*Monochamus scutellatus*). En effet, les galeries creusées par ces derniers en début de succession faciliteraient la colonisation subséquente des débris ligneux par cette petite fourmi. Les nids de la majorité des espèces se retrouvent principalement dans l'aubier et/ou le cœur et le volume occupé dans le débris varie grandement entre les espèces. La colonisation du bois mort par les fourmis modifient le ratio C : N en important de l'azote. Il s'agit certainement

d'un apport allogène de la part des fourmis. Ces résultats sont particulièrement intéressants pour comprendre le rôle des fourmis dans la décomposition du bois après feu.

### **Stratégies de dispersion et de colonisation de *Leptothorax cf. canadensis***

La structure génétique des populations de *L. cf. canadensis* est affectée par le caractère hautement dynamique des incendies dans ce secteur de la forêt boréale. En effet, les feux éliminent l'ensemble des colonies de cette fourmi présentes dans un territoire donné et crée par la même occasion une multitude de sites de nidification potentiels, libres de compétition. Les colonies essentiellement monogynes provenant de différentes populations produisent des individus sexués qui optent pour une stratégie de dispersion à grande échelle. Ceci a pour effet de créer une mosaïque de populations à l'intérieur des peuplements brûlés et de maintenir un état de déséquilibre génétique au sein de la population ainsi qu'à l'intérieur des différentes sous-populations.

Un excès d'hétérozygotes a été détecté dans chacune des sous-populations à l'intérieur des feux. Quatre facteurs principaux pourraient expliquer cet excès, soient des goulots d'étranglement génétique récents, un système de détermination du sexe favorisant l'hétérogamie, une migration importante entre les sites de même qu'une dispersion biaisée entre les femelles et les mâles. Dans l'ensemble, la différenciation génétique entre les sous-populations est modérée ( $F_{ST} = 0,117$ ) et il n'existe pas de relation entre la distance génétique et la distance géographique. La partition de la variation génétique indique que les

sous-populations d'un même feu sont génétiquement plus différenciées que les populations entre les feux. Ainsi, dans un milieu instable comme la forêt boréale, modelée par les incendies, la structure génétique d'une population serait davantage déterminée par la migration plutôt que par les processus post-colonisations comme la dérive génique et les mutations.

### **Ouverture et perspectives de recherche**

Les fourmis sont reconnues pour leur dominance et ont même acquis le titre d'architectes écosystémiques dans plusieurs écosystèmes (Agosti *et al.* 2000; Folgarait 1998). La compréhension du rôle de ces insectes dans le processus de dégradation des débris ligneux en forêt boréale après feu et dans le cyclage du carbone en général requiert davantage de précisions. Comme elles occupent les débris ligneux pendant toute la durée du processus de décomposition, les fourmis pourraient être une des principales voies de fragmentation et d'inoculation de souches fongiques. La présente étude ayant mis en exergue un effet de facilitation de la part des longicornes sur la colonisation subséquente par les fourmis, il se pourrait qu'il existe d'autres types de relation entre des colonisateurs précoces et le niveau d'occupation des débris par les Formicidae. Enfin, les fourmis pourraient également être un véhicule considérable dans la dynamique des nutriments importés à l'intérieur des débris ligneux.

La présente étude a démontré l'intérêt de l'utilisation de marqueurs génétiques dans la détermination des processus de dispersion et de colonisation de nouveaux habitats créés par des perturbations comme les feux de forêt. Des études comparant différentes régions de la forêt boréale pourraient être réalisées afin de vérifier comment la fréquence des feux module la structure génétique de cette espèce. De plus, l'examen de la structure génétique d'autres espèces de Formicidae pourrait également révéler comment les écosystèmes modelés par les incendies imposent des contraintes sélectives sur la structure sociale et les stratégies de dispersion de ces insectes. Enfin, il est primordial d'étudier la génétique des populations à l'intérieur de processus naturels à grande échelle spatiale afin d'avoir des référentiels pour des études d'impact de fragmentation d'habitats.

## BIBLIOGRAPHIE

- Agosti, D., J. D. Majer, L. E. Alonso, et T. R. Schultz 2000. *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 280 p.
- Ausmus, B. S. 1977. Regulation of wood decomposition rates by arthropod and annelid population. *Ecological Bulletin*. **25**: 180-192.
- Begon, M., J. L. Harper, et C. R. Townsend 1996. *Ecology*, 3rd edition. Blackwell Science, Cambridge. 1068 p.
- Bohonak, A. J. 1999. Dispersal, gene flow, and population structure. *Quarterly Review of Biology*. **74**: 21-45.
- Bonan, G. B., et H. H. Shugart 1989. Environmental factors and ecological processes in boreal forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **20**: 1-28.
- Boulanger, Y. 2004. Succession saproxylique et cyclage du bois après feu dans le nord de la forêt boréale du Québec. Mémoire de Maîtrise, Université du Québec à Rimouski, Rimouski. 146 p.
- Boulanger, Y., et L. Sirois 2006. Postfire dynamics of black spruce coarse woody debris in northern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. **36**: 1770-1780.
- Bourgeau-Chavez, L. L., M. E. Alexander, B. J. Stocks, et E. S. Kasischke 2000. Distribution of forest ecosystems and the role of fire in the North American boreal

- region. In E. S. Kasischke et B. J. Stocks. Fire, climate change, and carbon cycling in the boreal forest. Springer-Verlag, New York. 111-131.
- Bourke, A. F. G., et J. Heinze 1994. The ecology of communal breeding: the case of multiple-queen leptothoracine ants. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Science. **345**: 359-372.
- Bourke, A. F. G., et N. R. Franks 1995. Social evolution in ants. Princeton University Press, Princeton. 529 p.
- Butts, S. R., et W. C. McComb 2000. Associations of forest-floor vertebrates with coarse woody debris in managed forests of western Oregon. Journal of Wildlife Management. **64**: 95-104.
- Dornhaus, A., N. R. Franks, R. M. Hawkins, et H. N. S. Shere 2004. Ants move to improve: colonies of *Leptothorax albipennis* emigrate whenever they find a superior nest site. Animal Behaviour. **67**: 959-963.
- Ecke, F., O. Löfgren, B. Hörnfeldt, U. Eklund, P. Ericsson, et D. Sörlin 2001. Abundance and diversity of small mammals in relation to structural habitat factors. Ecological Bulletin. **49**: 165-172.
- Foitzik, S., V. L. Backus, A. Trindl, et J. M. Herbers 2004. Ecology of *Leptothorax* ants: impact of food, nest sites, and social parasites. Behavioral Ecology and Sociobiology. **55**: 484-493.
- Folgarait, P. J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. Biodiversity and Conservation. **7**: 1221-1244.

- Francoeur, A. 1983. The ant fauna near the tree-line in northern Quebec (Formicidae, Hymenoptera). *Nordicana*. **47**: 177-180.
- Frankham, R., J. D. Ballou, et D. A. Briscoe 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge. 617 p.
- Grove, S. J. 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **33**: 1-23.
- Hammond, H. E. J., D. W. Langor, et J. R. Spence 2004. Saproxylic beetles (Coleoptera) using *Populus* in boreal aspen stands of western Canada: spatiotemporal variation and conservation of assemblages. *Canadian Journal of Forest Research*. **34**: 1-19.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford. 328 p.
- Harmon, M. E., J. F. Franklin, F. J. Swanson, P. Sollins, S. V. Gregory, J. D. Lattin, N. H. Anderson, S. P. Cline, N. G. Aumen, J. R. Sedell, G. W. Lienkaemper, K. Cromack Jr., et K. W. Cummins 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*. **15**: 133-302.
- Hartl, D. L., et A. G. Clark 1997. *Principles of Population Genetics*, 3rd edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland. 542 p.
- Herbers, J. M. 1986a. Nest site limitation and facultative polygyny in the ant *Leptothorax longispinosus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **19**: 115-122.
- Herbers, J. M. 1986b. Effects of ecological parameters on queen number in *Leptothorax longispinosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. **59**: 675-686.

- Hölldobler, B., et E. O. Wilson 1990. The ants. Harvard University Press, Cambridge, Mass. xii + 732 p.
- Lafleur, B., R. L. Bradley, et A. Francoeur 2002. Soil modifications created by ants along post-fire chronosequence in lichen-spruce woodland. *Écoscience*. **9**: 63-73.
- Lampainen, J., T. Kuuluvainen, T. H. Wallenius, L. Karjalainen, et I. Vanha-Majamaa 2004. Long-term forest structure and regeneration after wildfire in Russian Karelia. *Journal of Vegetation Science*. **15**: 245-256.
- MacArthur, R. H., et E. O. Wilson 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton. 203 p.
- McKenny, H. C., W. S. Keeton, et T. M. Donovan 2006. Effects of structural complexity enhancement on eastern red-backed salamander (*Plethodon cinereus*) populations in northern hardwood forests. *Forest Ecology and Management*. **230**: 186-194.
- McPeck, M. A., et R. D. Holt 1992. The Evolution of dispersal in Spatially and temporally varying environments. *American Naturalist*. **140**: 1010-1027.
- Mori, A., E. Mizumachi, T. Osono, et Y. Doi 2004. Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management*. **196**: 287-297.
- Nkem, J. N., L. A. L. de Bruyn, C. D. Grant, et N. R. Hulugalle 2000. The impact of ant bioturbation and foraging activities on surrounding soil properties. *Pedobiologia*. **44**: 609-621.
- Pamilo, P., P. Gertsch, P. Thoren, et P. Seppa 1997. Molecular population genetics of social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **28**: 1-25.

- Passera, L., et S. Aron 2005. Les fourmis: comportement, organisation sociale et évolution. Les Presses scientifiques du CNRC, Ottawa, Canada. 480 p.
- Punttila, P., et Y. Haila 1996. Colonisation of a burned forest by ants in the southern Finnish boreal forest. *Silva Fennica*. **30**: 421-435.
- Punttila, P., Y. Haila, et H. Tukiola 1996. Ant communities in taiga clearcuts: habitat effects and species interactions. *Ecography*. **19**: 16-28.
- Ross, K. G. 2001. Molecular ecology of social behaviour: analyses of breeding systems and genetic structure. *Molecular Ecology*. **10**: 265-284.
- Rowe, J. S., et G. W. Scotter 1973. Fire in the boreal forest. *Quaternary Research*. **3**: 444-464.
- Siitonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletin*. **49**: 11-41.
- Vepsäläinen, K., et B. Pisarski 1982. Assembly of island ant communities. *Annales Zoologici Fennici*. **19**: 327-335.