

CONVENTIONS
SCIENCES DE LA VIE
ZOOLOGIE APPLIQUÉE

N° 13

2002

Étude de l'invasion de la Nouvelle-Calédonie par la fourmi
pionnière *Wasmannia auropunctata* (Roger) : modalités,
impact sur la diversité et le fonctionnement
des écosystèmes, moyens d'une maîtrise de la nuisance.

Programme INWASCAL
Rapport final

Jean CHAZEAU, Hervé JOURDAN, Julien LE BRETON

D'après les travaux réalisés par :

François-Xavier ANDRÉS

Lydia BONNET DE LARBOGNE

Alain DEJEAN

Thibaut DELSINNE

Julien FOUCAUD

Djoël KONGHOULEUX

Nora MAIROUCH

Samuel PINNA

Tana POTIAROA

Ross SADLIER



Convention IRD-GIP Ecofor
N° 2000-05



Institut de recherche
pour le développement

CONVENTIONS
SCIENCES DE LA VIE
ZOOLOGIE APPLIQUÉE

N° 13

2002

Étude de l'invasion de la Nouvelle-Calédonie par
la fourmi pionnière *Wasmannia auropunctata* (Roger):
modalités, impact sur la diversité et le fonctionnement
des écosystèmes, moyens d'une maîtrise
de la nuisance.

Programme INWASCAL
Rapport final

Jean CHAZEAU, Hervé JOURDAN, Julien LE BRETON

D'après les travaux réalisés par :

François-Xavier ANDRES

Lydia BONNET DE LARBOGNE

Alain DEJEAN

Thibaut DELSINNE

Julien FOUCAUD

Djoël KONGHOULEUX

Nora MAIROUCH

Samuel PINNA

Tana POTIAROA

Ross SADLIER

Convention IRD-GIP Ecofor
N° 2000-05



Institut de recherche
pour le développement

22 DEC. 2003

076
RAU PLA
C.H.A.

MF

#2 30745
24x A* 31658



010060577

© IRD, Nouméa, 2002

Andrés, F.-X.
/Bonnet de Larbogne, L.
/Chazeau, J.
Dejean, A.
Delsinne, T.
Foucaud, J.
/Jourdan, H.
/Le Breton, J.
/Konghouleux, J.
Maïrouch, N.
Pinna, S.
/Potiaroa, T.
Sadlier, R.

Étude de l'invasion de la Nouvelle-Calédonie par la fourmi pionnière *Wasmannia auropunctata* (Roger) : modalités, impact sur la diversité et le fonctionnement des écosystèmes, moyens d'une maîtrise de la nuisance. Programme INWASCAL. Rapport final

Nouméa : IRD. Décembre 2002. 193 p.
Conv. : Sci. Vie ; Zool. Appliquée ; 13

INTRODUCTION D'ESPECES ; ESPECE ALLOGENE ; INSECTE NUISIBLE ; METHODE DE LUTTE ; WASMANNIA AUROPUNCTATA ; UNICOLONIALITE ; COMPETITIVITE / NOUVELLE CALEDONIE

INTRODUCTION : LE CADRE, L'EQUIPE, LES TRAVAUX	7
1 - WASMANNIA AUROPUNCTATA : TAXONOMIE, MORPHOLOGIE BIOLOGIE 9	
Taxonomie	9
Morphologie	10
Ouvrières	10
Sexués	10
Stades pré-imaginaux	11
Biologie	11
Polygynie et unicolonialité	11
Compétitivité	12
Régime alimentaire	12
Nidification	13
Développement et production des sexués	13
Bibliographie	14
2 - INVASION WASMANNIA : UN HISTORIQUE	19
Wasmannia auropunctata dans son aire d'origine	19
Wasmannia auropunctata dans le monde	19
Wasmannia auropunctata en Nouvelle-Calédonie	20
Origine de l'invasion	20
Vecteurs de la dispersion	20
Invasion des milieux natifs	21
Perspectives	21
Bibliographie	22
3 - EXPRESSION DE WASMANNIA DANS LES MILIEUX CULTIVES EN NOUVELLE-CALEDONIE : LE CAS DE LA CAFERIE FAMILIALE	25
Matériel et méthode	25
Matériel	25
Stations retenues	25
Conditions de l'échantillonnage	26
Traitement des échantillons, indices retenus et traitement des données	26
Résultats exploités	27
L'envahisseur <i>Wasmannia auropunctata</i>	27
Autres espèces de la myrmécofaune	28
Analyse multivariables	29
Discussion	29
Expression de <i>Wasmannia</i> et des autre fourmis	29
Facteurs explicatifs de l'expression de <i>Wasmannia</i>	30
Conclusion	31

Bibliographie	33
4 – EXPRESSION ET IMPACT DE WASMANNIA AUROPUNCTATA DANS LES MILIEUX NATURELS NEO-CALEDONIENS	35
Introduction	35
Expression de Wasmannia dans une forêt sclérophylle néo-calédonienne et impact sur la myrmécofaune et sur l'herpétofaune	37
Présentation générale	37
Etude de l'expression de <i>Wasmannia</i> dans les différents milieux	39
Etude de la répartition de <i>Wasmannia</i> au moyen d'appâts	46
Discussion générale sur la myrmécofaune	47
Etude de l'herpétofaune	49
Bibliographie	55
Expression de Wasmannia dans une forêt dense humide et impact sur la myrmécofaune native de litière	57
Méthode	57
Résultats	58
Discussion	60
Bibliographie	61
5 - FACTEURS DU SUCCES INVASIF : L'UNICOLONIALITE	65
Introduction	65
Etude éthologique de l'unicolonialité chez <i>Wasmannia auropunctata</i> en Nouvelle-Calédonie	66
Matériels et méthodes	66
Résultats	67
Discussion	68
Bibliographie	69
Etude comparée des conditions de la nidification dans deux milieux naturels néo-calédoniens	74
Matériels et Méthodes	74
Résultats	76
Discussion	81
Conclusion	85
Bibliographie	88
6 - FACTEURS DU SUCCES INVASIF : LA COMPETITIVITE	89
Etude de la compétition pour les ressources alimentaires dans une forêt sclérophylle	89
Matériel et méthode	89
Résultats	91
Discussion	97
Bibliographie	97
Mécanisme de l'éviction des autres espèces : vérification de l'hypothèse des substances répulsives	98
Matériel et méthodes	98
Résultats	98
Discussion	99
Bibliographie	100
7 - NUISANCE DE WASMANNIA : LES PERTURBATIONS INDUITES ET LEUR PERCEPTION PAR L'HOMME	103
Perturbations des activités humaines induites par <i>Wasmannia auropunctata</i>	103

Perturbations économiques :	103
Problèmes d'hygiène publique	103
Autres perturbations induites	104
Wasmannia auropunctata, une espèce auxiliaire ?	105
Bibliographie	105
Nuisance perçue par l'Homme	107
Problématique	107
Contextes sociaux de l'étude	108
Matériel et méthodes	111
Résultats obtenus dans les tribus de Thio	113
Résultats obtenus dans les squats	120
Discussion	123
Conclusion	130
Bibliographie	132
8 - CONTROLE DE WASMANNIA AUROPUNCTATA	137
Contrôle de Wasmannia : les techniques mises en oeuvre	137
Techniques utilisées hors de Nouvelle-Calédonie	137
Divers essais de contrôle en Nouvelle-Calédonie	137
Techniques d'empoisonnement des colonies	138
Premier essai de contrôle en caférie	138
Matériel et méthode	139
Résultats	140
Second essai de contrôle en caférie	142
Objectifs et conditions choisies pour le traitement	143
Matériel et méthode	144
Résultats	146
Discussion	147
Essai de contrôle en forêt sclérophylle envahie	149
Objectif	149
Matériel et méthode	149
Résultats	150
Discussion	153
Essai de contention de Wasmannia sur un front d'invasion en forêt sclérophylle	155
Objectif	155
Matériel et méthode	155
Résultats	156
Discussion	157
Discussion de l'effet des traitements appliqués	158
Perspectives de contrôle de l'envahisseur	162
Bibliographie	164
9 – ETUDES EN COURS	167
Interactions de Wasmannia auropunctata et des espèces de la myrmécofaune néo-calédonienne : modalités de l'agression	167
Matériel et méthode	168
Résultats préliminaires résumés	169
Discussion	171

Etude de trois facteurs écologiques susceptibles d'expliquer la progression de <i>Wasmannia auropunctata</i> dans un milieu forestier sclérophylle néo-calédonien	172
Le milieu	172
Phase de localisation des fronts	173
Phase expérimentale	173
Caractérisation des écosystèmes représentatifs des groupements végétaux de basse altitude du grand Sud calédonien et de la vallée de la Tontouta : étude de la myrmécofaune et de l'herpétofaune	177
Matériel et méthode	177
Etude de la myrmécofaune	177
Etude de l'herpétofaune	178
Milieus étudiés	178
Choix des stations	178
Maquis de la vallée de la Tontouta	178
Maquis du Sud	179
Résultats partiels pour la myrmécofaune	179
Maquis de la vallée de la Tontouta	179
Maquis du Sud	180
Résultats partiels pour l'herpétofaune	180
Maquis de la vallée de la Tontouta	180
Maquis du Sud	180
Discussion	180
Richesse des milieux	180
Première analyse de l'état des milieux	180
Bibliographie	181
CONCLUSION	183

Introduction : le cadre, l'équipe, les travaux

La Nouvelle-Calédonie est l'un des points sensibles de la planète en matière de conservation de la diversité biologique tropicale : elle y est exceptionnelle et très menacée. La richesse et l'originalité très fortes de la flore et de la faune, la persistance de nombreux groupes archaïques, la forte diversification de groupes plus récents sont expliquées par l'histoire géologique du territoire : une origine continentale gondwanienne, un très ancien isolement (80 millions d'années), un vaste et ancien recouvrement par des roches ultrabasiques (37 millions d'années) et un compartimentage marqué du relief. Cette originalité n'épargne pas au territoire une sensibilité élevée aux pressions d'invasion, qui est une composante du " syndrome insulaire ". La fragilité des milieux face aux agressions des espèces envahissantes est soulignée par les disparitions massives de vertébrés qui ont suivi l'arrivée de l'homme et de son commensal, le rat.

La fourmi *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hyménoptères, Formicidae, Myrmicinae) a été accidentellement introduite en Nouvelle-Calédonie entre 1955 et 1972. Originaire de l'Amérique tropicale, cette espèce pionnière a envahi depuis le début du siècle plusieurs territoires en zone tropicale. Généralement discrète dans son aire d'origine, l'espèce n'a suscité que peu d'intérêt jusqu'à l'invasion de l'archipel des Galápagos et celle de la Nouvelle-Calédonie ne mobilise l'attention de la société, en raison d'un fort impact environnemental.

Le programme INWASCAL (Invasion de *Wasmannia* en Nouvelle-Calédonie) a été proposé pour tenter de préciser les modalités de cet impact dans différents milieux naturels ou anthropiques et d'inventorier les voies d'un contrôle de l'envahisseur. Il a été conduit entre 1999 et 2002 par une équipe de l'US001 de l'IRD « Biodiversité terrestre et Environnement dans le Pacifique tropical ». Cette équipe est composée d'un chercheur (J. Chazeau, DR) et de trois techniciens : L. Bonnet de Larbogne, TCS, D. Konghouleux et T. Potiaroa, AJTR). Elle a été renforcée par l'accueil en 2001-2002 d'un jeune chercheur, ancien doctorant du laboratoire (H. Jourdan, ATER de l'Université de Toulouse 3) et d'un étudiant de la même Université (J. Le Breton), en maîtrise puis en thèse. Ce dernier aussi été un lien avec l'équipe partenaire de A. Dejean, Professeur à l'Université de Toulouse 3, qui est son Directeur de thèse. La plus grande partie des travaux s'est faite dans les laboratoires du centre IRD de Nouméa et sur différents terrains en Nouvelle-Calédonie. J. Le Breton est parti les poursuivre en Guyane au 3^{ème} trimestre 2002, avec l'équipe d'A. Dejean.

Un premier rapport d'étape (novembre 2000) a couvert les activités conduites en 1999 et 2000. Certaines composantes, programmées pour la première année (dans la soumission à l'appel à propositions 1999) et engagées avant la signature effective de la convention le 28 janvier 2000, n'ont pas été dissociées de l'ensemble exposé. Les activités ont porté sur :

- Une étude de l'envahisseur en milieu agricole : la caféie familiale (début du terrain 03/1998, fin 01/2000)
- L'expérimentation de 2 techniques de contrôle chimique en milieu agricole (caféie familiale ; début du terrain 04/1998, fin 05/2000).
- L'étude d'un front d'invasion en forêt dense humide sur sols issus de roches ultramafiques (forêt de la Rivière Bleue, Province Sud). En lère année, elle s'est accompagnée d'une étude méthodologique comparant la sensibilité de 2 appâts aux faibles densités de l'envahisseur (terrain : 07-08/1999 et 04-05/2000).
- L'étude des modalités de l'invasion d'un lambeau forestier sclérophylle mis en défens (forêt de Tié-Pouembout), incluant une étude des conditions de compétition de l'envahisseur avec les autres Formicidae (début du terrain 02/2000, achèvement 07/2001).

Deux étudiants en maîtrise, accueillis et encadrés pendant cette période, ont participé activement aux travaux : J. Le Breton, Université de Toulouse, pour l'étude d'un front d'invasion en forêt dense humide sur ultramafique ; T. Delsinne, Université des Sciences et Techniques de Lille, pour l'étude de

la compétition entre l'envahisseur et la faune locale des Formicidae en forêt sclérophylle.

Un second rapport d'étape a couvert les activités conduites pendant le 3ème trimestre de 2000 et les 3 premiers trimestres de 2001 dans le cadre du programme INWASCAL. Les activités exposées ont porté sur :

- L'achèvement et l'exploitation des résultats de l'étude de l'invasion de la relique forestière sclérophylle mise en défens à Tiéa-Pouembout et de ses conséquences pour la myrmécofaune et l'herpétofaune locales. Cette étude a précisé les conditions de la compétition pour les ressources alimentaires chez les fourmis présentes à Tiéa.
- L'étude des conditions de la nidification de *Wasmannia* dans des milieux écologiquement contrastés où son succès colonisateur a paru différent : forêt sclérophylle (station de Pindaï) et forêt dense humide sur roches ultramafiques (station de Rivière Bleue).

Ces travaux ont été conduits avec la collaboration de 3 étudiants accueillis et encadrés : T. Delsinne (déjà cité au titre de 2000) ; François-Xavier Andrès, étudiant en DEA de l'Université d'Orléans pour l'étude des conditions de la nidification ; J. Le Breton, doctorant de l'Université de Toulouse, pour une étude éthologique, centrée sur *W. auropunctata*, de la compétition intra et interspécifique dans la guilde des fourmis en Nouvelle-Calédonie.

Le rapport final complète le compte-rendu des travaux effectués dans le cadre du programme pendant la 3ème année. Les travaux ont porté sur :

- Les conditions de la compétition entre *Wasmannia* et différentes espèces de la myrmécofaune locale, en forêt sclérophylle et en forêt dense humide.
- Les facteurs explicatifs des modalités de sa progression en forêt sclérophylle, par des manipulations du milieu naturel sur un front.
- Deux expériences de contrôle de l'envahisseur en caférie et forêt sclérophylle par des appâts toxiques. L'étude des possibilités par les mêmes techniques, de stabiliser un front en forêt sclérophylle, incluant une évaluation de l'impact sur la myrmécofaune locale.
- L'étude de l'expression de l'envahisseur dans les maquis sur sols issus de roches ultramafiques du Sud néo-calédonien.
- La perception de la nuisance par les populations dans un milieu humain péri-urbain perturbé (les « squats » de Nouméa) et un milieu rural traditionnel (en tribu sur la Côte Est)

Ces travaux ont été conduits avec la collaboration de 4 étudiants accueillis et encadrés : J. Le Breton (déjà cité); S. Pinna (Master, Université de Québec à Montréal pour les expériences de contrôle par appâts ; N. Maïrouch (DEA Aden, Université d'Orléans) pour l'étude de la nuisance perçue ; Julien Foucaud, étudiant en fin de 2è année de l'INA-PG pour les manipulations du milieu sur un front d'invasion.

Le rapport final ne reprend pas la chronologie qui vient d'être exposée. Il fait un point des connaissances sur la biologie de *Wasmannia auropunctata* et sur sa répartition dans le monde et en Nouvelle-Calédonie à la fin de 2002 et il retrace l'historique de cette invasion, qui reste une très sérieuse menace pour l'environnement des régions tropicales. Il traite ensuite de l'expression de *Wasmannia* dans différents milieux en Nouvelle-Calédonie, des facteurs étudiés de son succès colonisateur (unicolonialité, compétitivité dans la guilde), des travaux entrepris en juillet 2002 pour discriminer les facteurs du milieu qui sont susceptibles de limiter son établissement, de la nuisance et de sa perception dans différents milieux, des essais de lutte et des perspectives théoriques ou réalistes d'un contrôle de cette fourmi pionnière.

1 - *Wasmannia auropunctata* : Taxonomie, morphologie biologie

Hervé Jourdan & Jean Chazeau

Taxonomie

Le genre néotropical *Wasmannia* appartient à la sous-famille des Myrmicinae et regroupe 10 espèces (Tableau 1.1). Initialement classé dans la tribu des Tetramoriini par Wheeler (1910), il a été intégré par Emery en 1914 dans la tribu des Ochetomyrmecini avec les genres *Ochetomyrmex* et *Blepharidatta* (Nickerson 1983, Ulloa-Chacon 1990). Il est classé aujourd'hui dans la tribu des Blepharidattini, qui compte un seul autre genre (*Blepharidatta*) (Bolton 1995). Une révision taxonomique du genre est en cours (L. Tennant, Université d'Oklahoma). Un tel travail paraît indispensable, en particulier si on veut aborder l'aspect « parasites de l'espèce » dans une perspective de lutte biologique.

D'un point de vue phylogénétique, la tribu des Blepharidattini est jugée proche des Attini (fourmis champignonistes) (Schultz et Meier 1995, Dinitz et al. 1998, Wetterer et al. 1998). Mais Kugler (1978) souligne les affinités morphologiques de l'appareil piqueur avec celui des Solenopsidini. Brown (1973) a placé le genre *Wasmannia* en synonymie avec *Ochetomyrmex*, ce qui explique, malgré l'invalidation de cette proposition par Kempf (1975) puis Snelling (1981), que *W. auropunctata* soit nommée *Ochetomyrmex auropunctata* dans certains travaux (Nickerson 1983, Deyrup et Trager 1986, Williams et Wilson 1987, Hilburn et al. 1990).

Tableau 1.1. Répartition mondiale des espèces décrites dans le genre *Wasmannia*

Espèce	Origine du type	Amérique Centrale	Amérique du Sud	Région Caraïbes	Région Pacifique
<i>Wasmannia affinis</i> Santschi, 1929	Brésil	+	+		
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger) 1863	Cuba	+	+	+	+
<i>Wasmannia iheringi</i> Forel, 1908	Brésil		+		
<i>Wasmannia lutzi</i> Forel, 1908	Brésil		+		
<i>Wasmannia rochai</i> Forel, 1912	Brésil	+	+	+	
<i>Wasmannia scrobifera</i> Kempf, 1961	Surinam			+	
<i>Wasmannia sigmoidea</i> (Mayr) 1884	Guyane Française		+	+	
<i>Wasmannia sulcaticeps</i> Emery, 1894	Argentine		+		
<i>Wasmannia villosa</i> Emery, 1894	Brésil		+		
<i>Wasmannia williamsoni</i> Kusnezov, 1952	Argentine		+		

Wasmannia auropunctata a été décrite par Roger (1863) sous le nom de *Tetramorium auropunctatum*, à partir de spécimens récoltés à Cuba. En 1886, Forel remarque, sur des spécimens du Guatemala, des caractères qui lui font à placer l'espèce dans le genre *Ochetomyrmex* Mayr. En 1887, ce même auteur décrit le sous-genre *Tetramorium* (*Xiphomyrmex*), et lui assigne l'espèce. En 1893 enfin, il décrit le

genre *Wasmannia*, avec pour espèce-type *Wasmannia auropunctata* (Bolton 1995). Six taxons infrasécifiques ont été décrits. Mais leur statut taxonomique n'est pas clair : sous-espèces, races géographiques, races écologiques ou simples variétés morphologiques (Tableau 1.2).

W. auropunctata a été décrite à plusieurs reprises. Ces synonymes récents sont *Xiphomyrmex atomum* Santschi, 1914 (décrite du Gabon, synonymie par Wheeler 1922), *Wasmannia glabra* Santschi, 1931 (décrite de Guyane Française, synonymie par Kempf 1964), *Hercynia panamana* Enzmann, 1947 (décrite de Panama, synonymie par Brown 1948) (Bolton 1995).

Tableau 1.2. Répartition mondiale des sous-espèces décrites de *Wasmannia auropunctata*

Sous-espèce	Origine du type	Amérique Centrale	Amérique du Sud	Région Caraïbes	Région Pacifique
<i>Wasmannia auropunctata auropunctata</i> (Roger) 1863	Cuba	+	+	+	+
<i>Wasmannia auropunctata australis</i> Emery, 1894	Brésil		+		
<i>Wasmannia auropunctata laevifrons</i> Emery, 1894	Bolivie		+		
<i>Wasmannia auropunctata nigricans</i> Emery, 1906	Paraguay		+		
<i>Wasmannia auropunctata obscura</i> Forel, 1912	Colombie		+		
<i>Wasmannia auropunctata pulla</i> Santschi, 1931	Panama	+			
<i>Wasmannia auropunctata rugosa</i> (Forel) 1886	Guatemala	+	+		+

Morphologie

Ouvrières

Les ouvrières de *W. auropunctata* sont petites (1,2-1,5 mm), d'une couleur variant du brun doré au brun foncé. L'espèce est monomorphe (une seule caste d'ouvrières). La tête, dépourvue d'ocelles, est plus large que le thorax. L'antenne compte 11 articles, avec un scape long et une massue terminale de 3 articles, le dernier beaucoup plus long et plus large que les précédents. La fosse antennaire, bordée par une légère carène au dessus de l'œil, rejoint le bord externe de l'occiput. La mandibule a 5 dents, le palpe maxillaire est trisegmenté, le palpe labial bisegmenté. Les épaules du pronotum sont arrondies, le propodeum porte 2 longues épines, la suture promésototale est absente, la gouttière métanotale est faiblement marquée, les lobes métapleuraux sont présents. Le pétiole, plus haut que le postpétiole, est rectangulaire en vue de profil. La tête et le mésosome sont sculptés par de larges rides longitudinales et transversales. La pilosité clairsemée est formée de longs poils dressés. En vue dorsale, le premier tergite de l'abdomen recouvre quasiment l'ensemble du gastre. L'aguillon est développé.

Sexués

Les femelles fécondes, ou reines, sont plus grandes (4,5 à 5,0 mm), de coloration plus sombre que les

ouvrières. Leur postpétiole est plus court. La fosse antennaire est marquée, l'antenne compte 11 segments. La pilosité et les sculptures sont identiques à celles des ouvrières mais l'abdomen est lisse et luisant. Les ailes antérieures n'ont pas de cellule discoïde fermée. Les mâles ont une taille voisine de celle des femelles (4,2 à 4,5 mm) mais un corps plus grêle et l'antenne compte 13 articles. L'abdomen est allongé avec des genitalia proéminentes, dont les valves externes courbées sont aussi longues que les 2/5 de l'abdomen. Les pièces buccales sont atrophiées. La couleur est proche de celle des femelles, à l'exception des antennes, des pattes et des genitalia externes plus claires. La nervation alaire antérieure est identique à celle des reines.

Stades pré-imaginaux

Les 5 stades pré-imaginaux ont été décrits par Wheeler et Wheeler (1954). Les œufs sont ovales ($l = 0,22$ mm), avec un chorion lisse, blanc, translucide. A l'éclosion, les larves piriformes ($l = 0,3$ mm) sont transparentes et mobiles dans leur partie postérieure. Lorsque la larve atteint 1,2 mm, elle devient pré-nympe. Les nymphes ($l = 1,05$ mm) sont nues, d'un blanc opaque.

Biologie

L'espèce appartient au groupe fonctionnel des espèces vagabondes (« tramp species » : Hölldobler & Wilson 1990; Passera 1994; McGlynn 1999). Ces espèces possèdent des caractéristiques biologiques qui facilitent leur dissémination par les activités de l'Homme : polygynie, extension des colonies par « bouturage » des nids, unicolonialité, réduction ou suppression du vol nuptial, opportunisme alimentaire, opportunisme pour les sites de nidification, capacité à déplacer rapidement les nids quand on les perturbe.

Polygynie et unicolonialité

Aux Galapagos, en Nouvelle-Calédonie et au Vanuatu, l'espèce est polygyne. Les nids comptant plus de 10 reines ne sont pas rares et Fabres et Brown (1978) rapportent l'existence d'un nid avec plus d'une centaine de reines. Les ouvrières sont toujours stériles (Ulloa-Chacon et Cherix 1988). Les sociétés de *W. auropunctata* sont polycaliques, ce qui autorise des fusions ou divisions des nids, avec échanges de couvain, d'ouvrières et de reines (Ulloa-Chacon et Cherix 1989, 1994). L'espèce est réputée unicoloniale, au moins au niveau d'une localité, où l'on n'observe aucune agressivité entre les individus et où les nids sont interconnectés en réseau.

La fondation est dépendante : les reines sont incapables de fonder seules (Ulloa-Chacon 1990). Une reine vit 14 mois, contre 45 jours environ pour une ouvrière et quelques jours à quelques semaines pour un mâle. Au laboratoire, on constate une diminution de la fécondité individuelle (nombre moyen d'œufs pondus par reine) lorsque le nombre de reines augmente dans le nid, sans que cela soit lié à l'établissement d'une hiérarchie physiologique avec subordination de la ponte de certaines femelles à celle d'une dominante. L'augmentation du nombre de reines diminuerait l'attraction exercée par chacune sur les ouvrières et ces dernières seraient alors moins efficaces dans les soins offerts ; mais une inhibition phéromonale n'est pas exclue (Ulloa-Chacon 1990). L'acquisition de la maturité sexuelle est rapide : la ponte a lieu 24 à 48 h après la fécondation et le taux de fécondité est maximum chez les jeunes reines fécondées âgées de 1 à 2 mois (en moyenne 32,5 œufs/jour, maximum supérieur à 70 œufs/jour). Cette fécondité diminue avec l'âge, surtout à partir du 7^{ème} mois, même si les reines pondent jusqu'aux derniers jours de leur vie, avec une fécondité réduite de 85 % (Ulloa-Chacon et Cherix 1989, Ulloa-Chacon 1990). L'abondance du couvain a un effet inhibiteur sur la fécondité des reines (réduction de la ponte), en particulier l'abondance des larves au stade 2. Ceci peut traduire un phénomène de compétition pour la nourriture et les soins entre les reines et le couvain, ou une action inhibitrice de l'hormone de croissance.

L'inhibition de la fécondité, sous le contrôle du nombre de reines et de l'abondance du couvain, laisse présager un meilleur rendement dans les petites agrégations que dans les grandes agrégations. La structure en petites unités interconnectées permettrait donc de maximiser les capacités de reproduction. L'existence de calies sans reines, dédiées à l'élevage du couvain, permettrait de conserver un niveau de ponte élevé.

Cette structure en agrégats facilite aussi l'expansion des sociétés. Ulloa-Chacon (1990) indique que les agrégats R- se constituent à partir de petites sous-unités formées d'abord d'ouvrières qui dans un second temps déplacent du couvain (œufs et larves) à partir d'agrégats R+ (la mortalité des reines est aussi une cause de l'apparition d'agrégats R-). Ce phénomène se rapproche de celui décrit par Herbers (1993) pour les espèces à sociétés polydomiques : lors du "bourgeoisement" de nouvelles colonies les ouvrières commencent par préparer un nouveau nid à quelque distance du nid mère, puis transfèrent du couvain, des ouvrières et des reines inséminées. Ce mode de propagation expose peu les femelles, qui semblent maintenues de préférence dans des agrégats existants. Le processus pourrait permettre une augmentation continue de la densité des sociétés et des reproducteurs, avec une exploitation maximale des ressources du milieu.

Il est possible que certaines populations de la zone d'origine ne possèdent pas les caractères de polygynie et d'unicolonialité au même degré que les populations envahissantes.

Compétitivité

Malgré la lenteur de sa locomotion, *W. auropunctata* exploite efficacement les ressources alimentaires grâce à un recrutement de masse rapide et continu. Cette capacité est renforcée par la sécrétion, par les glandes mandibulaires, d'une molécule répulsive (2,5 diméthyl-3-isopentylpyrazine) qui lui permet d'exclure des ressources certaines espèces de fourmis avec lesquelles elle est en compétition (Smith 1936, Howard et al. 1982, Meier 1994). Cette phéromone appartient à la famille des alkylpyrazines dont la production est fréquente chez les Formicinae, Dolichoderinae, Ponerinae et Myrmicinae. Elle constituerait également un signal d'alerte pour le recrutement de masse d'autres ouvrières (Howard et al. 1982). L'agressivité envers les autres espèces est très marquée (Clark et al. 1982, Howard et al. 1982). Comme les *Solenopsis*, *W. auropunctata* utilise son aiguillon et son puissant venin (alcaloïdes ?) comme un moyen de défense et d'agression contre les autres fourmis et accessoirement pour la capture de proies (Schmidt 1986). Du fait de la faible taille de l'aiguillon, la piqûre est toujours infligée au niveau d'une membrane intersegmentaire.

Régime alimentaire

Le régime alimentaire de *W. auropunctata* est opportuniste et polyphage, avec un large spectre de ressources alimentaires (Clark et al. 1982, Lubin 1984, Torres 1984). L'espèce préfère les miellats d'homoptères : cet apport en carbohydrates représente jusqu'à 60 % du régime alimentaires (Lubin 1984, Clark et al. 1982). Delabie et al. (1994) ont montré qu'elle est capable de déplacer et d'établir des populations de cochenilles (*Planococcus citri*) en plantations de cacao. Mais *W. auropunctata* est aussi comme un prédateur agressif d'invertébrés et consomme occasionnellement de la matière organique en décomposition (Torres 1984a) ou des éléments végétaux (nectar floral ou extrafloral, graines, fleurs, débris végétaux, champignons...) (Clark et al. 1982, Lubin 1984, Horvitz et Schemske 1984, 1990, Torres 1984, Meier 1985, 1994). La consommation de graines intervient peu dans son régime alimentaire, par rapport à ce qui est observé chez d'autres tramps, comme *Solenopsis invicta* (Ready et Vinson 1995, Morrison et al. 1999). Néanmoins, Kaspari (1996) a montré qu'en forêt dense du Costa Rica, *W. auropunctata* fait partie des 20 espèces les plus fréquentes impliquées dans la consommation de graines dans les déjections d'oiseaux, avec une préférence pour les graines de petite taille (0,3 à 0,7mm). Clark et al. (1982) signalent une plus grande contribution des éléments végétaux au régime alimentaire de *W. auropunctata* en période sèche aux Galápagos (opportuniste alimentaire). Sa consommation de nectar extra-floral, source de carbohydrates alternative aux miellats d'Homoptères, est fréquente en région néotropicale. Elle a été observée sur les nectaires extra-floraux de Broméliacées, Cactacées, Costacées, Leguminosées, Mimosées, Moracées, Orchidacées, Passifloracées, Vochysiacées, Zingiberacées (Bentley 1977 in Pollard et Persard 1991, Horvitz et Schemske 1984, 1990, Meier 1985, Oliveira et al. 1987, Oliveira et Brandao 1991, Jaffe et al. 1995, Wetterer 1997). *W. auropunctata* participerait à la protection de ces plantes contre les herbivores (Schemske 1980, Oliveira et al. 1987, Koptur 1992, Tennant 1994). Selon Brandao et Paiva (1994), elle peut afficher un comportement de cleptobiose. Cet opportuniste alimentaire s'accompagne d'une activité continue des colonies aux Galápagos (Clark et al. 1982).

Nidification

Peu exigeante pour les sites de nidification, *W. auropunctata* ne construit pas de véritable fourmilière ou nid mais utilise au mieux les abris que lui offre le milieu (Torres 1984, Ulloa-Chacon 1990, Byrne 1994). L'espèce est plutôt terricole pour l'établissement de ses colonies et tolère une large gamme de substrats, mais elle peut aussi établir des colonies dans les parties aériennes des végétaux (Torres 1984a, Way et Bolton 1997, Tennant 1994, Dejean et Olmsted 1997). Le plus souvent on trouve des colonies dans la litière, entre des feuilles mortes agglomérées, sous des pierres, dans du bois en décomposition, entre des racines, dans des cavités préformées (branche creuse, fissure de rocher...), sous l'écorce de vieux arbres ou à l'insertion des feuilles de certaines plantes (palmier, cocotier, bananier...). En saison sèche, elle aurait tendance à enfouir ses colonies dans le sol, notamment au pied des arbres (Fabres et Brown 1978). Ulloa-Chacon (1990) observe une utilisation préférentielle de substrats différents entre saison humide (litière et pierre) et sèche (morceau de bois), qu'elle interprète comme un refuge vers des abris plus favorables (plus humides). D'une manière générale, les microhabitats humides seraient privilégiés (Spencer 1941, Clark et al. 1982). Les agrégats sont très mobiles et déménagent à la moindre perturbation, ce qui leur permet en particulier de bien tolérer la proximité de l'Homme (Ulloa-Chacon 1990, Passera 1994).

Comme pour les autres espèces vagabondes, la polygynie et l'unicolonialité rendent floues les limites des nids et les colonies apparaissent constituées de sous-unités interconnectées. On ne peut donc véritablement parler de nids chez *W. auropunctata*, mais plutôt d'agrégats, qui constituent localement une colonie "composée". Aux Galápagos (Ulloa-Chacon 1990) et en Nouvelle-Calédonie (Jourdan 1999) on observe 3 types d'agrégats : avec reines et couvain (R+), sans reines mais avec du couvain (R-) ou uniquement composés d'ouvrières (O). Ces 3 catégories sont présentes toute l'année, mais leurs proportions varient. En saison chaude et humide (décembre-avril), il y a peu d'agrégats R-, mais ils sont les plus nombreux en saison sèche et fraîche (août-novembre) (Jourdan 1999).

Développement et production des sexués

La durée du développement est de 35 à 40 jours pour l'ouvrière mais elle n'est pas établie précisément pour les mâles et les femelles (plus de 50 jours). Le déterminisme de la caste de l'individu (reine ou ouvrière) interviendrait au cours du troisième stade larvaire (Ulloa-Chacon 1990) (Figure 1.1).

Dans l'aire d'origine de *W. auropunctata*, on observe des sexués ailés presque toute l'année, de janvier à octobre ou novembre pour les femelles et de janvier à juin pour les mâles (Ulloa-Chacon 1990). En Nouvelle-Calédonie, les observations de terrain indiquent une production pendant les 8 mois les plus chauds (généralement de septembre à avril). Sur la côte Ouest, l'apparition du couvain sexué est plus précoce en plaine qu'en altitude d'au moins 3 semaines, vraisemblablement sous l'influence des conditions microclimatiques. En forêt sclérophylle, il a été observé que l'émergence des mâles et des femelles n'est pas synchrone, les mâles apparaissant dans un nid avant les femelles. Il semble aussi exister de légers décalages pour l'émergence des sexués entre les différents agrégats d'une même zone (Jourdan 1999). Ce phénomène a été observé pour une autre espèce vagabonde, *Linepithema humile* (Passera et Keller 1994).

Compte tenu de la faible espérance de vie d'une reine (de 11 à 15 mois selon Ulloa-Chacon et Cherix 1989), leur remplacement est un processus important pour la survie des communautés et le maintien des nids. Ulloa-Chacon (1990) a montré que l'apparition de nouveaux sexués est inhibée par les femelles fonctionnelles. Le facteur déterminant serait la fécondité des reines, des larves de sexués étant élevées lorsque la production d'œufs est faible (peu de reines dans la colonie ou présence de reines âgées). Cette capacité à remplacer les reines existe chez d'autres « tramps species » : *L. humile* (Keller et al. 1989) et *Monomorium pharaonis* (Peterson-Braun 1978 in Keller et al. 1989). Elle permettrait une grande efficacité dans la conquête des milieux, un petit groupe d'ouvrières porteuses de couvain pouvant établir une nouvelle colonie.

Différentes observations faites aux Galápagos et en Nouvelle-Calédonie laissent penser qu'il n'y a pas de vol nuptial massif brassant mâles et femelles dans les populations des territoires envahis. Par contre, le vol des mâles semble confirmé, mais seulement à courte distance (Jourdan 1999). Plusieurs éléments réduisent les chances d'avoir un vol nuptial massif chez ces populations : l'existence d'un

accouplement intra-nidal observé dans des nids expérimentaux (Ulloa-Chacon et Cherix 1989) ; la faible accumulation de réserves lipidiques par les femelles récemment fécondées ($29,1 \pm 5,7\%$ lipides/poids sec : Ulloa-Chacon 1990) ; l'incapacité d'une jeune femelle récemment désailée à fonder seule (pas d'oviposition lorsqu'elle est isolée des ouvrières : Ulloa-Chacon 1990). Les observations d'Ulloa-Chacon (1990) suggèrent également le maintien des jeunes reines dans les agrégats après leur accouplement, ce qui facilite le remplacement des reines en fin de vie.

Mais l'absence de vol nuptial n'est peut être pas la règle dans la zone d'origine. Au Brésil, en bordure de littoral, Delabie (*in* Jourdan 1999) a récolté à plusieurs reprises des sexués de *W. auropunctata* au piège lumineux, toujours au petit matin, et les femelles constituent la majorité des captures. On ne peut donc exclure l'hypothèse d'un changement de stratégie de dispersion, avec disparition du vol des femelles dans les zones récemment colonisées. Une telle transition comportementale a été observée chez *Solenopsis invicta* aux États-Unis, où l'on a remarqué le changement de structure sociale d'une partie des colonies et l'apparition de sociétés polygynes (Glancey et al. 1975, Glancey et al. 1987).

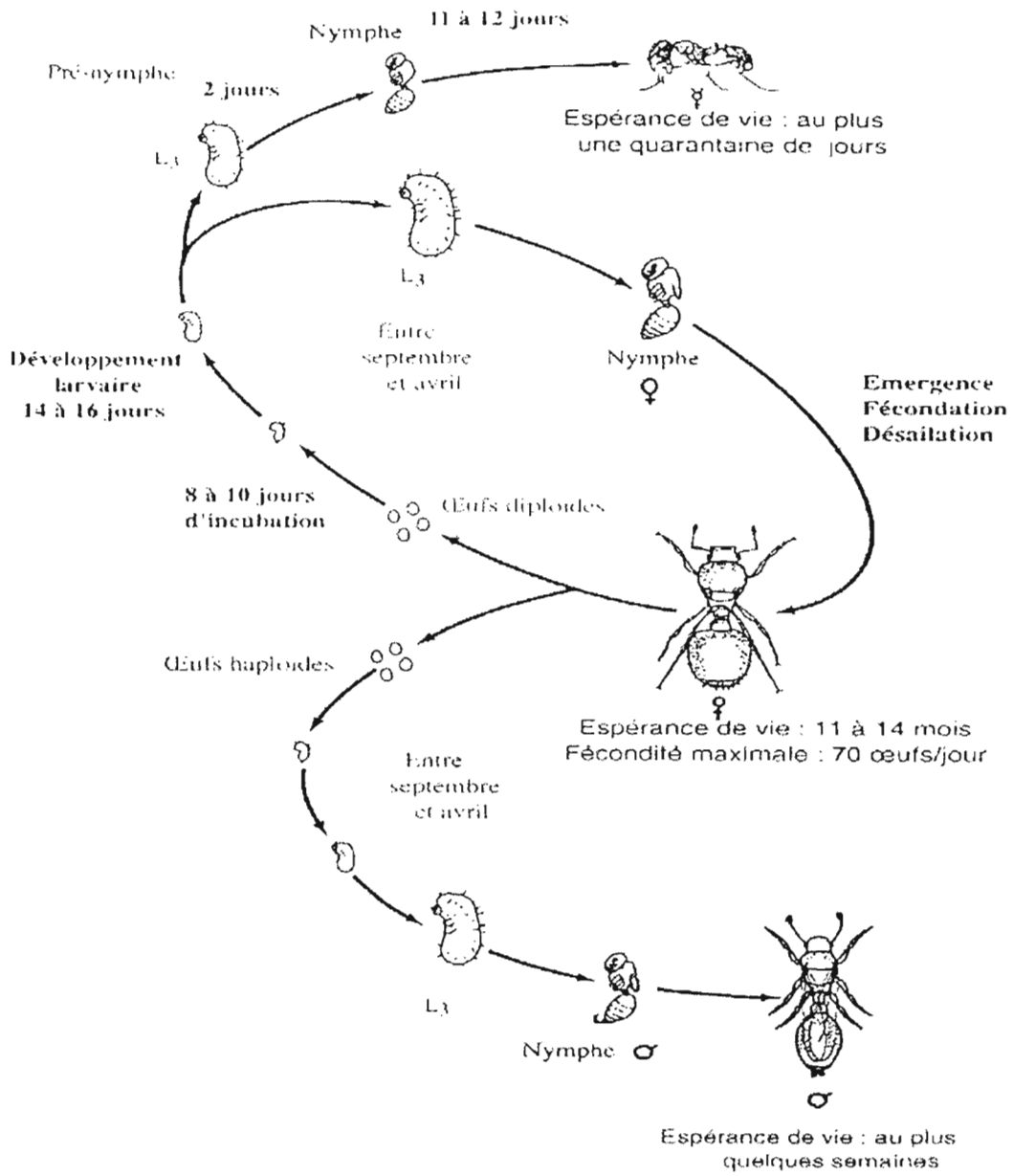
Bibliographie

- Bolton B, 1995. A new general catalogue of the ants of the world. Harvard University Press Cambridge, Mass.
- Brandao CRF, Paiva RVS, 1994. The Galapagos ant fauna and the attributes of colonizing ant species : 1-10. *In* Williams DF (ed.) Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species. Westview Press, Boulder, CO.
- Byrne MM, 1994. Ecology of twig-dwelling ants in a wet lowland tropical forest. *Biotropica* 26 (1) : 61-72.
- Clark DB, Guayasamín C, Pazmiño O, Donoso C, Páez de Villacís Y, 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica* 14:196-207.
- Delabie JHC, da Encarnação AVM, Cazorla IM, 1994. Relations between *Wasmannia auropunctata* and its associated mealybug, *Planococcus citri* in Brazilian cocoa farms : 91- 103. *In* Williams DF (ed.) Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species. Westview Press, Boulder, CO.
- Dejean A, Olmsted I, 1997. Ecological studies on *Aechmea bracteata* (Swartz) (Bromeliaceae). *J. Nat. Hist.* 31 (9) : 1313-1334.
- Deyrup M, Trager J, 1986. Ants of the Archbold Biological Station, Highlands County, Florida (Hymenoptera: Formicidae). *Fla. Entomol.* 69 (1) : 206-228.
- Diniz JLM, Brandão CRF, Yamamoto CI, 1998. Biology of *Blepharidatta* ants, the sister group of the attini: a possible origin of fungus- ants symbiosis. *Naturwissenschaften* 85:270-274.
- Fabres G, Brown WL, Jr., 1978. The recent introduction of the pest ant *Wasmannia auropunctata* into New Caledonia. *J. Aust. Entomol. Soc.* 17:139-142.
- Forel A, 1886. Espèces nouvelles de fourmis américaines. *Ann. Soc. Entomol. Belg.* 30: xxxviii-xlix.
- Glancey BM, Nickerson JC, Wojcik D, Trager J, Banks WA, Adams C, 1987. The increasing incidence of the polygynous form of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) in Florida. *Fla. Entomol.* 70:400-402.
- Glancey BM, Stringer CE, Craig CH, Bishop PM, 1975. An extraordinary case of polygyny in the red imported fire ant. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 68:922.
- Hilburn DJ, Marsh PM, Schauff ME, 1990. Hymenoptera of Bermuda. *Fla. Entomol.* 73 (1): 161-176.
- Hölldobler B, Wilson EO, 1990. The ants. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Horvitz CC, Schemske DW, 1984. Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. *Ecology* 65: 1369-1378.
- Horvitz CC, Schemske DW, 1990. Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. *Ecology* 71: 1085-1097.

- Howard DF, Blum MS, Jones TH, Tomalski MD, 1982. Behavioral responses to an alkylpyrazine from the mandibular gland of the ant *Wasmannia auropunctata*. *Insect. Soc.* 29:369-374.
- Jourdan H, 1999. Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata* (Roger) 1863 (Hymenoptera: Formicidae). Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse, 376 p.
- Kaspari M, 1996. Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia* 105: 397-404.
- Keller L, Passera L, Vargo E, 1989. Le remplacement des reines dans les colonies orphelines de la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* (Mayr). Mécanismes et conséquences. *Actes Coll. Insect. Soc.* 5: 117-120.
- Kempf W.W, 1975. Miscellaneous studies on neotropical ants. 6. *Stud. Entomol. (N.S.)* 18 : 341-380.
- Kugler C, 1978. A comparative study of the myrmicine sting apparatus (Hymenoptera, Formicidae). *Stud. Entomol. (N.S.)* 20 (14) : 413-548.
- Koptur S, 1992. Plants with extrafloral nectaries and ants in everglades habitats. *Florida Entomol.* 75: 38-50.
- Lubin YD, 1984. Changes in the native fauna of the Galápagos Islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biol. J. Linn. Soc.* 21: 229-242.
- McGlynn TP, 1999. The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. *J. Biogeogr.* 26: 535-548.
- Meier RE, 1985. Coexisting patterns and foraging behavior of ants on giant cacti on three Galapagos Islands, Ecuador. *Experientia* 41: 1228.
- Meier RE, 1994. Coexisting Patterns and Foraging Behavior of Introduced and Native Ants (Hymenoptera Formicidae) in the Galapagos Islands (Ecuador) : 44-62. *In* Williams DF (ed.) *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, CO.
- Morrison JE, Williams DF, Oi DH, 1999. Effect of crop seed water content on the rate of seed damage by red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *J. Econ. Entomol.* 92:215-219.
- Nickerson JC, 1983. The little fire ant, *Ochetomyrmex auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae). *Fla. Dept. Agric. Consumer Serv., Entomol.* 248, 2 p.
- Oliveira PS, Brandão CRF, 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados :198-212. *In* Huxley CR, Cutler DF (eds.) *Ant-plant interactions*. Oxford University Press.
- Oliveira PS, da Silva AF, Martins AB, 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia* 74: 228-230.
- Passera L, 1994. Characteristics of tramp species : 23-43. *In* Williams DF (ed.) *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, CO.
- Passera L, Keller L, 1994. Mate availability and male dispersal in the Argentine ant *Linepithema humile* (Mayr) (= *Iridomyrmex humilis*). *Anim. Behav.* 48: 361-369.
- Pollard GV, Persad AB, 1991. Some ant predators of insect pests of tree crops in the Caribbean with particular reference to the interaction of *Wasmannia auropunctata* and the leucaena psyllid *Heteropsylla cubana* : 391-403. *In* Pavis C, Kermarrec A (eds.) *Rencontres Caraïbes en Lutte biologique*. Paris: Les Colloques de l'INRA.
- Ready CC, Vinson SB, 1995. Seed selection by the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) in the laboratory. *Envir. Entomol.* 24: 1422-1431.
- Roger J, 1863. Die neu aufgeführten Gattungen und Arten meines Formiciden-Verzeichnisses nebst Ergänzung einiger früher gegebenen Beschreibungen. *Berl. Entomol. Z.* 7: 131-214.
- Schemske DW, 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): an experimental analysis of ant protection *Camponotus planatus*, *Wasmannia auropunctata*, *Euxesta* sp., central Panama. *J. Ecol.* 68: 959-967.
- Schmidt JO, 1986. Chemistry, pharmacology, and chemical ecology of ant venoms : 425-508. *In* Piek

- T (ed.) Venoms of the Hymenoptera. Academic Press, London.
- Schultz TR, Meier R, 1995. A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. Syst. Entomol. 20: 337-370.
- Smith MR, 1936. The Ants of Puerto Rico. J. Agric.Univ. Puerto Rico 20 (4): 819-875.
- Snelling RR, 1981. Systematics of social Hymenoptera : 369-453. In Hermann, H.R. (ed.) Social insects, Vol.2, New York.
- Spencer H, 1941. The small fire ant *Wasmannia* in citrus groves - A preliminary report. Fla. Entomol. 24: 6-14.
- Tennant LE, 1994. The Ecology of *Wasmannia auropunctata* in primary tropical rainforest in Costa Rica and Panama : 80-90. In Williams DF (ed.) Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species. Westview Press Boulder, CO.
- Torres JA, 1984. Diversity and distribution of ant communities in Puerto Rico. Biotropica 16: 296-303.
- Ulloa-Chacón P, 1990. Biologie de la reproduction chez la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* Roger (Hymenoptera: Formicidae). Thèse de doctorat, Faculté de Lausanne, Lausanne. 161 pp.
- Ulloa Chacón P, Cherix D, 1988. Quelques aspects de la biologie de *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera, Formicidae). Actes Cqll. Insect. Soc. 4: 177-184.
- Ulloa Chacón P, Cherix D, 1989. Etude de quelques facteurs influençant la fécondité des reines de *Wasmannia auropunctata* (R.) (Hymenoptera, Formicidae). Actes Coll. Insect. Soc. 5: 121-129.
- Ulloa Chacón P, Cherix D, 1994. Perspectives on control of the little fire ant (*Wasmannia auropunctata*) on the Galapagos Islands : 63-72. In Williams DF (ed.) Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species. Westview Press, Boulder, CO.
- Way MJ, Bolton B, 1997. Competition between ants for coconut palm nesting sites. J. Nat. Hist. 31 (3) : 439-455.
- Wetterer JK, 1997. Ants on *Cecropia* in Hawaii. Biotropica 29: 128-132.
- Wetterer JK, Schultz TR, Meier R, 1998. Phylogeny of fungus-growing ants (tribe Attini) based on mtDNA sequence and morphology. Mol. Phylogen. Evol. 9: 42-47.
- Wheeler GC, Wheeler J, 1954. The ant larvae of the myrmicine tribes Meranoplini, Ochetomyrmicini and Tetramoriini. Am. Midl. Nat. 52: 443-452.
- Wheeler WM, 1910. Ants: their structure, development and behavior. New York: Columbia University Press.
- Wheeler WM, 1922. Ants of the American Museum Congo expedition. A contribution to the myrmecology of Africa. VIII. A synonymic list of the ants of the Ethiopian region. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 45: 711-1004.

Figure 1.1. Cycle de développement de *Wasmannia auropunctatata* (d'après Jourdan 1999)



2 - Invasion *Wasmannia* : un historique

Hervé Jourdan & Jean Chazeau

Les traits de biologie évoqués plus haut confèrent à *Wasmannia auropunctata* une grande plasticité écologique, qui la prédispose à être déplacée par l'Homme. Sa remarquable expansion dans le monde tropical en est la conséquence.

***Wasmannia auropunctata* dans son aire d'origine**

Originaire d'Amérique tropicale, *Wasmannia auropunctata* est l'espèce du genre qui a la plus grande aire de répartition géographique. Les 9 autres espèces classées aujourd'hui dans le genre *Wasmannia* sont strictement néo-tropicales (Kempf 1972, Brandao 1991).

W. auropunctata pourrait être native dans une zone qui s'étend des Caraïbes à l'Uruguay et au nord de l'Argentine, englobant pratiquement toute l'Amérique du Sud tropicale et l'Amérique Centrale depuis le sud du Mexique. Elle n'est pas connue du Chili, ni de l'Equateur continental, ni du Pérou à l'ouest de la cordillère des Andes. Sa présence au Pérou à l'est des Andes est par contre une bonne indication sur sa zone d'origine. La « sous-espèce » *W. auropunctata auropunctata*, à laquelle semblent devoir être rattachées les populations invasives, est citée des Guyanes et de 10 Etats brésiliens. L'Argentine semble héberger au moins 3 populations disjointes, l'une en continuité avec des populations de l'Est brésilien, l'autre en continuité avec des populations de l'Est bolivien et de l'Ouest paraguayen, la 3^{ème} isolée au sud (Wetterer & Porter, com. pers.). Mais, en l'absence de travaux prenant en compte la génétique, dont l'étude ne fait que commencer, ou à défaut les traits de comportement qui reflètent proximité ou distance d'origine des colonies (voir Chapitre 4), les spéculations sur la continuité ou la discontinuité de la distribution de ses populations dans ce très vaste espace doivent être considérées avec prudence.

Toutes les populations connues des Antilles/Caraïbes sont rattachées à la sous-espèce *W. auropunctata auropunctata*. Une seconde espèce du genre (*Wasmannia sigmoidea*) est connue de Puerto-Rico, mais la présence du genre *Wasmannia* dans l'ambre de la Dominique (20 millions d'années) reste controversée (Wetterer & Porter, com. pers.). Il se pourrait donc que *W. auropunctata* soit un envahisseur relativement récent de ce vaste domaine insulaire.

Dans sa zone d'origine, cette fourmi « de plaine » s'observe en altitude jusqu'à 1000-1100 m en Colombie, en République Dominicaine et au Costa Rica (Fabres & Brown 1978, Longino & Nadkarni 1990). Sa répartition au Pérou souligne le rôle joué par la barrière altitudinale des Andes.

***Wasmannia auropunctata* dans le monde**

Parmi les 7 sous-espèces nommées, il semble que l'envahisseur appartienne toujours à la sous-espèce *W. auropunctata auropunctata* (Wetterer & Porter com. pers.). Au cours des dernières décennies, elle a été dispersée accidentellement par l'Homme dans la ceinture tropicale du globe (Figure 2.1). Elle est présente aux Bahamas (découverte en 1951 : Smith 1954), aux Bermudes depuis 1925 (Crowell 1968, Hilburn et al. 1990), en Californie depuis 1936 (Wetterer com. pers, Nickerson 1983), en Floride depuis 1924 (Wheeler 1929, Spencer 1941).

En Afrique, elle est signalée au Gabon depuis 1914 (Santschi 1915, Wetterer & al 1999) et au Cameroun (De Miré 1969). Selon Wetterer et Porter (com. pers.), sa présence intéresse aujourd'hui la côte ouest africaine sur une distance de 600 km et sur une profondeur de 400 km au moins. Elle serait aussi présente au Congo, dans la région de Pointe Noire (Vesseyre comm. pers.) et elle aurait été observée dans l'ex-Zaïre (République Démocratique du Congo) par Van der Meer Mohr (1927 in Fowler et al. 1994), mais cette dernière information n'est pas vérifiée.

Dans le Pacifique, on la rencontre dans l'archipel des Galápagos (peut-être envahis depuis 1935 : Silberglied 1972, Pezzati & al. 1998), sur l'île Cocos au large du Mexique (Forel 1902) où certains la considèrent native (Hogue & Miller 1981), aux Iles Salomon (Guadalcanal, Sola, Vuluela) depuis le

début des années 60 (Macfarlane in Waterhouse et Norris 1989), en Nouvelle-Calédonie avant 1972 (Fabres & Brown 1978), aux Iles Loyauté et sur Walpole (Jourdan 1997a), à Wallis, Alofi et Futuna (Gutierrez 1981) et enfin au Vanuatu (Tumukon 1999, Chazeau & Bonnet de Larbogne 1999, Jourdan & al. 2002) et à Hawaii (Anonyme 1999), où elle a été introduite à la fin des années 90. Elle serait également présente sur l'île de Sumatra (Bruneau de Miré comm. pers.)

L'espèce est régulièrement interceptée par les services de quarantaine des Etats du Pacifique : Hawaii (Wilson & Taylor 1967) qu'elle a fini par envahir, Nouvelle-Zélande (Keall 1980) et Australie (Wilson & Taylor 1967). Ces interceptions confirment son caractère de « tramp species ».

Des populations ont été observées sporadiquement et temporairement en zone tempérée, dans les serres tropicales à Kew Garden, près de Londres (Donisthorpe 1927), dans les serres de Winnipeg au Manitoba (Ayre 1977) et au Zoo de Toronto (Anonyme 1979). Mais ses populations ne semblent pas pouvoir s'établir dans les milieux naturels, en raison de la rigueur de l'hiver : *W. auropunctata* ne supporte qu'un climat tropical ou subtropical (Creighton 1950).

La piqûre de *W. auropunctata* la fait remarquer partout où ses populations s'installent et ses noms vernaculaires sont nombreux : *small fire ant* ou *little (red) fire ant* pour les anglophones, *abdelaya*, *hormiga roja*, *hormiga colorada* (aux Galapagos), *albaya* (à Puerto Rico), *satanica* (à Cuba) pour les hispanophones, *formiga pixixica* au Brésil, *tchabe* au Cameroun, *petite fourmi de feu* aux Antilles, *fourmi électrique* en Nouvelle-Calédonie et *tsangonawenda* au Gabon (Wheeler 1932, Smith 1936, Bruneau de Miré 1969, Delabie 1989, Ulloa Chacon 1990, Jaffé & Lattke 1994, Wetterer & al. 1999, Wetterer com. pers.).

***Wasmannia auropunctata* en Nouvelle-Calédonie**

Origine de l'invasion

L'introduction accidentelle de *Wasmannia auropunctata* en Nouvelle-Calédonie a vraisemblablement eu lieu entre 1960 et 1970. Elle a été remarquée pour la première fois en 1972 à Port Laguerre (Côte Ouest), puis en 1974 à Monéo (Côte Est). On sait qu'elle était absente du territoire en janvier 1955 (E.O. Wilson comm. pers.). Lorsque Fabres et Brown la signalent (1978), seuls quelques foyers isolés sur la côte Ouest et sur la côte Est ont été identifiés. La plupart correspondent à des sites anthropiques (habitations, jardins, zones maraîchères, plantations de café), un seul site est un milieu naturel (Fony Boya). Mais l'étude de spécimens de *W. auropunctata* récoltés la même année par Peck et par Kuschel, conservés à Australian National Insect Collection, laisse penser que l'espèce était déjà plus largement distribuée dans la nature (Jourdan 1999).

Son introduction accidentelle a pu se faire par l'importation de grumes, de végétaux ou de marchandises en provenance d'Amérique Tropicale. L'hypothèse la plus sérieuse serait une arrivée sur le territoire dans des lots de mycorhizes destinés aux plantations de pins Caraïbe (*Pinus caribaea* var *hondurensis* (Wild)). Les premiers essais d'implantation de cet arbre ont été faits en 1957, à partir de graines seules (Cremière & Ehrhart 1990). Leurs médiocres résultats ont conduit, à partir de 1963, à de nouvelles tentatives avec importation de lots d'organismes symbiotiques en provenance du Honduras ou du Costa Rica (Lemire-Pecheux 1996). La Nouvelle-Calédonie était alors très mal dotée en installations de quarantaine. L'introduction de lots contaminés par *W. auropunctata* est d'autant plus plausible que c'est à Port-Laguerre, première localité où l'espèce a été signalée, que les pépinières de *Pinus* ont été mises en place. La faible taille de cette fourmi, jointe à son mode de fondation, laisse penser qu'une certaine latence a pu exister entre l'arrivée de l'espèce et le moment où les populations ont atteint un niveau susceptible de les faire remarquer.

Vecteurs de la dispersion

Moins de 25 ans ont suffi à *W. auropunctata* pour se disperser dans la quasi-totalité de l'archipel : les 33 communes de la Grande Terre, les Iles Loyauté, l'île des Pins et même l'île de Walpole, pourtant très isolée et inhabitée. Seules les îles Belep et Tiga semblent encore épargnées, ainsi que de nombreux îlots du lagon. Compte tenu de la faible capacité de propagation des reines (absence de vol

nuptial), les activités humaines ont certainement joué un grand rôle dans cette dispersion, par le déplacement de marchandises, de matériaux ou de plantes contaminés, à l'image de la situation décrite au Cameroun par Bruneau de Miré (1969). Les programmes de reforestation en pin des Caraïbes (Kohler 1984) ou la relance de la filière café auprès des populations mélanésiennes à partir de 1978 (Kohler & Pillon 1986), ont notamment pu favoriser son extension.

On peut cependant observer à la surface de certains cours d'eau, lors de pluies fortes, des amas dérivants de *W. auropunctata* vivantes, parfois soutenus par des débris végétaux. Cette flottation a pu permettre ponctuellement la colonisation de certains territoires (zones d'habitations dans la région de Ponérihouen, zones forestières de la vallée moyenne de la Rivière Bleue). Le phénomène est connu pour plusieurs espèces de fourmis d'Amérique tropicale (Jaffé 1993) et, aux Etats-Unis, il permet la colonisation de nouveaux territoires par *S. invicta* (Morill 1974) et *L. humile* (Barber 1916). Des agrégats flottants de *W. auropunctata* ont également été vus à 1 km du rivage, dérivant sur le lagon Sud (Jourdan 1999). Avec des fragments végétaux de plus grande taille, des colonies pourraient ainsi être entraînées en mer, comme cela a été observé par Wheeler (1916) pour d'autres Formicidae avec du bois flotté sur une île au large du Brésil. Ce processus souligne le risque de colonisation des îlots proches du littoral néo-calédonien. Mais il n'a pu intervenir dans la colonisation de l'île Walpole, beaucoup trop éloignée, pour laquelle on retient une action anthropique.

Invasion des milieux natifs

Le territoire calédonien n'est pas complètement envahi. Il subsiste des zones exemptes de *W. auropunctata*, en particulier en altitude ou dans les régions où l'Homme est peu présent comme le domaine ultrabasique du Sud, les massifs du Humbolt et du Kouakoué, ou le massif de micaschistes du Nord Est (Mont Colnett, Mont Ignambi). Les communes qui sont relativement les moins touchées sont les moins peuplées, ou celles où les populations sont concentrées sur des zones restreintes de la commune (Thio, Yaté, Mont Dore).

Mais l'envahisseur s'étend progressivement aux milieux natifs (Guilbert & al. 1994). Les habitats sur roches ultrabasiques, qui présentent pourtant une résistance naturelle marquée aux invasions biologiques (Chazeau 1997), sont aussi envahis par cette fourmi (Jourdan 1997b). Le phénomène n'est pas récent, puisqu'en 1984 Monteith et Cook ont récolté des *Wasmannia* en milieu ultrabasique (réserve forestière de la Thy, Rivière des Pirogues), comme en témoignent les spécimens en collection à l'Australian National Insect Collection (Jourdan 1999).

L'aire envahie par *W. auropunctata* n'est pas limitée aux zones de basse altitude de la Nouvelle-Calédonie. Des populations ont été observées jusqu'à 400 m d'altitude aux Monts Koghis dans le Sud, et à plus de 700 m d'altitude au Mont Panié dans le Nord. *W. auropunctata* a été récoltée à 500 m d'altitude au col des Roussettes par Peck & Peck en 1978, à 450 m d'altitude au Pic Amou par Kuschel la même année, à 900 m d'altitude aux Monts Dzumac, et entre 600 m et 750 m d'altitude sur le Mandjélia, par Monteith et Cook en 1984 (Jourdan 1999). Comme une très faible surface du territoire est située au-dessus de 900 m, l'altitude ne saurait constituer une barrière à l'expansion progressive de l'envahisseur dans tous les milieux naturels.

Perspectives

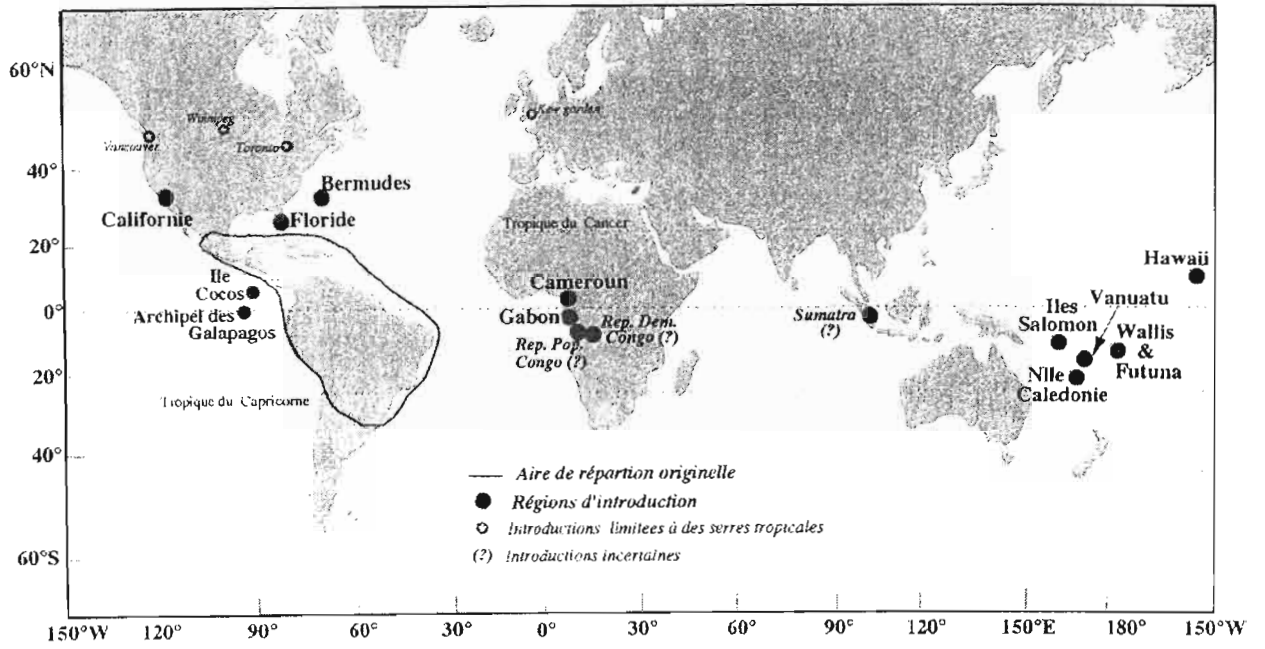
La répartition de *Wasmannia auropunctata* dans le monde intéresse aujourd'hui des régions aux paysages divers qui s'étendent environ de 32° 40' Sud (en Argentine) à 32° 40' Nord (aux Bahamas) (Wetterer & Porter, com. pers.). L'extension récente (?) de l'espèce en Amérique, hors de son domaine d'origine, souligne peut-être une modification génétique importante de certaines populations. Si cette espèce n'est pas réprimée par des antagonistes locaux, sa plasticité écologique (voir Chapitre 1) lui permettra certainement d'envahir en Afrique de vastes territoires contigus à sa zone d'extension actuelle. La discontinuité territoriale du Pacifique tropical insulaire devrait ralentir son expansion dans la zone, si les précautions nécessaires étaient effectivement prises pour éviter sa propagation par l'Homme. Mais, dans tous les cas, la menace que constitue cette espèce invasive ne doit pas être prise à la légère.

Bibliographie

- Anonymous 1999. New stinging little fire ant found on the Big Island and Kauai. NASDA News 7:1.
- Ayre GL, 1977. Exotic ants in Winnipeg. Manitoba Entomol. 11: 41-44.
- Barber ER, 1916. The Argentine ant: distribution and control in the United States. Bulletin U.S.D.A. 377 : 1-23.
- Brandão CRF, 1991. Adendos ao catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). Rev. Brasil. Entomol. 35: 319-412.
- Bruneau de Miré P, 1969. Une fourmi utilisée au Cameroun dans la lutte contre les mirides du cacaoyer: *Wasmannia auropunctata* Roger. Café Cacao Thé 13: 209-212.
- Chazeau J, 1997. Caractères de la faune de quelques milieux naturels sur sols ultramaïques en Nouvelle-Calédonie. In : Jaffré, T., Reeves, R.D., Becquer, T. (Eds), Proceedings of the 2nd International Conference on Serpentine Ecology, Doc. Sci. Tech., 3 (2), ORSTOM, Nouméa : 95-106.
- Chazeau J, Bonnet de Larbogne L, 1999. The invasion of the little fire ant *Wasmannia auropunctata* in Vanuatu. Report to the Pacific Community, IRD Noumea, New Caledonia.
- Creighton WS, 1950. The ants of North America. Bull. Mus. Comp. Zool. 104:1-585.
- Crémière L, Ehrhart Y, 1990. Trente ans d'introduction d'espèces de pins en Nouvelle-Calédonie. Bois et Forêts des Tropiques 223 : 3-23.
- Crowell KL, 1968. Rates of competitive exclusion by the Argentine ant in Bermuda. Ecology 49:551-555.
- Delabie JHC, 1989. Avaliação preliminar de técnica alternativa de controle da formiga 'pixixica' *Wasmannia auropunctata* em cacauais. Agrotropica 75:75-78.
- Donisthorpe H, 1927. The guests of British ants, their habits and life-histories. London: G. Routledge and Sons.
- Fabres G, Brown WL, Jr., 1978. The recent introduction of the pest ant *Wasmannia auropunctata* into New Caledonia. J. Aust. Entomol. Soc. 17:139-142.
- Forel A, 1902. Quatre notices myrmécologiques. Annls. Soc. Entomol. Belg. 46(6): 170-182.
- Fowler HG, Schindwein MN, Medeiros MA, 1994. Exotic ants and community simplification in Brazil: a review of the impact of exotic ants on native ant assemblages. In: Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species (D.F. Williams, Ed.), Westview Press, Boulder : 151-162.
- Guilbert E, Chazeau J, Bonnet de Larbogne L, 1994. Canopy arthropod diversity of New Caledonian forests sampled by fogging: Preliminary results. Mem. Queensland Mus. 36:77-85.
- Gutierrez J, 1981. Catalogue des ravageurs de Wallis et Futuna. Orstom, Nouméa: 26pp.
- Hilburn DJ, Marsh PM, Schauff ME, 1990. Hymenoptera of Bermuda. Florida Entomol. 73(1): 161-176.
- Hogue CL, Miller SE, 1981. Entomofauna of Cocos Islands, Costa Rica. Atoll Res. 250: 1-29.
- Jaffé K, 1993. Surfing ants. Florida Entomol. 76(2): 182-183.
- Jaffé K, Latke J, 1994. Ant fauna of the French and Venezuelan Islands in the Caribbean. In: Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species (D.F. Williams, Ed.), Westview Press, Boulder, pp. 181-190.
- Jourdan H, 1997a. Threats on Pacific islands: the spread of the trampant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae). Pac. Conserv. Biol. 3(2): 64-67.
- Jourdan H, 1997b. Are serpentine biota free from successful biological invasions? Southern New Caledonian ant community example. In: Proceedings of the 2nd International Conference on Serpentine Ecology, (T. Jaffré, R.D. Reeves & T. Becquer, Eds.), Doc. Sci. Tech., 3 (2), ORSTOM, Nouméa : 107-108.
- Jourdan H, 1999. Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata* (Roger) 1863

- (Hymenoptera: Formicidae). Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse, 376 p.
- Jourdan H, Bonnet de Larbogne L, Chazeau J, 2002. The recent introduction of the neotropical ant *uroopunctata* (Roger) into the Vanuatu archipelago (Southwest Pacific). *Sociobiology*, 40 (3): 483-509.
- Keall JB, 1980. Some ants recently intercepted entering New Zealand (Hymenoptera: Formicidae). *N. Z. Entomol.* 7 (2): 119-121.
- Kempf WW, 1972. Catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Stud. Entomol.* 15:3-344.
- Kohler JM, 1984. Pour ou contre le Pinus : les Mélanésien face aux projets de développement. Coll. "Sillon d'igname", Institut Culturel Mélanésien (Ed.), Nouméa : 130 p.
- Kohler JM, Pillon P, 1986. Economie domestique mélanésienne et développement. L'Opération Café. Office Culturel et Scientifique Canaque & IRD, Nouméa, 195 p.
- Lemire-Pecheux L, 1996. Impact écologique de l'introduction d'une espèce végétale sur la diversité floristique endémique des maquis miniers de la Nouvelle-Calédonie. Le cas des plantations de *Pinus caribaea* var *hondurensis* (Wild) dans la province Sud (Plaine des Lacs). Mémoire de D.E.A, Univ.é Orléans, 81 p.
- Longino JT, Nadkarni NM, 1990. A comparison of ground and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a neotropical montane forest. *Psyche* 97: 81-93.
- Morrill WL, 1974. Dispersal of red imported fire ants by water. *Fla Entomol.* 57: 39-42.
- Nickerson JC, 1983. The little fire ant, *Ochetomyrmex auroopunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae). *Entomol. Circ.* 248: 2 pp.
- Pezzatti B, Irzan T, Cherix D, 1998. Ants (Hymenoptera, Formicidae) of Floreana: lost paradise ? *Noticias de Galapagos* 59: 11-20.
- Santschi F, 1915. Descriptions de fourmis nouvelles d'Afrique et d'Amérique. *Annls. Soc. Entomol. Fr.* 84: 497-513.
- Silberglied R, 1972. The little fire ant, *Wasmannia auroopunctata*, a serious pest in the Galapagos Islands. *Noticias de Galapagos* 19: 13-15.
- Smith MR, 1936. The ants of Puerto Rico. *J. Agric. Univ. Puerto Rico* 20(4): 819-875.
- Smith MR 1954. Ants of the Bimini Island Group, Bahamas, British West Indies (Hymenoptera, Formicidae). *Am. Mus. Novit.* 1671: 1-16.
- Spencer H, 1941. The small fire ant *Wasmannia* in citrus groves a preliminary report. *Florida Entomol.* 24(1): 6-14.
- Tumukon T, 1999. Report on ant incursion on Vanua lava, Torba Province. Vanuatu Quarantine & Inspection Service (VQIS) Department Report, Port-Vila. 3 p.
- Ulloa-Chacon P, 1990. Biologie de la reproduction chez la petite fourmi de feu *Wasmannia auroopunctata* Roger (Hymenoptera: Formicidae). Thèse de doctorat, Fac. Lausanne, Lausanne. 161 pp.
- Waterhouse DF, Norris KP, 1989. Biological control: Pacific prospects supplement 1. ACIAR Monographs 12, ACIAR (Ed.), Canberra : 125 p.
- Wetterer JK, Walsh PD, White LJT, 1999. *Wasmannia auroopunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) a destructive tramp-ant in wildlife refuges of Gabon. *African Entomol.* 7(2): 292-294.
- Wheeler WM, 1916. Ants carried in a floating log from the Brazilian mainland to San Sebastian island. *Psyche* 33: 180-183.
- Wheeler WM, 1929. Two neotropical ants established in the United States. *Psyche* 36: 89-90.
- Wheeler WM 1932. A list of the ants of Florida with descriptions of new forms. *J. N. Y. Entomol. Soc.* 40: 1-17.
- Wilson EO, Taylor RW, 1967. The ants of Polynesia (Hymenoptera: Formicidae). *Pac. Insects Monogr.* 14: 1-109.

Figure 2.1. Répartition de *Wasmannia auropunctata* dans le monde (d'après Jourdan 1999)



3 - Expression de *Wasmannia* dans les milieux cultivés en Nouvelle-Calédonie : le cas de la caférie familiale

Jean Chazeau, Tana Potiaroa, Lydia Bonnet de Larbogne, Djoël Konghouleux & Hervé Jourdan

La nuisance de *Wasmannia auropunctata* est directement liée à sa capacité à construire des populations très nombreuses. L'expression de l'espèce est cependant très variable suivant la zone géographique et le milieu considérés.

En Amérique tropicale, *W. auropunctata* est une fourmi discrète dans les milieux forestiers natifs. Elle ne domine jamais les communautés forestières (Horvitz & Schemske 1990, Levings & Franks 1982, Tennant 1994). Mais Cover (in Tennant 1994) a observé au Pérou des densités supérieures dès qu'il existe des ouvertures dans la canopée. *W. auropunctata* peut ponctuellement pulluler et dominer à l'occasion de l'ouverture du milieu, qu'il s'agisse de chablis ou de déforestation (Cabrera & Jaffe 1994, Fowler & Delabie 1995, Perfecto & Snelling 1995, Quiroz-Robledo & Valenzuela-Gonzalez 1995).

Dans sa zone d'origine, cette espèce peut donc devenir dominante dans les milieux anthropiques, cultivés ou perturbés : plantations de café ou de cacao, pâturages, bord de routes, zones secondarisées, zones urbaines, etc. (Delabie & Fowler 1993, Majer & al. 1994, 1997). En dehors de l'interférence de compétition avec les autres espèces de fourmis, dont l'atération des communautés après dégradation du milieu réduirait l'effet répresser, les facteurs abiotiques pourraient jouer un rôle direct dans l'intensité de son expression (Delabie & Fowler 1993, Meier 1994).

En Nouvelle-Calédonie, *W. auropunctata* se signale immédiatement à l'Homme par sa piqûre, une nuisance directe qui rend pénible l'activité dans certains milieux agricoles ou naturels quand les densités de l'envahisseur sont fortes. On observe cependant de grandes variations dans ces densités de populations. On a donc recherché quels pouvaient être les facteurs explicatifs de la diversité de son expression dans un milieu donné. Le milieu retenu pour cette étude est la caférie familiale

Matériel et méthode

Matériel

La myrmécofaune a été échantillonnée au sol avec des pièges d'interception du type piège de Barber (« pitfall trap »), qui sont communément utilisés pour l'étude des communautés de fourmis. Ces pièges ne donnent qu'une image incomplète de la myrmécofaune, car toutes les espèces ne sont pas capturées, en particulier celles qui fourragent préférentiellement dans la canopée. Mais cette méthode est efficace en terme d'effort par station et permet de multiplier les observations synchrones.

Ce piège est un pot en matière plastique doté d'un couvercle (demi-boîte de Pétri en matière plastique, supportée par 2 pieds en fil de fer) qui limite sa contamination par les débris végétaux et les eaux de pluie (Figure 3.1). Chaque piège est enterré de façon à affleurer le niveau du sol.

Chaque piège est rempli au tiers d'une solution de di-éthylène-glycol (antigel du commerce) additionnée de 2% de formol (formaldéhyde). Très peu volatil, le di-éthylène-glycol est réputé peu attractif ou répulsif pour la faune.

Les pièges restent en place pendant une semaine. Cette durée a été retenue après des essais (périodes de 3, 5, 7 et 14 jours) qui ont montré que toute l'information sur le nombre d'espèces présentes au sol était obtenue dès 7 jours (Jourdan 1999).

Stations retenues

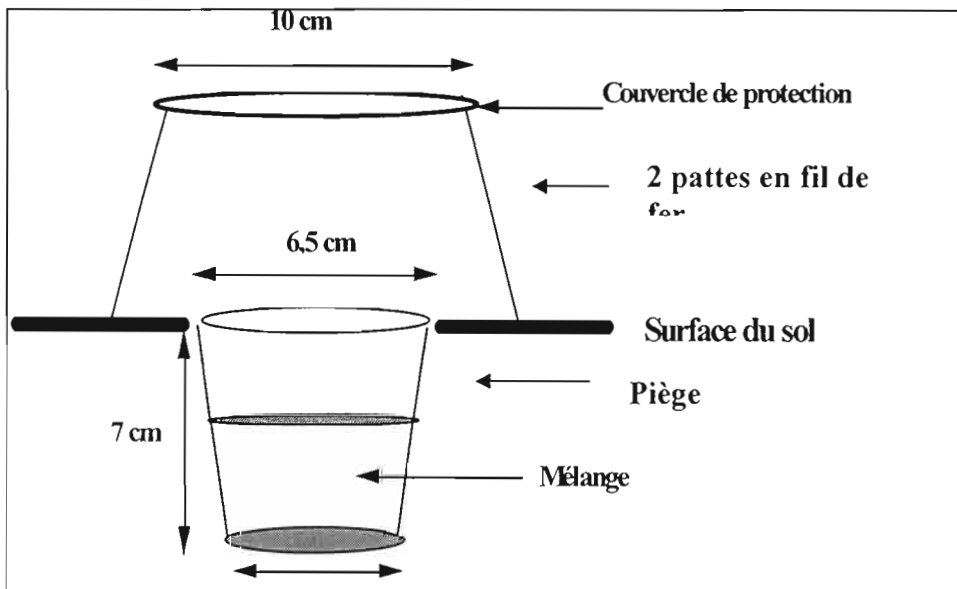
Le choix des caféries comme milieu pour l'étude de l'expression de *Wasmannia auropunctata* en fonction des conditions de l'environnement procède de deux démarches :

- la simplification du modèle étudié, car il semble irréaliste d'entreprendre une comparaison dans des milieux aussi divers que les friches anthropiques, les forêts denses humides sur

substrat ultrabasique ou non, les forêts sèches et les maquis en espérant, dans ce contexte écologique très hétérogène, mettre en évidence les facteurs déterminants de la dominance de *Wasmannia* ;

- le centrage de l'effort de recherche sur un milieu agricole ; l'invasion et les nuisances subséquentes ont eu de regrettables conséquences pour la production caféière, alors même que l'on attendait de cette spéculation une certaine contribution au rééquilibrage économique pour les populations rurales mélanésiennes ; l'attente sociale d'analyses et de solutions appliquées à ce milieu est donc forte.

Figure 3.1. Piège du type « piège de Barber » (pitfall trap) utilisé lors de l'étude (d'après Jourdan & Chazeau 1997)



Huit stations ont été retenues pour l'étude : 2 dans le Sud (Mt Mou en altitude et Touaourou au bord de mer) ; 2 sur la Côte Est (Canala en plaine côtière et Erma dans la chaîne) ; 3 sur la Côte Ouest (2 en plaine côtière à Nessadiou, 1 dans la chaîne à Paouta).

Conditions de l'échantillonnage

Dans chacune des 8 stations, 8 caféiers ont été numérotés et l'emplacement d'un piège de Barber a été repéré au pied de chacun d'eux. Les pièges ont donc toujours été placés aux mêmes endroits pendant toute la durée de l'étude.

Chaque campagne d'échantillonnage a consisté au posé de 8 pièges de Barber sur chaque station et à leur relevé après 7 jours. La périodicité de l'échantillonnage a été bimestrielle. Le nombre d'échantillons collectés, triés et exploités pour ce travail est donc, pour une année, de 64 échantillons par campagne, soit 448 au total.

Le tableau 3.1 résume quelques paramètres décrivant l'environnement de ces stations pendant la première année de l'étude, prévue pour couvrir une période de 2 années.

Traitement des échantillons, indices retenus et traitement des données

Les échantillons provenant des relevés de pièges sont lavés à l'éthanol et triés au laboratoire sous

microscope binoculaire. Les *Wasmannia*, les autres Formicidae et les Aranea (groupe indicateur d'altération de la faune, qui n'est pas exploité à ce jour) sont extraits pour dénombrement et identification ultérieures.

Pour uniformiser la présentation des données et pour faciliter les comparaisons avec les résultats des études antérieures, on utilise un indice de fourragement If : il correspond au nombre d'ouvrières capturées par piège de Barber et par jour d'échantillonnage.

Tableau 3.1. Conditions environnementales des stations étudiées.

Paramètres climatiques : moyennes des mesures, par période de 3 h, de janvier 1998 à janvier 1999 -
Notation des caractères descriptifs : 0 = nul ; 1 = faible; 2 = moyen ; 3 = fort

	Canala	Ema	Mt Mou	Nessadiou	Paouta	Sarraméa	Touaourou
Pluie(1/10mm)	17,7	5,6	6,2	4,4	3,2	4,9	7,1
Fréquence pluie	0,21	0,14	0,17	0,08	0,12	0,13	0,22
Fréq. pluie>5mm	0,034	0,023	0,029	0,019	0,016	0,026	0,040
T°moy(1/10°C)	224	215	211	229	247	221	220
T°max(1/10°C)	244	230	225	244	266	241	239
T°min(1/10°C)	209	204	202	217	232	207	205
Lum(w/cm ²)	68,0	50,8	35,5	74,6	80,4	18,5	107,2
Pf20cm	3,00	2,88	3,26	3,01	2,93	2,94	2,83
Pf40cm	2,98	2,89	3,27	3,02	2,93	2,96	2,80
Temps Rosée (°)	94,7	53,4	45,6	70,4	59,7	92,3	39,2
Pente	0	2	3	1	1	2	1
Couvert canopée	2	2	3	1	2	3	2
Bois mort au sol	3	3	3	3	3	3	3
Litière	3	3	3	3	3	3	3
Pierres en surface	0	3	3	2	2	3	1
<i>Coccus viridis</i>	1	3	1	0	1*	3	1

* occasionnel sur la station Nessadiou 4 (NS) : janvier 1999

Les données climatiques acquises sur les enregistreurs par saison et par station sont résumées sous forme graphique dont un exemple est donné ici (températures moyennes et pluviométries seulement pour la lisibilité des figures).

Les calculs statistiques sont faits sur tableur (Excel 97) et au moyen des logiciels spécialisés Systat et ADE. Pour simplifier le traitement, les données des échantillons manquants sont remplacées par la moyenne des données correspondantes pour la station et pour la campagne.

Résultats exploités

L'envahisseur *Wasmannia auropunctata*

On ne donne pas ici l'ensemble des données de captures pour chaque piège de Barber, ni les statistiques descriptives de données des captures hebdomadaires, à chaque campagne d'échantillonnage, sur l'ensemble des stations. Le tableau 3.2 résume les indices de fourragement observés la 1ère année de l'étude.

Canala. La station ne recense de *Wasmannia* qu'aux campagnes de juillet et septembre, en très faibles nombres.

Ema. Les indices de fourragement observés pour *Wasmannia* sont très élevés pour toutes les campagnes, avec des maxima en mars et septembre. Les plus forts indices sont supérieurs à 5000 i/p/j, le plus faible est encore supérieur à 400 i/p/j.

Mt Mou. Les indices de fourragement sont faibles (toujours moins de 5 i/p/j), mais *Wasmannia* a été recensée à toutes les campagnes. Les maxima sont observés en mars et septembre, mais les populations semblent s'accroître régulièrement après une légère baisse en novembre 1998.

Nessadiou. Les 2 stations suivies à Nessadiou (Nessadiou 3 et Nessadiou 4, codées NE et NS dans le tableau 3.2), sont pratiquement exemptes de *Wasmannia*, qui apparaissent sporadiquement en très faibles nombres : en septembre et novembre (NE) ou plus régulièrement dans l'année (NS).

Paouta. Les indices de fourragement observés pour *Wasmannia* sont très élevés pour toutes les campagnes, avec des maxima dépassant 3000 i/p/j en mars et 1000 i/p/j en septembre.

Sarraméa. Les indices de fourragement observés pour *Wasmannia* sont très élevés pour toutes les campagnes, avec des pics dépassant 6000 i/p/j en mars et 1700 i/p/j en septembre.

Touaourou. La station ne recense de *Wasmannia* en très faibles nombres qu'en septembre et janvier.

Tableau 3.2. *Wasmannia auropunctata* : indices de fourragement observés à chaque campagne bimestrielle pendant la 1ère année d'étude (nombres moyens d'individus capturés par piège et par jour) (CA : Canala EM : Ema MO : MtMou NE / NS : Nessadiou PA : Paouta SA : Sarraméa TO : Touaourou)

Station	Mars 1998	Mai 1998	Juil 1998	Sept 1998	Nov 1998	Janv 1999	Mars 1999
CA	0,00	0,00	0,07	0,39	0,00	0,00	0,00
EM	5068,32	406,84	610,05	5816,77	891,80	526,47	1817,24
MO	1,38	0,30	0,64	2,73	1,82	2,84	4,98
NE	0,00	0,00	0,00	0,02	0,04	0,00	0,00
NS	0,02	0,07	0,00	0,00	0,02	0,05	0,04
PA	3136,59	298,14	399,25	1175,34	368,77	397,52	524,84
SA	6223,59	788,00	447,23	1538,84	666,80	1234,95	1776,29
TO	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,05	0,00

Autres espèces de la myrmécofaune

Le tableau 3 résume, pour l'ensemble des stations, les indices de fourragement observés à chaque campagne d'échantillonnage dont les données entièrement dépouillée à ce jour.

A Canala, *Pheidole megacephala* domine la station. Ses populations les plus abondantes ont été observées en mars 1998. Elles se sont effondrées en juillet, ont connu un accroissement en septembre suivi d'un nouvel effondrement et sont remontées au niveau de septembre 1998 entre la mi-janvier et la mi-mars 1999.

Tableau 3.3. Autres Formicidae : indices de fourragement observés à chaque campagne bimestrielle pendant la 1ère année d'étude (nombres moyens d'individus capturés par piège et par jour) (CA : Canala EM : Ema MO : MtMou NE / NS : Nessadiou PA : Paouta SA : Sarraméa TO : Touaourou)

Station	Mars 1998	Mai 1998	Juil 1998	Sept 1998	Nov 1998	Janv 1999	Mars 1999
CA	70,80	38,63	9,11	16,76	6,32	2,07	17,14
EM	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
MO	2,36	0,64	0,34	0,64	0,52	3,36	0,63
NE	0,25	0,18	0,07	0,93	3,70	0,59	2,11
NS	1,84	1,63	1,14	3,57	7,95	3,41	5,68
PA	0,64	0,04	0,04	1,04	1,21	0,68	0,14
SA	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
TO	10,89	3,55	6,09	11,73	11,32	10,55	8,50

Sur Ema, aucune espèce autre que *W. auropunctata* n'a été capturée pendant le suivi.

La station du Mt Mou abrite de faibles populations de fourmis, mais une belle diversité. Les maxima de populations sont observés en mars 1998 et en janvier 1999. Huit espèces ont été recensées, parmi lesquelles on remarque plusieurs endémiques: *Camponotus gambeyi*, *Leptogenys sagaris*, *Lordomyrma sp.*, *Oligomyrmex sp.*, *Paratrechina longicornis*, *Pheidole luteipes*, *Pheidole sp.1*, *Pheidole sp.2*, *Rhytidoponera numeensis*.

Sur les stations de Nessadiou, la diversité est faible : 2 espèces ont été recensées sur Nessadiou 3 (NE : *Odontomachus sp.* et *Tetramorium sp.*) et 4 espèces sur Nessadiou 4 (NS : *Brachymyrmex obscurior*, *Cryptopone sp.*, *Pheidole sp.* et *Tetramorium sp.*). Les 2 stations de Nessadiou montrent un maximum en novembre 1998, une décroissance après la mi-novembre, puis une remontée des populations entre janvier et mars 1999.

Sur Paouta, la diversité est faible : la seule espèce recensée est *Brachymyrmex obscurior* dont les populations maximales (mais toujours discrètes) sont observées en septembre et novembre 1998.

Sur Sarraméa, aucune espèce autre que *W. auropunctata* n'a été capturée pendant le suivi.

Sur Touaourou, la faune recensée est assez diversifiée mais *Pheidole megacephala* domine très fortement sur la station. Les populations de *Pheidole* ne connaissent pas les fluctuations très marquées observées à Canala, mais les captures sont 2 à 3 fois plus faibles en mai et juillet. Le reste de la faune est capturée en très petits nombres (moins de 10 individus par campagne). Ont été recensées : *Brachymyrmex obscurior*, *Cerapachys sp.*, *Oligomyrmex sp.*, *Paratrechina sp.*, *Strumigenys sp.* et *Tetramorium sp.*

Analyse multivariables

Une analyse factorielle des correspondances a été faite sur un tableau groupant en colonnes les 48 couples relevé x station pendant la première année de l'étude (C1 = Canala 1er relevé, C2 = Canala 2ème relevé, etc.... T6 = Touaourou 6ème relevé) et en lignes 14 facteurs descriptifs (les paramètres environnementaux – essentiellement climatiques – de la période bimestrielle précédant le relevé) : pluviométrie, fréquence des précipitations, des précipitations supérieures à 5 mm et à 10 mm par période de 3 heures, températures moyennes, moyennes des maxima et des minima, pf du sol à 20 et 40 cm, temps de rosée, luminosité, pente, indices moyens de fourrageage des *Wasmannia* et des autres espèces de fourmis.

Les résultats de l'analyse sont peu informatifs, puisqu'ils conduisent à interpréter seulement 2 facteurs. Le premier facteur est un facteur d'abondance de *Wasmannia*, le second traduit essentiellement l'abondance des autres Formicidae, particulièrement celle du groupe numériquement dominant des *Pheidole*.

Discussion

Expression de *Wasmannia* et des autres fourmis

Pendant la période de suivi (7 campagnes bimestrielles), les pics de populations pour *Wasmannia* ont été observés en mars et en septembre sur les 3 stations où l'envahisseur s'exprime fortement : Ema, Sarraméa et Paouta. Les indices de fourrageage observés sur Ema et Sarraméa sont très élevés, dépassant les 5000 i/ piège/j. La station de Paouta est elle aussi très fortement envahie, mais ses indices sont 2 fois moins élevés. La tendance à l'accroissement du niveau moyen des populations sur cette station masque partiellement les pics de mars et septembre, mais ils restent discernables.

A l'opposé, on observe l'apparition sporadique de très petits nombres de *Wasmannia* dans les stations de Canala, Nessadiou et Touaourou, manifestations trop discrètes pour qu'on puisse y voir un facteur saisonnier direct. Ces apparitions pourraient être liées à des apports anthropiques (travaux d'entretien ou de plantation) ou, dans le cas de Canala, à un apport par les eaux de ruissellement et celles du creek voisin en crue qui ont inondé la station.

La station du Mt Mou occupe une place intermédiaire. La présence de *Wasmannia* est constante mais très modérée : la différence d'ordre de grandeur avec les stations très envahies est de 1 à 1000. Le cas de cette station est intéressant, car elle est implantée sous le couvert d'une forêt primaire assez peu altérée. Les populations de l'envahisseur y coexistent avec une faune myrmécologique diversifiée où des espèces natives sont présentes. La progression des effectifs de *Wasmannia* observée pendant la durée de l'étude (et confirmée par des observations ultérieures) indique que l'on est dans une phase invasive. L'origine de l'invasion a été localisée : il s'agit d'une zone située plus haut sur le versant et infestée par *Wasmannia* après le dépôt de matériaux de construction qui ont de toute évidence permis le transport de la fourmi électrique.

En ce qui concerne les espèces de fourmis autres que *Wasmannia*, les 2 stations de Nessadiou montrent une abondance comparable à celle du Mt Mou, mais une bien moindre diversité. Les stations de Canala et Touaourou ont une faune numériquement notable mais pauvre au plan de la diversité : ce sont les Pheidole qui constituent la plus grande partie des effectifs recensés.

Aucune autre espèce que *Wasmannia* n'a été capturée sur les stations d'Ema et Sarraméa. Sur la station de Paouta, la faune myrmécologique est qualitativement résiduelle et numériquement faible.

Facteurs explicatifs de l'expression de *Wasmannia*

L'analyse factorielle des correspondances sur les données de la première année d'expérimentation apporte peu d'éléments qui ne soient pas plus simplement perceptibles. En particulier, elle ne met pas en relief des associations de facteurs qui seraient liées aux fortes populations de *Wasmannia*. Le nombre de stations suivies, dans des conditions variées, devrait sans doute être beaucoup plus élevé pour pouvoir mettre ces associations en évidence.

Températures

En matière d'expression dans le temps (expression saisonnière), les fortes populations de *Wasmannia* coïncident pour chaque station avec les fortes températures annuelles. Les pics observés en septembre traduisent une reprise d'activité liée à la remontée des températures en fin d'hiver austral, limitée ensuite par la fin de la saison « sèche ». Le retour des pluies joint aux températures en hausse relance alors le cycle de la faune, donc le stock des ressources exploitables par *Wasmannia* qui reprend son cycle de reproduction et reconstruit ses populations. Plus particulièrement, le lien entre cette remontée des populations en septembre et la disponibilité des ressources en cochenilles (qui prospèrent hors de la saison des fortes pluies) serait à préciser.

En matière d'expression dans l'espace, l'examen des températures moyennes enregistrées sur les stations indique qu'elles ne sont pas le facteur clé des pullulations. Le Mt Mou est la station la plus fraîche et Paouta la plus chaude (3,6° de différence). Mais toutes deux sont envahies, alors que Canala et Touaourou, qui sont intermédiaires pour cette température moyenne, sont toutes deux exemptes. Le Mt Mou est bien moins envahi que Paouta ; mais Ema et Sarraméa, qui sont les plus voisines du Mt Mou sur ce critère température, sont aussi les stations les plus fortement envahies.

L'examen des moyennes de maxima et des minima n'ouvre pas d'avantage de perspectives pour l'explication des fortes différences entre les stations.

Pluviométrie

En matière d'expression dans le temps, le cycle saisonnier de l'eau, joint à celui des températures, conditionne le niveau de la faune, donc des ressources exploitables (voir plus haut).

En matière d'expression dans l'espace, Canala, Touaourou et le Mt Mou sont, dans l'ordre, les stations où la pluviométrie est la plus forte. Ce tiercé est conservé pour la fréquence des pluies (nombre de périodes de pluie/nombre de périodes de 3h) et pour la fréquence des fortes pluies (>5 mm en 3h), mais Touaourou devance Canala. On observe aussi qu'Ema est proche du Mt Mou pour ces critères, mais qu'elle abrite des populations de *Wasmannia* beaucoup plus denses et qu'il en est de même pour Sarraméa. Les fortes pluviométries moyennes et la fréquence absolue des fortes averses ne sont donc

pas des critères suffisants par eux-mêmes pour expliquer les différences entre stations. On remarque cependant que Nessadiou (où la discrétion de *Wasmannia* est difficile à expliquer) a reçu au cours des 4 premiers bimestres des averses brèves mais très violentes qui ont pu perturber les sites de nidification sur des zones plates où l'eau peut stagner pendant quelques heures.

Pendant le cours de l'étude, le manque d'eau n'a pas été limitant pour *Wasmannia* sur les stations suivies. Paouta, fortement envahie, est la station la plus sèche et ce facteur ne peut seul expliquer les différences avec les 2 stations de Nessadiou.

Compétition dans la guilde

Wasmannia auropunctata confirme sa réputation d'espèce pionnière extrêmement compétitive : elle exclut du sol et de la litière toute autre espèce de la guilde sur les stations d'Ema et de Sarraméa ; seule une *Brachymyrmex*, petite espèce beaucoup plus vive que *Wasmannia*, coexiste en faibles populations avec l'envahisseur sur Paouta.

On observe par contre l'exclusion de *Wasmannia* dans les 2 stations où domine *Pheidole megacephala* (Canala et Touaourou). On observe aussi la présence de 2 espèces de *Pheidole* dans la station forestière où *Wasmannia* exprime des population modérée (Mt Mou). La compétition avec les *Pheidole* (plus particulièrement *P. megacephala*) peut être un facteur limitant pour l'extension de *Wasmannia*, même quand elle se trouve dans des conditions qui lui sont plus favorables que le milieu forestier (si on s'appuie sur les observations faites dans sa zone d'origine) : une « frontière » stable entre les 2 espèces a ainsi été suivie pendant plus d'un an, dans la caféerie de la station de Bangou (voir partie Lutte chimique). La position de ce front était encore inchangée à la fin de 2001.

Conclusion

L'expression de *Wasmannia auropunctata* s'avère très variée, même si on limite les recherches à un milieu relativement « simple » comme la caféerie familiale. Dans notre échantillon, l'opposition est très nette entre stations fortement envahies et stations quasiment exemptes de *Wasmannia*, la seule station intermédiaire ayant le caractère atypique d'un milieu forestier naturel.

Dans les stations envahies, l'influence saisonnière se traduit par de très fortes fluctuations des populations de l'envahisseur : les maxima correspondent aux fortes températures en saison humide. Mais les différences dans les indices de fourragement mesurés sur chaque piège d'une station, à une saison donnée, témoignent aussi d'une forte hétérogénéité spatiale à courte distance. Elle peut être liée à l'emplacement des nids ou à la proximité d'une ressource qui intensifie l'activité de fourragement (cochenilles, en particulier *Coccus viridis* sur les caféiers).

Dans les 8 caféeries étudiées, l'expression de l'envahisseur prend, soit la forme d'une dominance absolue excluant de la station envahie pratiquement toute autre espèce de fourmi ; soit celle d'une présence modérée dont l'accroissement, sur la station forestière suivie, semble traduire une invasion progressive du milieu ; soit encore la forme d'apparitions sporadiques, sans lendemains, c'est-à-dire (pour le moment) sans établissement de populations stables.

Ni les conditions de températures, ni les pluviométries seules ne semblent pouvoir expliquer les différences considérables constatées entre les stations dans l'expression de *Wasmannia*. Bien que le nombre de stations suivies ne permette pas de le démontrer, il semble que sur un terrain en pente que l'eau ne peut envahir, dans des conditions de pluviométrie variées (Ema, Sarraméa, Mt Mou) l'expression de l'envahisseur soit plus forte que sur terrain plat quand la pluviométrie forte (parfois brutale) entraîne temporairement la submersion et le bouleversement de la litière et du bois mort au sol, qui abritent les nids de *Wasmannia* (Canala, NS à Nessadiou). La présence des abris permanents que constituent les nombreuses roches et pierres de toutes tailles de certaines stations (Ema, Sarraméa, Mt Mou) peut sans doute compenser l'instabilité des abris qu'offre la litière.

Mais cette hypothèse simple n'est pas entièrement satisfaisante. Paouta, qui est située sur un terrain plat présentant peu de pierres pouvant servir d'abris permanents, est fortement envahie. Nessadiou (NE) est quasiment exempte de *Wasmannia* aujourd'hui, mais elle était fortement envahie voici quelques années ; le rôle dans la perturbation des nids de *Wasmannia* que joueraient les volailles en

semi-liberté qui y grattent activement la litière est très hypothétique, mais il attire encore l'attention sur la notion de stabilité des milieux de nidification. Quoiqu'il en soit, les différences pluviométriques moyennes (abondance et fréquence) entre Nessadiou et Paouta semblent insuffisantes pour expliquer les différences de niveau d'invasion observées pendant l'étude. Reste à préciser le rôle que peuvent jouer des phénomènes rares, mais extrêmes, dans la stabilité de la litière et des nids qu'elle abrite.

La perturbation forte de la guildes des fourmis par l'arrivée de l'envahisseur est bien confirmée, ainsi que la capacité de *Wasmannia* à exclure toute autre espèce dès que ses propres populations atteignent un certain niveau. Il se confirme aussi une antinomie entre les *Pheidole* (plus particulièrement *Pheidole megacephala*) et *Wasmannia*. *P. megacephala* manifeste la capacité de disputer à *Wasmannia* l'espace et la ressource, et cela de façon stable dans le temps. Cette capacité suffirait à expliquer l'exclusion de *Wasmannia* à Canala et à Touaourou où dominent les *Pheidole*.

Les différences observées ne semblent pas dépendre des paramètres climatiques moyens et ne sont pas simplement expliqués par l'occurrence de phénomènes extrêmes. Sur les stations envahies, il y a aussi une forte hétérogénéité à courte distance, plus facilement explicable par la proximité de nids ou de ressources exploitées. A la suite de cette étude, on a donc peu de réponses formelles, mais la conviction que l'explication du succès de *Wasmannia auropunctata* en un lieu donné de la Nouvelle-Calédonie ne peut tenir qu'à la combinaison de plusieurs facteurs. Sur ce plan, on se voit amener à formuler des hypothèses qui indiquent aussi des voies de recherche.

L'une de ces voies concerne les lieux de nidification et leur stabilité. Cette notion intègre : le couvert végétal, qui conditionne la disponibilité en litière et en bois mort, la nature du substrat (puisque les pierres sont des abris plus stables que les végétaux secs) ; les conditions de pluviométrie, avec sans doute une intervention des phénomènes extrêmes plus que des moyennes ; et la configuration générale du site qui conditionne la stabilité du milieu de nidification (la pente est à ce titre une bonne garantie contre la submersion prolongée des nids). La capacité à utiliser des nids endogés (jusqu'à 30 cm aux Galápagos : Abedrabbo 1994), qui n'a pas été véritablement étudiée en Nouvelle-Calédonie, mérite aussi d'être précisée.

Plus généralement, cette notion complexe de nidification pourrait expliquer la moindre réussite de *Wasmannia* dans les forêts denses humides, où la litière est l'élément le plus instable d'un environnement caractérisé justement par sa stabilité (Jourdan 1999). A ce niveau interviennent les stratégies de reproduction et les phénomènes de compétition avec les autres espèces de la guildes des fourmis, qui utilisent mieux que l'envahisseur le caractère stable du milieu et qui pourraient constituer une composante de ce phénomène de résistance relative à l'invasion. La vulnérabilité supérieure des forêts sclérophylles, telle qu'observée à Pindaï (localité où les abris rocheux abondent), doit être vérifiée sur d'autres zones pour en préciser la réalité et les causes. Une étude fine des fronts d'invasion pourrait apporter des réponses sur les éléments de l'environnement qui sont nécessaires au succès de l'invasion et sur les conditions de l'interférence avec la faune des fourmis en place.

Wasmannia est capable d'exclure pratiquement toute autre fourmi en Nouvelle-Calédonie malgré sa petite taille et sa lenteur relative. Dans les milieux anthropisés que sont les caféries, l'exclusion réciproque de *Wasmannia* et de certaines *Pheidole* (surtout – seulement ? - *P. megacephala*) est donc particulièrement remarquable. On connaît la capacité des colonies bien établies de *P. megacephala* à disputer efficacement l'espace aux fourrageurs de *W. auropunctata*, mais on ignore si d'autres *Pheidole* sont, dans certaines conditions de milieu, capables de bloquer *Wasmannia* de la même façon. Les conditions de la compétition dans la guildes des fourmis locales constituent donc aussi une voie à explorer.

Bibliographie

- Abedrabbo S, 1994. Control of the little fire ant *Wasmannia auropunctata*, on Santa Fe Island in the Galapagos Islands : 219-227. *In* Williams DF (ed.), "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species". Westview Press, Boulder, CO.
- Cabrera M, Jaffe K, 1994. The effects of man made disturbance on ant and vegetation diversity in forests and savannas. *In* Lenoir A, Arnold G, Lepage M (eds.) Les Insectes Sociaux. 12th Congress of the International Union for the Study of Social Insects, Paris, Sorbonne, 21-27 August 1994. Université Paris Nord.
- Delabie JHC, Fowler HG, 1993. Physical and biotic correlates of population fluctuations of dominant soil and litter ant species (Hymenoptera: Formicidae) in Brazilian cocoa plantations. *J. N. Y. Entomol. Soc.* 101:135-140.
- Fowler HG, Delabie JHC, 1995. Resource partitioning among epigaeic and hypogaeic ants (Hymenoptera: Formicidae) of a Brazilian cocoa plantation. *Ecol. Austral* 5:117-124.
- Horvitz CC, Schemske DW, 1990. Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. *Ecology* 71:1085-1097.
- Jourdan H, 1999. Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata* (Roger), 1863 (Hymenoptera : Formicidae). Thèse de Doctorat, Université Paul-Sabatier, Toulouse, 376 p.
- Levings SC, Franks NR, 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology* 63:338-344.
- Majer JD, Delabie JHC, McKenzie NL, 1997. Ant litter fauna of forest edge and adjacent grassland in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Insect. Soc.* 44:255-266.
- Majer JD, Delabie JHC, Smith MRB, 1994. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. *Biotropica* 26:73-83.
- Meier RE, 1994. Coexisting patterns and fraging behavior of introduced and native ants (Hymenoptera Formicidae) in the Galapagos Islands (Ecuador) : 44-62. *In* Williams DF (ed.), "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species". Westview Press, Boulder, CO.
- Perfecto I, Snelling RR, 1995. Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem: ants in coffee plantations. *Ecol. Appl.* 5:1084-1097.
- Quiroz-Robledo L, Valenzuela-González J, 1995. A comparison of ground ant communities in a tropical rainforest and adjacent grassland in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Southwest. Entomol.* 20: 203-213.
- Southwood TR., 1978. Ecological methods with particular references to the study of insect populations. 2nd Edition. Chapman & Hall, London, 524 p.
- Tennant LE, 1994. The ecology of *Wasmannia auropunctata* in primary tropical rainforest in Costa Rica and Panama : 80-90. *In* Williams DF (ed.), "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species". Westview Press, Boulder, CO.

4 – Expression et impact de *Wasmannia auropunctata* dans les milieux naturels néo-calédoniens

Introduction

Dans les zones les plus proches de son aire d'origine (Floride, Bahamas, Bermudes), les dommages causés aux faunes natives par *Wasmannia auropunctata* semblent modérés (Deyrup & al. 1988), à moins qu'ils ne soient partiellement masqués du fait d'une longue présence de l'envahisseur, qui aurait ainsi atteint un état d'équilibre avec la faune observée aujourd'hui.

Une étude détaillée de l'impact des populations introduites de *Wasmannia auropunctata* sur une faune native a été faite aux Galápagos, où l'on estime que son action antagoniste dépasse celle de tout autre introduction (Silberglied 1972). Dans certaines conditions, les populations de l'envahisseur s'accroissent au point de saturer les biotopes, allant jusqu'à former localement un véritable tapis vivant de fourmis (Hölldobler et Wilson 1994). On lui attribue la disparition d'une part importante des arthropodes indigènes ou endémiques (Clark & al. 1982, Lubin 1984, Meier 1994). Les groupes les plus sensibles sont les fourmis natives et les arachnides de la litière, tandis que certains Homoptères bénéficient de sa présence et prospèrent dans les zones envahies, ce qui peut être attribué à l'action dépressive de l'envahisseur sur le cortège de leurs prédateurs. Les informations obtenues ailleurs sont moins précises, mais quelquefois plus spectaculaires, comme ces cas de cécité observés chez les chats et les chiens au Gabon et aux Iles Salomon. (Wetterer 1997, Wetterer & al. 1999).

Dès le début des travaux sur *W. auropunctata* en Nouvelle-Calédonie, on s'est intéressé à l'impact de l'envahisseur sur certains compartiments de la faune locale. Les conséquences de sa présence sur la faune invertébrée ont été étudiées dans une forêt sclérophylle et dans 2 milieux sur sols dérivés de roches ultramafiques, maquis minier et forêt dense humide (Jourdan 1999). Essentiellement terricole, l'envahisseur domine largement la myrmécofaune dans les 3 milieux étudiés, malgré des variations saisonnières fortes de ses effectifs. Une cohabitation plus ou moins transitoire avec les espèces de fourmis natives existe aux marges de l'invasion. Le reste de la faune est affecté, très fortement dans le domaine sclérophylle, à un degré moindre en forêt dense humide et en maquis minier, où la situation varie selon la saison. En présence de l'envahisseur, il y a globalement une diminution de la diversité et des effectifs d'invertébrés récoltés. *W. auropunctata* altère la structure des communautés via des actions relevant du mutualisme (homoptères), de la prédation et de compétition, notamment avec les autres Formicidae. L'analyse des guildes trophiques en zones envahies et non envahies montre une transformation du milieu lorsque *W. auropunctata* est largement dominante, les homoptères et leur escorte de parasites étant alors favorisés. Il n'existe pas de réponse simple ou univoque des communautés, mais l'impact de l'envahisseur est sensible jusqu'au niveau de vertébrés comme les reptiles, geckos ou scinques (Jourdan & al. 2001). Ces bouleversements sont particulièrement marqués au niveau de la litière, mais ils affectent aussi la structure taxinomique de la canopée.

Bibliographie

- Clark DB, Guayasamín C, Pazmiño O, Donoso C, Páez de Villacís Y, 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica* 14 : 196-207.
- Deyrup M, Carlin N, Trager J, Umphrey G, 1988. A review of the ants of the Florida Keys. *Florida Entomol.* 71 : 163-176.
- Hölldobler B, Wilson EO, 1990. *The ants*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Howard DF, Blum MS, Jones TH, Tomalski MD, 1982. Behavioral responses to an alkylpyrazine from the mandibular gland of the ant *Wasmannia auropunctata*. *Insect. Soc.* 29 : 369-374.
- Jourdan H, 1999. Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata* (Roger) 1863

- (Hymenoptera: Formicidae). Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse, 376 p.
- Jourdan H, Sadler R, Bauer A, 2001. Little fire ant invasion (*Wasmannia auropunctata*) as a threat to New Caledonian lizards : evidences from a sclerophyll forest (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology* 38 (2) : 1-19.
- Lubin YD, 1984. Changes in the native fauna of the Galápagos Islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biol. J. Linn. Soc.* 21 : 229-242.
- Meier RE, 1994. Coexisting Patterns and Foraging Behavior of Introduced and Native Ants (Hymenoptera Formicidae) in the Galapagos Islands (Ecuador) : 44-62. *In*: Williams DF (ed.) *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, CO.
- Silberglied R, 1972. The little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, a serious pest in the Galapagos Islands. *Noticias de Galapagos* 19 : 13-15.
- Wetterer JK, 1997. Alien ants of the Pacific islands. *Aliens* 3 : 3-4.
- Wetterer JK, Walsh PD, White LJT, 1999. *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) a destructive tramp-ant in wildlife refuges of Gabon. *African Entomol.* 7 (2) : 292-294.

Expression de *Wasmannia* dans une forêt sclérophylle néo-calédonienne et impact sur la myrmécofaune et sur l'herpétofaune

Hervé Jourdan, Thibaut Delsinne, Ross Sadlier, Lydia Bonnet de Larbogne, Djoël Konghouleux, Tana Potiaroa & Jean Chazeau

Présentation générale

La forêt sclérophylle est le milieu naturel le plus menacé de la Nouvelle-Calédonie : sa surface actuelle représente moins de 2% de la surface d'origine. Les lambeaux forestiers qui subsistent sont donc des reliques de haute valeur pour la conservation.

On étudie ici 2 groupes indicateurs de la qualité des milieux, la myrmécofaune et à l'herpétofaune, dans la forêt de Tiéa (Pouembout) qui est envahie par *Wasmannia auropunctata*. Cette forêt a été mise en défens en 1999 par la Province Nord dans le cadre d'un programme visant à la sauvegarde de la forêt sclérophylle néo-calédonienne. L'étude présentée ici a été couplée à une étude de la compétition au sein de la myrmécofaune, qui est présentée au Chapitre 6.

Milieux étudiés

- Une observation générale du milieu, faite en début d'étude, a conduit à s'intéresser à 3 grands ensembles dans la zone protégée (Figure 4.1) :
- une zone de forêt sclérophylle en galerie de bord de creek F1 (10,5 ha) ; on lui a associé l'étude d'une zone de transition à *Acacia spirorbis* (« gaïacs ») en limite nord de la zone forestière ;
- le massif principal de forêt sclérophylle F2 (18,4 ha) ; les marges de ce massif témoignent d'une forte dégradation anthropique ; il présente aussi en plusieurs endroits des zones ouvertes naturelles (chablis, séquelles de dégradations attribuées aux phénomènes cycloniques) ;
- une zone de raccordement dégradée F3 (3,9 ha), qui est en réalité un recru (dominance des *Cordia*) dont l'âge n'est pas supérieur à 30 ans.

Tableau 4.1. Températures et pluviométries relevées à Pouembout pendant l'année de l'étude et données normales (moyennes de 30 ans) relevées sur la station voisine de Koné (source : Météo France Nouvelle-Calédonie)

	Pouembout : année 2000				Koné : normales 30 ans	
	T mini. (°C.)	T Maxi. (°C.)	T Moy. (°C.)	Pluie (mm)	T Moy. (°C.)	Pluie (mm)
Janvier	21,1	31,7	26,4	160,8	26,8	182,9
Février	22,4	31,0	26,7	158,8	26,8	167,0
Mars	21,5	31,8	26,6	86,0	26,3	166,4
Avril	19,9	29,9	24,9	36,2	24,4	80,7
Mai	19,7	29,4	24,6	97,0	22,7	67,3
Juin	15,3	25,2	20,3	132,0	21,0	82,0
Juillet	13,0	24,7	18,8	37,6	19,7	60,9
Août	14,1	25,3	19,7	73,0	20,0	42,7
Septembre	14,7	27,6	21,2	10,8	21,1	36,5
Octobre	18,3	29,2	23,7	127,4	23,0	39,1
Novembre	19,2	29,1	24,2	34,0	24,7	74,7
Décembre	19,7	31,1	25,4	12,0	25,9	102,3
Année	18,2	28,8	23,5	965,6	23,5	1102,5

Paramètres climatiques

Le Tableau 4.1 résume les paramètres climatiques observés. Les températures moyennes mesurées pendant l'année 2000 sont égales aux normales sur 30 ans. La pluviométrie mesurée est voisine des normales observées à proximité immédiate (960 mm à Pouembout sur 26 ans, 1102 mm à Koné sur 30 ans). L'année 1999 a été plus humide et plus chaude que l'année 2000 (Pouembout : 1833 mm, 24,5 °C). Les 2 mois qui ont précédé les campagnes d'échantillonnage des fourmis et des reptiles d'avril 2000 ont été beaucoup plus pluvieux et chauds (245 mm, moyenne 26,7 °C) que les 2 mois qui ont précédé les campagnes d'échantillonnage d'octobre (84 mm, moyenne 20,5 °C). Septembre a été particulièrement sec (moins de 11 mm) et les pluies n'ont véritablement repris qu'à la mi-octobre.

Organisation générale de l'étude

Travaux

Ils ont compris des missions préparatoires en mars et avril 2000 (repérages généraux, tracé des layons, observations préliminaires pour l'implantation des stations de piégeage); puis 2 campagnes d'observations et d'échantillonnage ont été faites en avril et en octobre 2000 pour l'étude de la myrmécofaune ; ces campagnes ont été complétées par plusieurs missions courtes en mars, avril et juin 2001 ; pour l'herpétofaune, la mission d'octobre 2000 a consisté en une vérification des données acquises en avril et elle n'a pas comporté de piégeage ;

Identification de faciès et tracé des layons

Une opération préliminaire a consisté en un tracé de layons orientés nord-sud et est-ouest magnétique, dans l'ensemble de la zone mise en défens. Chaque layon a été matérialisé par un fil et des rubans marqueurs posés tous les 10 m, portant chacun la distance à une extrémité du layon ou à un carrefour de 2 layons. Ces extrémités et ces carrefours sont identifiés par un code unique. Le dispositif est schématisé sur la figure 2 par des lignes blanches. Cette opération était nécessaire pour pénétrer le milieu et effectuer les repérages pour les études ultérieures.

Le domaine forestier et les fourrés de Tiéa s'organisent autour du lit de la Tiéa, aujourd'hui réduite à un modeste creek qui ne coule que lors d'épisodes pluvieux supérieurs à 60 mm par jour, alors qu'avant 1980 ce cours d'eau ne tarissait qu'au plus fort de la saison sèche (Manauté 1999). Il n'y avait pas d'eau dans la Tiéa pendant les campagnes d'avril et d'octobre 2000, à l'exception de modestes mares localisées en son point le plus bas, sur la limite ouest de la zone en défens.

Trois ensembles de forêts ou de fourrés ont été identifiés par le Service de l'Environnement avant la mise en défens : le massif principal F2, une bande boisée F1 suivant le creek et une zone de raccordement F3 (Manauté 1999).

Les parcours ont permis de préciser les principaux faciès de la zone :

- une forêt sclérophylle à tendance mésophile (faciès rivulaire), courant d'ouest en est le long du creek dans la galerie notée F1 et s'élargissant dans une partie notée F2, du fait en particulier des méandres et de la convergence de petits affluents ;
- une forêt sclérophylle plus sèche, principalement à l'ouest de la zone humide de F2, présentant des faciès sclérophylles fermés ou ouverts ; cette forêt se dégrade beaucoup vers la lisière ouest ;
- un fourré arbustif ou arboré d'origine anthropique dans la zone notée F3 et dans la zone adjacente de F2 ; cette zone est un recru relativement récent (30 ans) ou dominant les *Cordia* ;
- des chablis nombreux ;
- une formation arborée à gaiacs sur les lisières de F1 et dans l'angle sud-ouest de F2 ;
- une formation herbacée entre les clôtures et les formations arborées ou les fourrés.

L'étude faunistique des Formicidae et des Reptiles a porté sur les 3 grands ensembles définis dans la

zone protégée (F1, F2 et F3) et sur une formation monospécifique à gaïacs en bordure nord de F1. Les stations d'échantillonnage de la myrmécofaune et de l'herpétofaune ont été implantées dans ces ensembles pré-identifiés.

Etude de l'expression de *Wasmannia* dans les différents milieux

Objectifs

Il s'agit d'obtenir, pour les principaux faciès remarquables à Tiéa, des données qualitatives et quantitatives sur la myrmécofaune présente dans la litière et au sol, par l'utilisation de pièges d'interception susceptibles de fournir un indice qui reflète l'importance des peuplements de chaque espèce. Le choix d'un échantillonnage au niveau du sol résulte du mode de vie de *Wasmannia auropunctata* : l'envahisseur nidifie principalement dans la litière et son interférence avec la myrmécofaune de ce compartiment est immédiate.

Matériel et méthodes

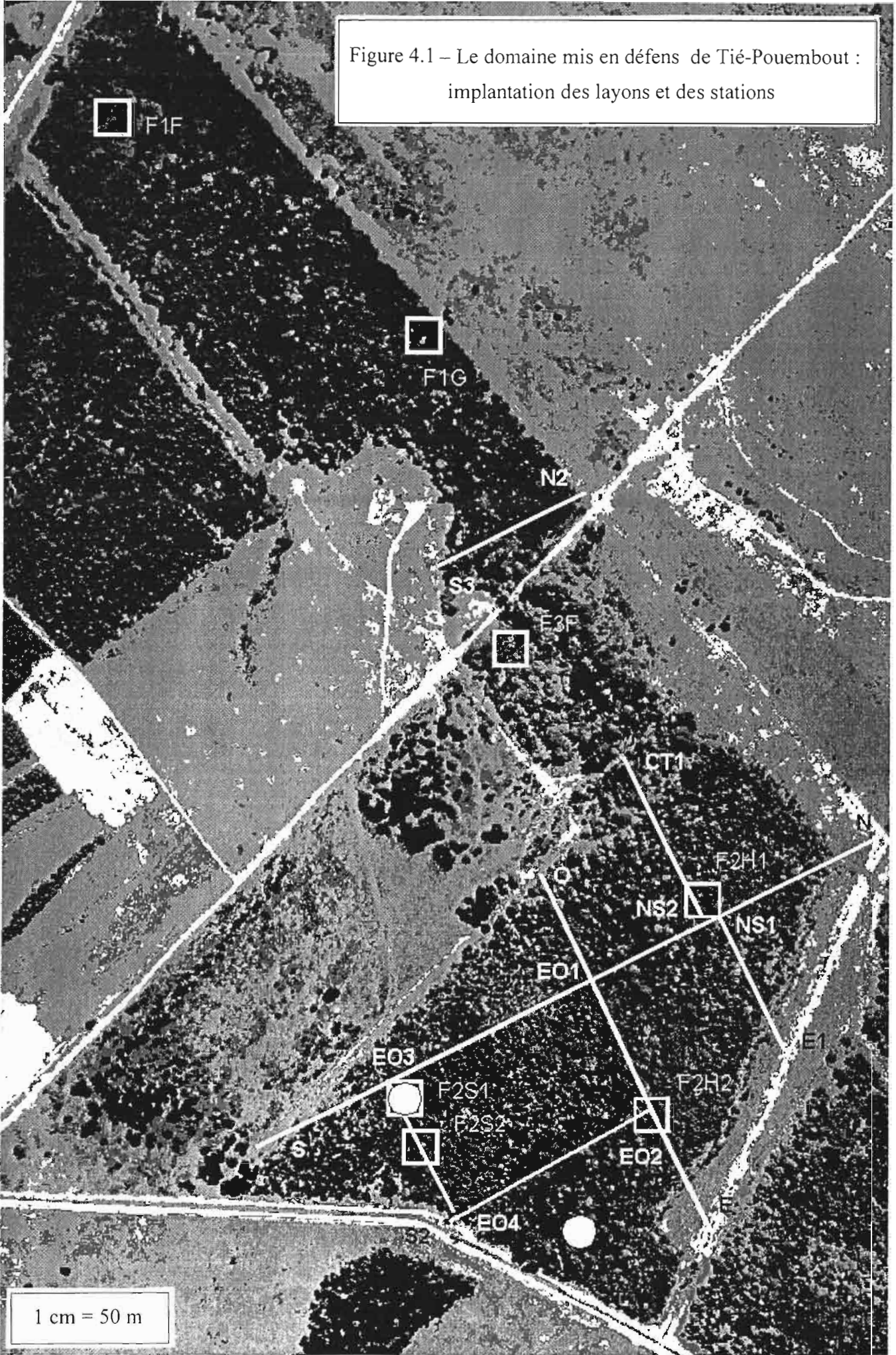
Le piège utilisé est un piège d'interception du type piège de Barber, d'un modèle standardisé pour les travaux sur *Wasmannia* en Nouvelle-Calédonie (Jourdan & Chazeau 1997 – se reporter au Chapitre 3 pour une description détaillée). La durée du piégeage retenue pour cette étude est de 7 jours.

Les 140 pièges utilisés à chaque campagne ont été distribués dans des placettes groupant 5 pièges numérotés de manière unique, disposés en croix à des emplacements repérés par des piquets marqués : 1 piège à chaque extrémité des bras, 1 piège au croisé ; la distance entre les pièges est de 5 m).

Sept stations ont été échantillonnées. Elles sont représentées sur la figure 4.1 par des carrés évidés blancs :

- F1F : forêt sclérophylle rivulaire de la forêt galerie F1, comportant 4 placettes en ligne ouest-est, la première située à l'ouest de la galerie près de la clôture ; soit 20 pièges, notés F1F/1 à F1F/20
- F1G : formation à gaïacs au nord de la forêt sclérophylle galerie de la zone F1, comportant 4 placettes en ligne est-ouest ; soit 20 pièges, notés F1G/1 à F1G/20
- F2S1 : forêt sclérophylle du massif F2 perçue comme ouverte et « sèche », en zone exempte de *Wasmannia*, comportant 4 placettes en croix, de part et d'autre de la ligne EO3-EO4 (coïncidant en grande partie avec la zone de piégeage des scinques, voir 3^{ème} opération) ; placettes 1-5 (sud) et 16-20 (nord) à environ 10 m de EO3 ; placettes 6-10 (sud) et 11-15 (nord) à environ 35 m de EO3 ; soit 20 pièges, notés F2S1/1 à F2S1/20
- F2S2 : forêt sclérophylle du massif F2 perçue comme ouverte et « sèche », en zone envahie par *Wasmannia*, comportant 4 placettes en croix de part et d'autre de la ligne EO3-EO4 ; placettes 6-10 (sud) et 1-5 (nord) à environ 70 m de EO3 ; placettes 11-15 (sud) et 16-20 (nord) à environ 85 m de EO3 ; soit 20 pièges, notés F2S2/1 à F2S2/20

Figure 4.1 – Le domaine mis en défens de Tié-Pouembout :
implantation des layons et des stations



F2H1 : forêt sclérophylle du massif F2 perçue comme fermée et « humide », en zone exempte de *Wasmannia*, comportant 4 placettes en croix à l'ouest de la ligne N-EO1; placette 1-5 à N 130m près du fil N-EO1, placette 16-20 à l'ouest, placette 6-10 près du fil N-EO1 à N 150 m, placette 11-15 à l'ouest (ces 2 placettes sont à peu près sur l'axe NS2-CT1, respectivement à CT1 150m pour 6-10 et CT1 120m pour 11-15) ; soit 20 pièges, notés F2H1/1 à F2H1/20

- F2H2 : forêt sclérophylle du massif F2 perçue comme fermée et « humide », en zone envahie par *Wasmannia*, comportant 4 placettes en croix sur le carrefour EO2 ; placettes 1-5 et 6-10 au nord de EO1-EO2, placettes 11-15 et 16-20 au sud, placettes 6-10 et 11-15 à l'est de la ligne EO2-S2, placettes 1-5 et 16-20 à l'ouest (le piège 16 est sur la ligne) ; soit 20 pièges, notés F2H2/1 à F2H2/20
- F3 : fourré anthropique arboré à *Cordia*, comportant 4 placettes en ligne ouest-est ; soit 20 pièges, notés F3/1 à F3/20

Les pièges de Barber relevés sont étiquetés sur le terrain et ramenés au laboratoire, où leur contenu est rincé et conservé dans de l'éthanol 95°. Les spécimens capturés sont triés, et identifiés au moyen d'un microscope binoculaire.

Les dénombrements des tris (données brutes) sont reportés sur des fiches de comptage, puis saisis et pré-traités avec Excel 97®. Les tests et analyses statistiques sont effectués avec les logiciels SigmaStat® et Statistica®.

Les paramètres climatiques (moyennes des températures maxima et minima et pluviométrie) relevés sur la station météorologique de Pouembout pendant les périodes de piégeage ont été : en avril, 20,1°, 29,6° et 0,8 mm ; en octobre, 19,4°, 30,6° et 1,4 mm.

Résultats

Paramètres étudiés : abondance, indice de fourragement

Le nombre des individus capturés est un indice d'abondance du peuplement, qui se prête à toutes les comparaisons et à toutes les analyses. Mais cet indice est peu « parlant », puisqu'il dépend du nombre de pièges mis en œuvre et du nombre de jours de piégeage. On y fera donc surtout référence pour illustrer l'effort d'échantillonnage et de tri que suppose le type d'étude conduit à Tiéa ou pour souligner la disparité frappante entre certaines abondances d'espèces.

Dans les analyses, on s'appuiera principalement sur les nombres d'individus capturés par piège et par jour ($i/p/j$), pour chaque espèce. Les conclusions sont identiques à celles que l'on obtient en traitant les données brutes de captures, puisque le protocole d'échantillonnage est appliqué de la même manière à toutes les espèces présentes. Ce nombre dépend de l'activité des individus, puisque le piège de Barber est un piège d'interception passif. C'est donc un indice de fourragement qui, dans le cas d'un piégeage synchrone (ce qui est le cas de cette étude), ne dépend que du comportement spécifique et de l'importance des populations des fourmis échantillonnées. Il peut donc être utilisé comme une approche d'un indice de peuplement.

Composition de la myrmécofaune dans les différents milieux

Dix espèces, y compris *Wasmannia auropunctata*, ont été recensées sur l'ensemble des stations échantillonnées aux pièges de Barber (Tableau 4.2), soit la moitié des espèces inventoriées par l'ensemble des méthodes utilisées dans tout le domaine mis en défens (en tout 19 espèces, voir Tableau 4.8).

Seule *W. auropunctata* est présente dans toutes les stations. Les fourmis les plus répandues après elle sont les Formicinae *Brachymyrmex obscurior* et *Plagiolepis alluaudi*, absentes seulement de la formation à gaïacs. La Ponerinae *Odontomachus simillimus*, la Formicinae *Paratrechina vaga* et la Myrmicinae *Monomorium floricola* sont présentes dans plus de la moitié des stations. Les 2 *Tetramorium* (Myrmicinae) ne sont présentes que dans le bloc de forêt le plus vaste (F2). La Formicinae *Anoplolepis gacilipes* et la Dolichoderinae *Ochetellus glaber* ne sont recensées qu'en

octobre, dans la même placette d'une seule station de ce bloc forestier.

Tableau 4.2. Espèces de la myrmécofaune capturées aux pièges de Barber, ordonnées par rang décroissant de présence dans les 7 stations inventoriées (A : présence en avril ; O : présence en octobre)

	F1F	F1G	F2H1	F2H2	F2S1	F2S2	F3F
<i>Wasmannia auropunctata</i>	A O	A O	A O	A O	A O	A O	A O
<i>Brachymyrmex obscurior</i>	A O	- -	A O	A O	A O	A O	A O
<i>Plagiolepis alluaudi</i>	- O	- -	A O	- -	A O	A O	- O
<i>Odontomachus simillimus</i>	- -	- -	A O	- -	A O	A O	A O
<i>Paratrechina vaga</i>	- -	- -	A O	- -	A O	A O	- O
<i>Monomorium floricola</i>	- O	- -	- -	- -	A O	A O	A -
<i>Tetramorium simillimum</i>	- -	- -	A O	- -	A O	A -	- -
<i>Tetramorium sp 1</i>	- -	- -	- -	- -	A O	A -	- -
<i>Anoplolepis gracilipes</i>	- -	- -	- -	- -	- -	- O	- -
<i>Ochetellus glaber</i>	- -	- -	- -	- -	- -	- O	- -

La partie la plus sèche du bloc forestier le plus vaste (stations F2S1 et F2S2) montre la plus grande richesse spécifique (8 et 10 espèces). A l'opposé l'échantillonnage du fourré à gâiacs (station F1G) n'a fourni qu'une espèce, l'envahisseur *Wasmannia*.

Expression de Wasmannia auropunctata

Le nombre total des individus de *Wasmannia* capturés est proche de 440000 (dont 53 % en avril). La différence entre les stations est très forte, dans un rapport de 1 à 6000 (Tableau 4.3).

Tableau 4.3. Nombre total de *W. auropunctata* capturées aux pièges de Barber dans les 7 stations échantillonnées en avril et octobre 2001

	F1F	F1G	F2H1	F2H2	F2S1	F2S2	F3F
Avril	35394	100413	16565	40754	16	10927	27741
Octobre	48424	37397	23464	69526	265	10806	18119

Comparaison des indices de fourrage sur les stations

Les indices de fourrage sont généralement élevés. Ils dépassent largement 100 i/p/j dans 5 stations aux 2 saisons d'échantillonnage (Tableau 4.4). Les 2 stations qui montrent les indices les plus bas sont implantées dans les milieux de F2 repérés comme les plus secs. Mais la différence entre ces 2 stations est bien marquée, puisque F2S1 est quasiment exempte de *Wasmannia*.

Pour tester la signification des différences observées, on pratique une analyse de variance (anova) sur les rangs (test de Kruskal-Wallis). Les stations qui se différencient significativement des autres sont ensuite identifiées par la méthode de Student-Newman-Keuls.

L'anova sur les indices moyens des 4 placettes de chaque station (Tableau 5) indique des différences significatives entre les stations, en avril comme en octobre (H=20,2, P=0,002 et H=18,5, P=0,005). En avril, seules les stations F1G et F2S1 se différencient significativement de tous les autres groupes (P<0,05). En octobre, F2S1 seule se différencie significativement de tous les autres groupes.

L'anova sur les indices des 20 pièges de chaque station indique aussi des différences significatives entre stations, en avril comme en octobre (H=95,5, P<0,001 ; H=72,8, P<0,001). En avril, les stations diffèrent toutes significativement (P<0,05) à l'exception des couples F1F / F2H2 d'une part, F2S2 / F2H1 d'autre part. En octobre, les stations diffèrent toutes significativement, à l'exception du couple F3F / F2H1.

Comparaison des indices de fourrageage d'avril et d'octobre

Les indices de fourrageage observés sur les 4 placettes des 7 stations (28 données) en avril et en octobre sont comparés par un test de Wilcoxon (séries appariées). Les différences observées entre les 2 saisons ne sont pas significatives (W=2,0, T+ = 204, T- = -202, P = 0,991)

Tableau 4.4. Indices de fourrageage de *W. auropunctata* (nombre d'individus/piège/jour), mesurés en avril et octobre dans les 4 placettes des 7 stations, et indice moyen pour la station

Avril	F1F	F1G	F2H1	F2H2	F2S1	F2S2	F3F
Placette a	175,8	584,6	1,1	138,5	0,2	1,9	294,6
Placette b	119,1	857,6	59,6	234,7	0,1	5,5	349,8
Placette c	346,2	758,8	143,3	459,7	0,2	170,7	132,7
Placette d	370,1	668,0	269,3	331,5	0,0	134,1	15,5
Station	252,8	717,2	118,3	291,1	0,1	78,1	198,2

Octobre	F1F	F1G	F2H1	F2H2	F2S1	F2S2	F3F
Placette a	318,8	171,4	4,6	197,6	0,0	4,3	311,2
Placette b	421,2	394,1	110,0	944,4	0,0	23,7	105,0
Placette c	252,3	377,9	129,3	442,8	7,4	119,7	98,1
Placette d	391,3	125,1	426,5	401,7	0,2	161,0	3,4
Station	345,9	267,1	167,6	496,6	1,9	77,2	129,4

Expression des autres espèces de la myrmécofaune

Le nombre total des individus capturés de toutes les autres espèces n'est que de 655 (dont 25 % en avril). La différence entre les stations est moins spectaculaire que pour l'envahisseur (de 1 à 40), mais on remarque l'absence totale de fourrageurs dans la station en gaïacs (F1G), ainsi que les effectifs faibles ou très faibles capturés en F1 et dans une des stations mésophiles de F2 (Tableau 4.5).

Tableau 4.5. Nombre total de Formicidae (à l'exclusion de *W. auropunctata*) capturées aux pièges de Barber dans les 7 stations échantillonnées en avril et octobre 2001

	F1F	F1G	F2H1	F2H2	F2S1	F2S2	F3F
Avril	6	0	27	2	68	40	23
Octobre	20	0	53	8	249	117	42

Comparaison des indices de fourrageage sur les stations

Les indices de fourrageage sont très faibles dans toutes les stations, le plus élevé n'atteignant pas 2 i/p/j et la plupart étant inférieurs à 0,3 i/p/j. (Tableau 4.6). Les 2 stations qui montrent les indices les

plus élevés sont dans les milieux forestiers de F2 repérés comme les plus secs, avec une différence du simple au double à l'avantage de la station F2S1 où *Wasmannia* est quasiment absente.

La signification des différences observées est étudiée comme précédemment : anova sur les rangs suivie de l'isolation, par la méthode de Student-Newman-Keuls, des stations qui se singularisent.

Tableau 4.6. Indices de fourragement de l'ensemble des Formicidae autres que *W. auropunctata* (nombre d'individus/piège/jour), mesurés en avril et octobre dans les 4 placettes des 7 stations et indice moyen pour la station

Avril	F1F	F1G	F2H1	F2H2	F2S1	F2S2	F3F
Placette a	0,114	0,000	0,600	0,029	0,857	0,829	0,171
Placette b	0,029	0,000	0,114	0,000	0,571	0,257	0,057
Placette c	0,029	0,000	0,029	0,000	0,229	0,029	0,029
Placette d	0,000	0,000	0,029	0,029	0,286	0,029	0,400
Station	0,043	0,000	0,193	0,014	0,486	0,286	0,164

Octobre	F1F	F1G	F2H1	F2H2	F2S1	F2S2	F3F
Placette a	0,286	0,000	0,943	0,029	1,857	2,143	0,943
Placette b	0,143	0,000	0,143	0,029	2,257	0,629	0,086
Placette c	0,086	0,000	0,057	0,057	2,029	0,486	0,000
Placette d	0,057	0,000	0,371	0,114	0,971	0,086	0,171
Station	0,143	0,000	0,379	0,057	1,779	0,836	0,300

L'anova sur les indices moyens des 4 placettes de chaque station (Tableau 4.6) indique des différences significatives entre stations, en avril comme en octobre (H=18,1, P=0,006 et H=19,4, P=0,004). En avril, la stations F1G se différencie significativement de tous les autres groupes (P<0,05) ; la station F2S1 se différencie significativement de F2H2 et F1F. En octobre, F1G et F2S1 se différencient significativement de tous les autres groupes (P<0,05).

L'anova sur les indices des 20 pièges de chaque station indique aussi des différences significatives entre les stations, en avril comme en octobre (H=46,5, P<0,001 ; H=65,3, P<0,001). En avril, les stations diffèrent toutes significativement (P<0,05) à l'exception des couples F2S2 / F2H1 et F2S2 / F3F ; F3F / F2H1 ; F1F / F1G ; F1F / F2H2 ; F2H2 / F1G. En octobre, les stations diffèrent toutes significativement à l'exception du couple F2H1 / F3F.

Comparaison des indices de fourragement d'avril et d'octobre

Les fourmis autres que *Wasmannia* sont dans l'ensemble plus nombreuses en octobre sur l'ensemble des stations. Les indices de fourragement observés sur les 4 placettes des 7 stations (28 données) en avril et en octobre sont comparés par un test de Wilcoxon (séries appariées). Les différences observées entre les 2 saisons sont significatives (W=244, T+ = 260, T- = -16, P < 0,001).

Associations et exclusions

Une analyse factorielle des correspondances a été faite sur les données d'abondance des espèces dans les placettes, en avril et en octobre (graphiques en Annexe 4.1). Les 2 premiers facteurs totalisent 78 % de l'inertie en avril et 90,5 % en octobre. La disproportion entre les effectifs de *Wasmannia* et ceux des autres espèces fait que l'analyse fournit peu d'éléments originaux. *Wasmannia* s'oppose à toutes les espèces sur les 2 axes. Sur le 2^{ème} axe, *P. alluaudi* s'oppose aussi aux autres espèces en avril et à *P. vaga* et *M. floricola* en octobre.

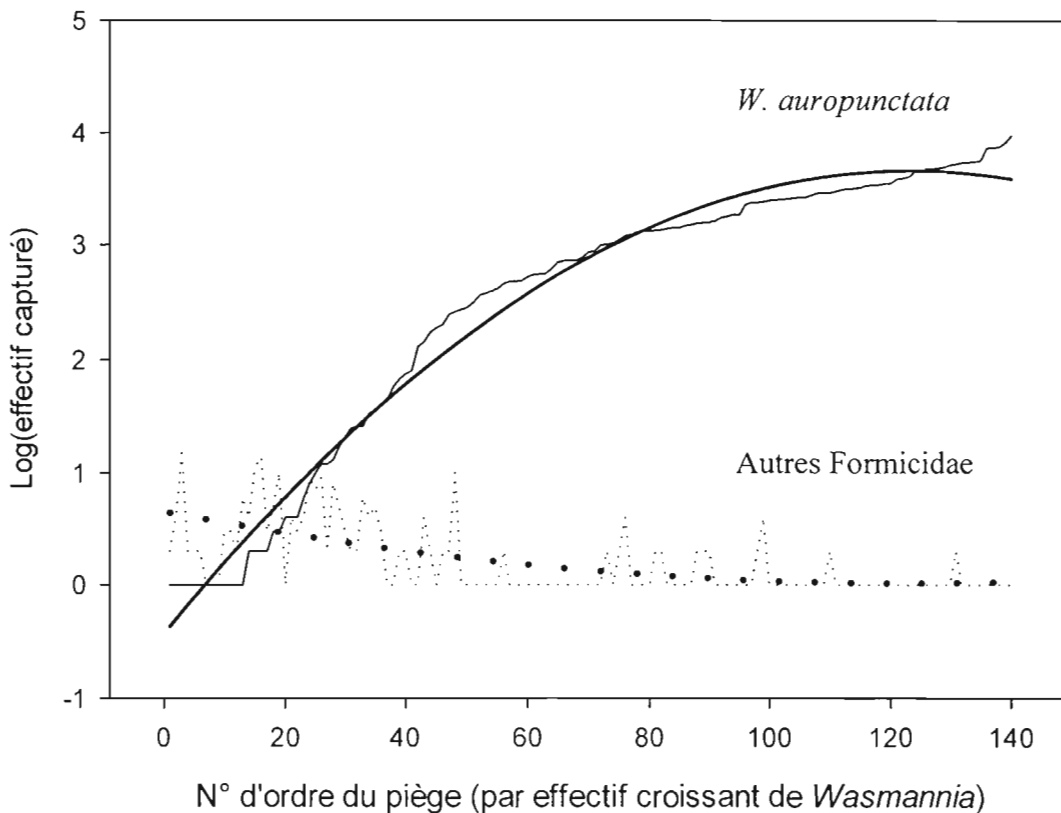
Discussion

Importance de *Wasmannia* dans les peuplements

Les indices de fourragement des stations envahies sont élevés, mais ils restent nettement inférieurs à ceux précédemment observés à Pindaï (jusqu'à plus de 3000 i/p/j : Jourdan 1999). On peut aussi évoquer certaines caféries de la Côte Ouest, où ces indices peuvent dépasser 6000 i/p/j en saison chaude (Chazeau & al. 2000).

Aux 2 saisons, avril et octobre, *Wasmannia* occupe la plupart des stations échantillonnées à Tiéa. Cette permanence de l'envahisseur rend remarquables les lacunes de son occupation, qui sont stables d'une saison à l'autre : dans le dispositif d'échantillonnage, ces lacunes concernent une placette de la station F2H1, 2 placettes de la station F2S2 et toute la station F2S1. La distance entre les centres des placettes n'excède pas en général 20 m, ce qui souligne la nette délimitation des fronts. On observe donc à Tiéa, comme à Pindaï la préférence de *Wasmannia* pour les zones les plus humides de ces milieux secs et sa médiocre aptitude, ou son incapacité, à coloniser les espaces ouverts qui sont les plus arides, en particulier les chablis.

Figure 4.2 – Courbes d'abondance de *Wasmannia auropunctata* et des autres espèces de Formicidae (18-25.iv.2000) avec ajustement polynomial d'ordre 2



Impact de *Wasmannia* sur la myrmécofaune

La myrmécofaune observée à Tiéa est fortement perturbée. Le nombre d'espèces recensées dans les stations au moyen des pièges est modeste et la plupart de ces espèces sont introduites. Toutes espèces confondues, le nombre d'individus récoltés est très faible. Certaines espèces n'ont été prises qu'en 1

ou 2 exemplaires malgré l'intensité du piégeage au sol. Certaines stations (F1F, F2H2) n'ont donné que très peu de captures ou pas du tout (F1G).

Les différences de comportement des fourmis vis-à-vis du piège de Barber peuvent parfois intervenir sur les nombres d'individus capturés. Mais pour *Plagiolepis alluaudi*, *Tetramorium simillimum*, *Monomorium floricola* ou *Odontomachus simillimus*, qui sont toujours plus abondantes en l'absence de *Wasmannia*, cette rareté indique une exclusion de la placette ou de la station, liée à la présence de fortes populations de l'envahisseur. On est tenté d'élargir cette interprétation aux espèces qui ont été capturées en trop petits nombres pour servir à l'analyse. Par contre, ce phénomène est peu sensible chez *Brachymyrmex obscurior*.

Le coefficient de corrélation de rang de Spearman entre les effectifs capturés de *Wasmannia* et des autres espèces de fourmis est de $-0,84$ en avril ($P=0,002$) et $-0,55$ en octobre ($P<0,001$) (données des 28 placettes). La figure 4.2 illustre la relation négative entre l'abondance de *Wasmannia* et celle du reste de la myrmécophage de Tiéa (données de tous les pièges).

Etude de la répartition de *Wasmannia* au moyen d'appâts

Objectifs

Une surveillance générale du domaine par la pose et le relevé d'appâts a été faite au cours de la campagne d'octobre, pour apprécier la répartition générale de *Wasmannia* en fin de saison sèche. Ce travail a pour objectif de vérifier des observations occasionnelles sur l'absence locale de *Wasmannia* dans un milieu que l'on estimait a priori entièrement envahi.

Matériel et méthode

On utilise un appât standardisé et dont la mise en œuvre est simple. Cette technique s'appuie sur la préférence marquée de *W. auropunctata* pour les corps gras, en particulier pour l'huile de soja (Williams & Whelan 1992 ; Le Breton 1999).

Des rouleaux de coton calibrés (rouleaux dentaires : $d = 8 \text{ mm}$; $l = 35 \text{ mm}$) sont posés au sol à des intervalles de 10 m, sur des rectangles en feuille d'aluminium (60 x 40 mm). On utilise les repères placés le long des layons au début de l'étude (schéma des layons sur la figure 2). Après 2 heures, on relève l'ensemble appât/support d'aluminium, avec les fourmis qui s'y trouvent. L'ensemble est placé dans un tube fermé, muni d'un code correspondant au repère du layon. Les fourmis sont identifiées au laboratoire, sous microscope binoculaire.

Résultats

Un total de 182 pièges ont été posés le long des layons aménagés sur le domaine. *W. auropunctata* a été détectée sur plus de 43 % des pièges. L'envahisseur est 6 fois plus fréquent que la seconde espèce détectée par les appâts, *M. floricola*, 20 fois plus fréquente que *B. obscurior* ou *P. vaga*, 90 fois plus que *P. alluaudi*. (Tableau 4.7).

Discussion

L'attractivité des appâts à l'huile de soja envers *W. auropunctata* est un fait bien établi (Williams & Whelan 1992). Si on prend comme base de comparaison la détection procurée par les pièges de Barber, un temps de pose de 2 heures est considéré comme suffisant pour une bonne détection de l'espèce. Mais il n'en est pas de même pour toutes les fourmis, du fait de préférences alimentaires diverses. En outre, l'espèce qui domine le piège après 2 heures a peut-être exclu d'autres espèces, qui ne seront alors pas détectées (voir l'étude de la compétition dans ce rapport). Cette méthode, dont la mise en œuvre est peu contraignante et le temps de réponse est court, ne permet donc pas de faire rapidement un état de l'ensemble de la myrmécophage présente. Mais elle est efficace pour la détection rapide de *Wasmannia*, même à de faibles densités de population (Le Breton 1999).

Il a été remarqué que les *Wasmannia* ne fréquentent pas l'appât, ou qu'elles l'abandonnent

rapidement, s'il est exposé au soleil pendant la période d'attraction. Elles peuvent donc ne pas être détectées, ce qui constitue une faiblesse de la méthode dans les zones ouvertes, bien qu'on tente dans la mesure du possible d'abriter les appâts du soleil. D'autres espèces présentent ce comportement, ce qui peut expliquer la fréquence des résultats négatifs (toutes espèces confondues) dans la zone défrichée comprise entre la forêt et la clôture.

Wasmannia est présente sur près de la moitié des appâts, donc bien plus souvent que toutes les autres espèces. La cartographie schématique de sa présence le long des layons (annexe du chapitre), jointe aux observations faites sur les stations de pièges de Barber (Figure 4.1), montre que l'invasion du domaine est générale. Mais, dans cet ensemble envahi, on distingue des zones où *Wasmannia* est très rare ou absente, notamment les espaces en herbe entre la clôture et la forêt et les clairières ou les chablis. Ces zones ont une extension variable, mais la transition zone envahie / zone non envahie est toujours brusque à l'échelle de 10 m adoptée comme distance entre les appâts. Cette observation pose la question du déterminisme de l'envahissement et de l'évitement des milieux par *Wasmannia*, dont la plasticité écologique est souvent mentionnée.

Tableau 4.7. Détection des Formicidae de Tiéa par les appâts à l'huile de soja : nombre d'appâts occupés au bout de 2 heures par chaque espèce et pourcentage d'occupation

Espèce présente	Nbre d'appâts visités	Pourcentage
Aucun Formicidae	81	44,5
<i>Wasmannia auropunctata</i>	79	43,4
<i>Monomorium floricola</i>	13	7,1
<i>Brachymyrmex obscurior</i>	4	2,2
<i>Paratrechina vaga</i>	4	2,2
<i>Tetramorium simillimum</i>	2	1,1
<i>Polyrhachis guerini</i>	2	1,1
<i>Plagiolepis alluaudi</i>	1	0,5
<i>Monomorium sp.</i>	1	0,5

Discussion générale sur la myrmécofaune

La myrmécofaune de Tiéa co-occurrences et exclusions

L'abondance de *Wasmannia* à Tiéa varie beaucoup à courte distance et l'envahisseur n'est pas présent dans toutes les stations. L'échantillonnage a recensé un total de 19 espèces de fourmis. La moitié seulement de ces espèces a été capturée par l'une ou l'autre méthode (pièges de Barber ou appâts) et 4 espèces n'ont été détectées que par une recherche à vue sur l'ensemble du domaine mis en défens.

Dans les zones à tendance mésophile (près des creeks) on observe toujours *Wasmannia auropunctata* ; en lisière de ces zones, elle cohabite parfois avec *Ochetellus glaber*, *Tapinoma melanocephalum*, *Paratrechina vaga*, *Brachymyrmex obscurior*

Dans le milieu plus nettement « sclérophylle » qui remplace la zone humide quand on s'éloigne des creeks, la présence de *Wasmannia* est moins constante et on observe sa cohabitation occasionnelle avec *Plagiolepis alluaudi*, *T. melanocephalum*, *Paratrechina longicornis*, *P. vaga*, *Monomorium floricola*, *O. glaber* et *Polyrhachis guerini*. Toutes les espèces recensées dans la zone en défens sont en fait observées, sauf les 3 espèces nocturnes et *Solenopsis geminata*.

Lorsque l'ouverture du milieu est très importante, comme dans les chablis, on remarque que *Wasmannia* est rare ou quasiment absente. On note la présence de toutes les espèces, sauf *Anoplolepis gracilipes*, *R. fulgens* et *S. geminata*. Dans le fourré à gaïacs, on observe *W. auropunctata* et

quelquefois *B. obscurior*. Sur les marges (espace ouvert entre clôture et lisière, pâturage) on observe la présence de *S. geminata* (uniquement dans le pâturage), *B. obscurior*, *P. longicornis* et *Odontomachus simillimus* (lisière et pâturage).

En première approche la myrmécofaune est voisine de celle de Pindaï mais 2 espèces endémiques recensées à Tiéa n'ont pas été observées à Pindaï : *Rhytidoponera fulgens* (l'identité spécifique devra être confirmée) et *Crematogaster* sp. Le pourcentage d'espèces introduites est fort (11 espèces sur 19, soit 58 %) et celle des endémiques est faible (2 espèces, soit moins de 11 %). Dans la forêt de Pindaï, ces pourcentages sont respectivement de 42,9 % et 23,8 % en forêt non envahie, et 66,6 % et 16,7 % en forêt envahie. L'équilibre de la composition faunistique, au niveau de la sous-famille, est très proche celui de Pindaï pour les Myrmicinae et les Formicinae (42 % et 37 % contre 44 % et 35 % à Pindaï), mais il diffère nettement pour les Dolichoderinae et les Ponerinae (10,5 % contre 17 % et 4 %).

La plupart des espèces natives sont communes et la qualité de cette faune myrmécologique paraît donc médiocre dans une perspective de conservation. Tiéa compte cependant les 2 endémiques citées. L'espèce la plus intéressante au plan conservation est la *Rhytidoponera*, qui n'est pas recensée dans la forêt de Pindaï. Les éléments endémiques de ces 2 forêts assez proches géographiquement sont donc différents, ce qui souligne l'intérêt de la conservation la plus ambitieuse possible des lambeaux sclérophylles disjoints que l'on observe aujourd'hui.

Tableau 4.8. Espèces de Formicidae recensées dans l'ensemble du domaine de Tiéa
Taxonomie, répartition et biologie

Espèce	Statut et biologie
Dolichoderinae	
<i>Ochetellus glaber</i> (Mayr), 1862	Native - Arboricole
<i>Tapinoma melanocephalum</i> (Fabricius), 1793	Introduite - Terricole
Formicinae	
<i>Anoplolepis gracilipes</i> (F. Smith), 1857	Introduite - Terricole
<i>Brachymyrmex obscurior</i> Forel, 1893	Introduite - Terricole
<i>Camponotus</i> sp.	Native - Nocturne - Arboricole
<i>Paratrechina longicornis</i> (Latreille), 1802	Introduite - Terricole
<i>Paratrechina vaga</i> (Forel), 1901	Introduite (?) - Terricole
<i>Plagiolepis alluaudi</i> Emery, 1894	Introduite - Terricole
<i>Polyrhachis guerini</i> Roger, 1863	Native - Arboricole
Myrmicinae	
<i>Cardiocondyla emeryi</i> Forel, 1881	Introduite - Terricole
<i>Crematogaster</i> sp.	Endémique - Nocturne - Arboricole
<i>Monomorium floricola</i> (Jerdon), 1851	Introduite - Terricole
<i>Monomorium</i> sp.	Native - Terricole
<i>Solenopsis geminata</i> (Fabricius), 1804	Introduite - Terricole
<i>Tetramorium simillimum</i> (F. Smith), 1851	Introduite - Terricole
<i>Tetramorium</i> sp.	Native (?) - Nocturne - Terricole
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger), 1863	Introduite - Terricole
Ponerinae	
<i>Odontomachus simillimus</i> F. Smith, 1858	Native - Terricole
<i>Rhytidoponera fulgens</i> (Emery), 1883	Endémique - Terricole

Myrmécofaune et pression d'invasion à Tiéa

La présence de *Wasmannia* n'est pas générale dans le domaine de Tiéa, ce qui peut surprendre compte tenu de l'ancienneté probable de l'invasion de cette forêt. L'hétérogénéité du milieu semble commander les limites de cette invasion ou du moins fortement contrôler son intensité. *Wasmannia* semble être confinée aux zones les plus fermées, qui sont aussi les zones les plus humides de ce milieu sec (recouvrement de la canopée et/ou litière épaisse) et quasiment absente des chablis et des espaces ouverts qui bordent les clôtures. Entre les chablis, les zones où la végétation est plus dense permettent le maintien de l'envahisseur. On peut donc faire l'hypothèse que de simples corridors de végétation envahis pourront servir de bases arrière pour une extension de *Wasmannia*, si les espaces actuellement très dégradés de la forêt se reconstituent et se referment.

La pression d'invasion, évaluée par l'indice de fourragement, est inférieure à celle observée en forêt sèche à Pindaï. Cependant, l'interférence et la compétition avec les autres fourmis sont très sensibles. Lorsque *W. auropunctata* est présente, il y a monopolisation rapide et durable des appâts : au mieux, on observe une cohabitation furtive avec de rares espèces, toujours en faibles effectifs et elles-mêmes introduites. On a cependant remarqué la compétition sur les appâts entre *P. alluaudi* et *W. auropunctata*. *P. alluaudi* est une espèce polygyne comme *W. auropunctata*, mais qui ne fourrage pas la nuit contrairement à celle-ci. En l'absence de *Wasmannia*, la myrmécofaune est plus diversifiée sur la ressource, avec des coexistences et des successions d'espèces variées, parmi lesquelles *Plagiolepis alluaudi* se distingue toujours par sa compétitivité.

Tous les échantillonnages témoignent de la disparition des autres espèces de la myrmécofaune aux fortes densités de *Wasmannia*. La cohabitation entre les espèces de fourmis est en effet régie par un équilibre complexe d'interactions, dans lequel les stratégies d'exploitation des ressources jouent un rôle essentiel. La capacité de *W. auropunctata* de fourrager jour et nuit, de localiser les ressources rapidement, de recruter vite et en masse et d'agresser et de combattre avec succès toute espèce concurrente, expliquent la résultante observée : la monopolisation des ressources et la dominance du milieu jusqu'à saturation.

A l'échelle des décennies, il est probable que les alternances de périodes humides et sèches font fluctuer les limites des zones où *Wasmannia* peut exprimer sa capacité à exclure les autres espèces, ne leur abandonnant en réalité aucun refuge pérenne. Les conséquences de cette situation s'observent sur ce qui subsiste de la myrmécofaune de Tiéa : un assemblage qui compte une majorité d'espèces introduites, localisées dans les zones les plus dégradées du domaine, les espaces très ouverts et les chablis où l'installation de *Wasmannia*, si elle se produit, ne peut être stable. Ce phénomène d'éviction de la myrmécofaune préexistante confirme les observations effectuées sur la presqu'île de Pindaï (Jourdan & Chazeau, 1997 ; Jourdan 1999).

On ignore encore le rôle précis du microclimat sur *W. auropunctata*. Dans le cas de Tiéa, où les fronts sont multiples et très nets, il sera intéressant de tester par des manipulations du milieu quelles sont, dans cette perte de compétitivité de l'envahisseur, les influences respectives des conditions abiotiques des chablis, du niveau des ressources disponibles et de la compétition des espèces qui y fourragent.

Etude de l'herpétofaune

Etude des scinques

Matériel et méthode

Méthode des pièges de Barber

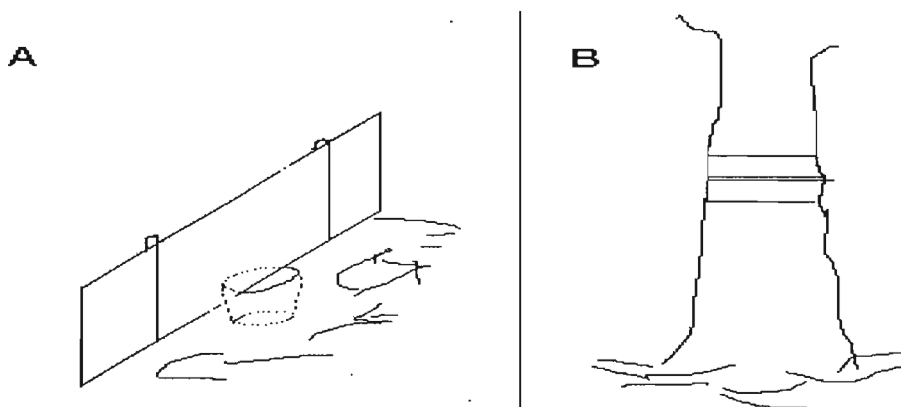
Deux stations ont été échantillonnées, situées en F2 : l'une dans une zone où *Wasmannia* est absente ou très peu abondante (au départ du long du layon EO3-EO4, repère « EO1 170 m »), l'autre dans une zone fortement envahie (angle sud-est de F2, entre 2 bras du creek). Ces stations sont représentées sur la figure 4.1 par des cercles blancs.

Dans chaque station, le dispositif retenu est identique à celui utilisé pour l'étude de la forêt de Pindaï, afin de permettre les comparaisons (Jourdan, 1999 ; Jourdan & al., 2000). Il consiste en 4 lignes ou transects de 6 pièges, soit 24 pièges par station. La distance entre les lignes est d'environ 30 m et la distance entre les pièges est de 5 m.

Les pièges de Barber utilisés sont des pots en matière plastique de 10 cm de diamètre et 15 cm de profondeur. Ils sont enterrés de la même façon que les pièges utilisés pour l'étude des fourmis, mais dépourvus de couvercle. Leur taille doit être supérieure, en raison de la taille et de l'agilité des animaux interceptés et aussi de l'absence de tout liquide dans le piège (ceci pour ne pas tuer les spécimens capturés). Une ligne d'interception matérialise le transect. Elle consiste en une barrière pleine, continue, haute de 18 cm (bordure à gazon en PVC), maintenue par des piquets en fil de fer fort, dont le trajet coupe chacun de pièges en son milieu. Cette barrière intercepte les lézards et tend à les « conduire » vers les pièges, ce qui accroît l'efficacité du dispositif de capture (Figure 4.3).

Compte tenu de la sensibilité de la zone étudiée et de son statut protégé, la grande majorité des spécimens capturés ont été relâchés en forêt hors de la zone de capture. Cette contrainte a conduit à adopter un protocole différent de celui adopté à Pindaï. Il consiste en 5 relevés quotidiens consécutifs (17 au 21 avril 2000), suivis d'un posé final de 3 jours (22 au 25 avril 2000) pour apprécier « l'épuisement » du peuplement échantillonné.

Figure 4.3. Dispositifs pour l'échantillonnage des reptiles. A : pièges de Barber avec barrière d'interception pour les scinques. B : piège collant ceinturant l'arbre pour les geckos



Méthode des transects chronométrés.

Des observations et des comptages « à vue » sont faits de jour, sur des parcours de 100 m, avec un arrêt tous les 20 m pour une recherche systématique des reptiles actifs pendant 5 minutes ; 6 points sont donc explorés en 30 minutes. Cette méthode fournit un indice de peuplement, puisque le nombre de rencontres est proportionnel à la taille des populations présentes, dans des conditions comparables d'heure et de température.

A Tiéa, cette méthode a été mise en oeuvre sur 3 parcours, avec répétitions pendant 3 jours consécutifs : dans le secteur de forêt clairière F2, à 30 m à l'intérieur de la lisière est, entre les repères E1 et E ; dans le fourré monospécifique à gaïacs en lisière Nord de F1, vers l'extrémité ouest de la zone en défens ; dans le secteur de forêt-galerie en bord de creek F1, dans la même zone que les stations de pièges Barber utilisés pour l'étude des fourmis.

Une prospection des abris possibles (sous les écorces exfoliées, sous et dans les branches mortes, dans les amas de litière au sol) a été faite également, mais sans protocole particulier, afin de compléter les inventaires pour les espèces les plus discrètes.

Identifications et analyse des données

Les récolteurs ayant une bonne connaissance de la faune locale, la plupart des spécimens ont pu être identifiés sur le terrain. Quelques-uns ont été ramenés au laboratoire pour confirmation de leur identité et analyse de leurs contenus stomacaux. Les données numériques acquises sur les 2 sites échantillonnés ont été comparées par le test de Wilcoxon (signed rank test).

Résultats

Pièges de Barber

Les résultats sont résumés dans le Tableau 4.9. Les pièges de Barber ont permis la capture de 3 espèces de Scincidae, appartenant toutes au genre *Caledoniscincus* : *C. haplorhinus* espèce banale de milieux ouverts ; *C. atropunctatum*, espèce plus rare que *C. haplorhinus*, indicateur de milieux fermés ; et *Caledoniscincus sp.*, qui est sans doute une espèce nouvelle non décrite. Le Typhlopidae *Ramphotyphlops braminus*, petit serpent aveugle insectivore, a été capturé dans la parcelle exempte de *Wasmannia*. *C. atropunctatum* n'a pas été capturé dans la station exempte de *Wasmannia* (et seulement en 2 exemplaires dans l'autre). A l'opposé, *R. braminus* n'a été capturé que dans la station envahie. Les *Caledoniscincus* présents dans les 2 stations sont près de 3 fois plus nombreux dans la station exempte de *Wasmannia*.

Une comparaison statistique des séries de données journalières de captures n'indique pas de différence significative, pour aucune espèce. Cependant, la puissance des tests est toujours faible (<0,8), du fait du petit nombre de couples de données (5).

Tableau 4.9. Effectifs capturés aux pièges de Barber pendant les 5 jours consécutifs de piégeage, suivis des 3 jours supplémentaires

Espèce	Sans <i>Wasmannia</i>			Avec <i>Wasmannia</i>		
	5 jours	+3 jours	Total	5 jours	+3 jours	Total
<i>Caledoniscincus haplorhinus</i>	38	15	53	18	0	18
<i>Caledoniscincus n.sp.</i>	58	23	81	26	5	31
<i>Caledoniscincus atropunctatum</i>	0	0	0	2	0	2
<i>Ramphotyphlops braminus</i>	3	1	4	0	0	0
Total	99	39	138	46	5	51

Transects chronométrés

Les résultats sont résumés dans le Tableau 4.10. Tous milieux confondus, l'abondance de *C. haplorhinus* est 6,5 fois supérieure à celle de l'espèce non nommée, qui semble absente du fourré à gaïacs et qui est particulièrement abondante dans le massif F2. La présence au sol de *L. nigrofasciolatum*, espèce normalement arboricole, est anecdotique.

Tableau 4.10. Nombre de reptiles recensés au sol au cours des transects chronométrés

Espèce	Gaiacs F1	Forêt F1	Forêt F2
<i>Caledoniscincus haplorhinus</i>	189	123	129

<i>Caledoniscincus</i> sp.	0	10	68
<i>Lioscincus nigrofasciolatum</i>	0	0	1

Discussion

Les 3 espèces de *Caledoniscincus* sont petites (longueur du corps ~50 mm). Ce sont des espèces de la litière à activité diurne. Toutes ont été capturées en forêt mais *C. haplorhinus* a été capturé aussi dans une zone ouverte adjacente à la forêt (pâturage) et dans un fourré à gaïacs. *Lioscincus nigrofasciolatum* est une espèce arboricole de taille moyenne (longueur du corps ~100 mm) qui n'a été observée qu'une fois en forêt pendant les transects (mais voir aussi les résultats de l'échantillonnage aux pièges collants). Bien que l'espèce puisse fréquenter le fourré à gaïacs, ce milieu n'est pas son habitat principal à Tiéa.

Les analyses statistiques ne donnent pas de résultats significatifs mais on remarque, comme à Pindaï (Jourdan & al. 2001), une moindre abondance des lézards dans les zones où *Wasmannia* est présente.

Etude des geckos

Matériel et méthode

Méthode des pièges collants

La faune arboricole est échantillonnée au moyen de pièges collants (Bauer & Sadlier 1992). Ce sont des plaques souples adhésives dont on entoure le tronc des arbres à une hauteur variable suivant la nature et la forme du tronc (Figure 4.3). Le dispositif est celui adopté pour l'étude de la forêt de Pindaï (Jourdan 1999 ; Jourdan & al. 2001). Dans chacune des zones définies pour l'étude au sol, il consiste en 2 transects parallèles d'environ 40 m, sur lesquels sont repérés respectivement 37 et 38 arbres, soit 75 arbres au total. Sur chaque arbre repéré, on fixe étroitement (par une bande adhésive en son milieu) un piège à souris collant du commerce (Victor Mouse Glue Traps™, Woodstream company), à une hauteur comprise entre 1,70 m et 2 m. La circonférence des arbres sélectionnés est comprise entre 15 et 40 cm, avec une majorité autour de 30 cm. Lorsque la circonférence est supérieure à 20 cm, plusieurs pièges sont juxtaposés. Les pièges sont posés à la tombée de la nuit et relevés le lendemain avant 10 h. La durée du piégeage est de 5 nuits consécutives (18 au 22 avril 2000).

Comme pour les captures au sol, la plupart des spécimens sont relâchés en forêt hors de la zone de capture après avoir été décollés de la surface engluée, nettoyés avec de l'huile alimentaire et identifiés. On s'interroge cependant sur la gravité des traumatismes infligés aux animaux capturés et sur leurs chances de survie après capture, ce qui conduit à limiter au maximum l'échantillonnage par cette technique.

Méthode du « night spotting »

Cette opération complémentaire consiste en observations nocturnes à la lampe-torche et aux jumelles. Sa mise en oeuvre demande une très bonne connaissance de la faune locale. Elle a été pratiquée 3 fois en avril et une fois en octobre, le long de la lisière F2 côté sud et le long des berges du creek principal en F1.

Identifications et analyse des données

Comme pour les scinques, la plupart des spécimens ont pu être identifiés sur le terrain, mais cette pratique, surtout dans le cas des observations nocturnes, suppose une très bonne connaissance de la faune locale. Certains spécimens capturés ont été ramenés au laboratoire pour vérification de leur identité et analyse des contenus stomacaux. Les données numériques acquises sur les 2 sites échantillonnés ont été comparées par le test de Wilcoxon (signed rank test).

Résultats

Les résultats des captures aux pièges collants sont résumés dans le Tableau 4.11. Aux pièges collants, 5 espèces de reptiles (dont 4 geckos) ont été capturées : *Bavayia exsuccida*, décrit de Pindaï, marqueur de milieux sclérophylles, *Bavayia cyclura*, *Lioscincus nigrofasciolatum*, *Hemidactylodes garnotii* et *Hemidactylus frenatus*. Sans compter le seul juvénile de *C. haplorhinus*, on observe que 2 espèces présentes dans la station sans *Wasmannia* n'ont pas été capturées dans la station envahie : *B. exsuccida*, et *H. garnotii*. Mais y on a capturé plus d'individus de *B. cyclura*. Une comparaison statistique des séries de données journalières de captures n'indique pas de différence significative, pour aucune espèce. Cependant, la puissance des tests est toujours faible (<0,8), du fait du petit nombre de couples de données (5).

Au cours de la recherche de jour de sites d'abris (bois mort, arbre creux), *B. cyclura*, *H. frenatus*, *H. garnotii* ont été observés (ainsi que le scinque *L. nigrofasciolatum*). Au cours des « night spotting », seuls *B. cyclura*, *H. frenatus* et *H. garnotii* ont été observés. Ces recherches « à vue », principalement destinées à compléter l'inventaire qualitatif de la faune, n'ont pas tenu compte de la situation d'envahissement.

Tableau 4.11. Total des captures aux pièges collants pendant 5 nuits consécutives dans les 2 stations échantillonnées

Espèce	Sans <i>Wasmannia</i>	Avec <i>Wasmannia</i>
<i>Bavayia cyclura</i>	13	22
<i>Bavayia exsuccida</i>	5	0
<i>Lioscincus nigrofasciolatum</i>	3	2
<i>Hemidactylus garnotii</i>	4	0
<i>Caledoniscincus haplorhinus</i> (juvénile)	1	0
Total	26	24

Discussion

Les 4 geckos recensés sont actifs la nuit, bien que *H. frenatus* puisse vocaliser dans la journée.

Les 2 espèces de *Bavayia* sont petites ou moyennes pour le genre (longueur du corps ~ 45 mm pour *Bavayia exsuccida*, 55 mm pour *Bavayia cyclura*). *B. exsuccida*, décrite de Pindaï, est considérée comme une espèce de milieux sclérophylles. A Tiéa, elle n'a été récoltée que dans le site exempt de *Wasmania*. *B. cyclura* a été capturé aux pièges de Barber dans les sites avec et sans *Wasmannia* et l'espèce a été assez fréquemment rencontrée au cours de recherches diurnes à vue dans les abris possibles, faites sans protocole particulier ; elle a aussi été observée en quelques points sur les lisières, pendant le « night spotting »

Les 2 espèces d'*Hemidactylus* sont des geckos arboricoles de taille voisine (longueur du corps : 45-50 mm). *H. garnotii* a été capturé aux pièges collants, seulement dans le site exempt de *Wasmannia*. *H. frenatus* a été récolté au cours des prospections à vue des abris potentiels dans les formations à gaïacs en bordure de la relique forestière, mais l'espèce n'a pas été piégée dans la forêt même.

Deux scinques ont été capturés aux pièges collants. L'unique juvénile de *C. haplorhinus*, espèce de litière, n'a pas de signification particulière mais le scinque *L. nigrofasciolatum* a été capturé dans les 2 stations, ce qui confirme son habitat forestier arboricole.

Les effectifs capturés sont équivalents dans les 2 stations (avec et sans *Wasmannia*) et l'analyse statistique par espèce n'indique pas de différences significatives. Mais sur les 3 geckos recensés, 2 sont absents de la station où *Wasmannia* est présente, ce qui va dans le sens des observations faites à Pindaï.

Discussion et conclusion sur l'herpétofaune de Tiéa

Herpétofaune et invasion du milieu

En tout 9 espèces de reptiles ont été capturées à Tiéa (Tableau 4.12) : 4 lézards Scincidae : *Caledoniscincus atropunctatus*, *Caledoniscincus haplorhinus*, *Caledoniscincus sp.* et *Lioscincus nigrofasciolatum* ; 4 lézards Gekkonidae : *Bavayia exsuccida*, *Bavayia cyclura*, *Hemidactylus garnotii* et *Hemidactylus frenatus* ; le serpent Typhlopidae *Ramphotyphlops braminus*.

La faune est sensiblement aussi riche qu'à Pindaï avec 9 espèces présentes contre 10 à Pindaï, mais le milieu apparaît plus altéré avec la présence de 3 espèces introduites. La capture de nombreux spécimens de scinques (>150) témoigne par contre d'une faune plus abondante qu'à Pindaï.

Les *Caledoniscincus* recensés sont forestiers et seul *C. haplorhinus* fréquente les milieux ouverts voisins. Ce comportement explique la différence d'abondance avec Pindaï, dont la forêt est bordée par la mer et entourée de zones fréquemment brûlées. Ces dernières ne sont pas un milieu favorable pour cette espèce : la population présente en forêt ne peut donc pas être renouvelée par une immigration en provenance des zones ouvertes voisines.

Tableau 4.12. Reptiles recensés à Tiéa - Taxonomie, répartition et signification pour la conservation (NC = Nouvelle-Calédonie, L = Iles Loyauté, IP = Ile des Pins)

Espèce	Répartition géographique	Signification pour la conservation
Gekkonidae		
<i>Bavayia cyclura</i> (Günther), 1872	NC, L, IP	Endémique, commun
<i>Bavayia exsuccida</i> Bauer, Whitaker & Sadler, 1998	NC	Endémique, rare
<i>Hemidactylus frenatus</i> Duméril & Bibron, 1836	NC, L, IP, Indo-Pacifique	Introduit, commun
<i>Hemidactylus garnotii</i> Duméril & Bibron, 1836	NC, L	Endémique, restreint
Scincidae		
<i>Caledoniscincus atropunctatus</i> (Roux), 1913	NC, L, IP, Vanuatu	Endémique, commun
<i>Caledoniscincus haplorhinus</i> (Günther), 1872	NC, L, voisinage IP	Endémique, commun
<i>Caledoniscincus sp.</i>	NC	Endémique, rare
<i>Lioscincus nigrofasciolatum</i> (Peters), 1869	NC, L, IP	Endémique, commun
Typhlopidae		
<i>Ramphotyphlops braminus</i> (Daudin), 1803	NC, L, Asie Pacifique	Introduit, commun

On observe une moindre diversité des geckos et une moindre abondance des scinques dans la station dans laquelle *Wasmannia* est présente. L'interprétation de ces données est délicate, d'autant plus que les séries recueillies sont courtes et ne fournissent pas de statistiques significatives. Mais elles vont dans le sens des observations faites dans la forêt sclérophylle de Pindaï : la présence de *Wasmannia* s'accompagne d'une déflation des populations de plusieurs espèces de lézards.

Signification de l'herpétofaune de Tiéa au plan de la conservation

Trois des 9 espèces de reptiles capturées sur le site de Tiéa (*Hemidactylus garnotii*, *Hemidactylus frenatus* et *Ramphotyphlops braminus*) ont une vaste répartition Pacifique, hors de la Nouvelle-Calédonie et des Iles Loyauté (Bauer & Sadlier 2000).

H. frenatus et *R. braminus*, qui sont des introductions récentes, présentent peu d'intérêt pour la conservation. *H. garnotii* est aussi une espèce largement répandue, mais son statut est différent car cette espèce native est souvent déplacée par *H. frenatus*, et son aire de répartition s'est beaucoup restreinte depuis un siècle en Nouvelle-Calédonie. *H. garnotii* ne colonise pas l'intérieur des forêts humides mais se cantonne aux lisières forestières, aux formations végétales côtières ou à la forêt sèche, habitats fréquentés aussi par *H. frenatus* qui l'y concurrence avec succès. La forêt sclérophylle peut donc avoir une signification particulière pour la conservation de *H. garnotii*. Il est possible aussi qu'il existe une différenciation génétique entre les populations des différentes îles du Pacifique, comme cela a été observé pour plusieurs autres espèces de geckos et de scinques à large répartition géographique dans le bassin du Pacifique. Si c'était le cas, la signification et le statut de l'espèce au plan de la conservation devraient être réévalués.

Caledoniscincus haplorhinus, *Caledoniscincus atropunctatus*, *Lioscincus nigrofasciolatum* et *Bavayia cyclura* sont largement répandus dans toute la Nouvelle-Calédonie et sont relativement communs quand ils sont présents (Bauer & Sadlier 2000). On considère donc que les 3 espèces de scinques ne posent pas de problèmes particuliers de conservation. Par contre, il est presque certain que les populations de geckos rassemblées actuellement sous le nom *B. cyclura* constituent en fait un complexe d'espèces dont la répartition reste à étudier. Leur abondance dans les reliques sclérophylles confirme l'intérêt de chaque lambeau forestier pour la conservation de leur diversité, compte tenu de la dégradation importante des habitats de basse altitude de la Côte Ouest.

Le gecko *Bavayia exsuccida* et le scinque *Caledoniscincus* sp. ont une distribution réduite et leur conservation mérite une attention particulière. *B. exsuccida* a été décrit récemment de la forêt sclérophylle de Pindaï, à 25 km au sud de Pouembout (Bauer & al. 1998). L'espèce n'est connue que de cette localité, d'une station en maquis près de Voh (30 km au nord de Pouembout) et de la forêt de Tiéa. Elle est absente dans plusieurs stations en maquis qui ont été prospectées depuis sa capture à Voh, ce qui amène à douter de la continuité de sa distribution, au moins autour de ces localités. Pour la conservation de cette espèce, la signification des 3 stations actuellement connues est donc élevée. Mais un travail de prospection complémentaire devra être conduit le nord-ouest de la Grande Terre pour préciser son statut.

A ce stade des investigations, le *Caledoniscincus* capturé dans la forêt de Tiéa n'est identifiable à aucune espèce décrite. Il s'agit peut-être d'une espèce non nommée, récoltée récemment à Forêt Plate. Dans le centre et le nord de la Grande Terre, la diversité spécifique du genre *Caledoniscincus* est exceptionnelle. La plupart de ces espèces n'habitent que des milieux forestiers fermés. Leur aire de répartition est d'importance très variable, parfois très restreinte. En se fondant sur nos connaissances actuelles et compte tenu du micro-endémisme qui semble caractériser les espèces forestières de *Caledoniscincus*, l'espèce de la forêt de Tiéa-Pouembout présente une importance particulière au plan de la conservation.

Bibliographie

- Bauer AM, Sadlier RA, 1992. The use of mouse glue traps to capture lizards. Herpetol. Rev. 28 : 112-113.
- Bauer AM, Sadlier RA, 2000. The Herpetofauna of New Caledonia. Society Stud. Amphib. Rept., Saint-Louis.
- Chazeau J, Potiaroa T, Bonnet de Larbogne L, Konghouleux D, Jourdan H, 2000. Etude de la "fourmi électrique" *Wasmannia auropunctata* (Roger) en Nouvelle-Calédonie : expressions de l'invasion, moyens d'une maîtrise de la nuisance en milieu agricole, praticabilité d'une préservation des milieux naturels. IRD, Nouméa.
- Jourdan H, 1999. Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens

- sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata* (Roger), 1863 (Hymenoptera : Formicidae). Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse, 376 p.
- Jourdan H, Chazeau J, 1997. Feux de brousse et invasion des milieux du domaine sclérophylle par la fourmi pionnière *Wasmannia auropunctata*. Rap. CORDET, ORSTOM, Nouméa.
- Jourdan H, Sadlier R, Bauer A, 2001. Little fire ant invasion (*Wasmannia auropunctata*) as a threat to New Caledonian lizards: evidences from a sclerophyll forest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 38 (2): 1-19.
- Le Breton J, 1999. Etude de l'invasion d'une forêt dense humide de Nouvelle-Calédonie par la fourmi électrique *Wasmannia auropunctata* (Roger). IRD, Nouméa.
- Manauté J, 1999. Mise en protection de la forêt sclérophylle de Tiéa. Multigr., Service de l'Environnement, Province Nord de la Nouvelle-Calédonie, 8 p., annex.
- Williams DF, Whelan PM, 1992. Bait attraction of the introduced pest ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera : Formicidae) in the Galapagos Islands. *J. Entomol. Sci.*, 27: 29-34.

Expression de *Wasmannia* dans une forêt dense humide et impact sur la myrmécofaune native de litière

Julien Le Breton, Jean Chazeau, & Hervé Jourdan

Cette étude s'est intéressée à l'extension de *Wasmannia auropunctata* dans un lambeau de forêt dense humide sur sols issus de roches ultramafiques et sur son impact sur la communauté des fourmis natives le long du gradient d'invasion.

Méthode

Site de l'étude

L'étude a été conduite dans le Parc Provincial de la Rivière Bleue, situé dans le grand massif ultramafique du Sud calédonien. Cette forêt est considérée par les botanistes comme une forêt primaire non perturbée (Jaffré & Veillon 1990). L'endémisme de la flore est fort (89%) et les familles dominantes sont les Myrtaceae et les Rubiaceae. *W. auropunctata* a été détectée pour la première fois dans le parc à la mi-97. Son introduction et sa dispersion semblent liées à l'aménagement d'aires de loisirs (sites de camping), par la mise en œuvre de matériaux ou d'engins de travaux publics contaminés.

En juillet 1999, on a entrepris l'étude d'une partie de la forêt dont la lisière était envahie par *Wasmannia*. Un programme d'échantillonnage a été mis en place pour établir l'extension de l'invasion et évaluer son impact sur la myrmécofaune native. Ce travail a été reconduit en mars 2000 pour établir les progrès de l'invasion après 8 mois.

Echantillonnage de la myrmécofaune

La richesse spécifique et l'abondance de la myrmécofaune ont été étudiées au moyen de pièges d'interception de Barber, selon la méthode déjà exposée. Le piégeage a été conduit le long de transects parallèles, depuis la lisière jusqu'à 130 m à l'intérieur de la forêt, tracés de manière à couper le front d'invasion. Pour chaque campagne d'échantillonnage, on a utilisé 168 pièges, disposés en 6 lignes de 28 pièges. La distance entre les lignes et entre les pièges est de 5 m. La durée du piégeage est de 7 jours. Bien que ce type de piège soit plus efficace pour la capture des fourmis dans les habitats ouverts qu'en forêt dense humide (Andersen 1991), cette méthode qui ne bouleverse pas le milieu (contrairement aux prélèvements de quadrats de litière) fournit une estimation convenable de la composition spécifique et de l'abondance relative des fourmis actives à la surface du sol (Bestelmeyer & al. 2000, Wang & al. 2001).

Les fourmis capturées ont été triées au niveau de l'espèce et leur abondance notée pour chaque piège. Compte tenu de l'état des connaissances encore insuffisant de la taxonomie des fourmis néo-calédoniennes, les espèces qui n'ont pas pu être nommées ont été désignées comme morphospecies avec un code lettre. Tous les spécimens collectés sont conservés à l'IRD Nouméa.

Analyses statistiques

Les données des pièges de Barber ont été regroupées en 7 sous-ensembles qui correspondent à 7 zones réparties entre la lisière et la partie la plus éloignée en forêt : 0-20 m; 20-40m; 40-60m; 60-80 m; 80-100m; 100-120 m and 120-135m.

Pour chaque période d'échantillonnage, on a d'abord comparé les abondances de *W. auropunctata*, puis des espèces natives, dans chaque zone, par un test sur les rangs de Kruskal-Wallis. Des tests post-hoc de comparaison multiples (test de Dunn) ont ensuite été utilisés pour *Wasmannia* puis pour les espèces natives, afin d'isoler les zones qui diffèrent significativement des autres. On a enfin comparé, par un test des signes de Wilcoxon, les abondances de *Wasmannia*, puis celles des espèces natives, mesurées pendant les 2 périodes d'échantillonnage. Tous les tests ont été faits au moyen du logiciel SigmaStat 2.03.

Résultats

Distribution de W. auropunctata

On a détecté le fourrageage des ouvrières de *W. auropunctata* dans la forêt jusqu'à 85 m de la lisière en juillet 1999 et jusqu'à 90 m en mars 2000. L'abondance de l'envahisseur dans le domaine envahi est plus grande dans les zones près de la lisière et décroît quand on s'en éloigne. Cette tendance a été observée pour les 2 périodes d'échantillonnage (Figure 4.4).

Tableau 4.13. Espèces de fourmis de la litière échantillonnées aux pièges de Barber dans une forêt dense humide néo-calédonienne (Rivière Bleue) partiellement envahie par *W. auropunctata*. Le nombre des fourrageuses capturées en juillet 1999 et mars 2000 sont donnés pour chaque espèce.

Espèce	Statut	1999	2000
Ponerinae			
<i>Hypoponera pruinosa</i> , (Emery) 1900	native	1	0
<i>Hypoponera sp. A</i>	native	0	5
<i>Leptogenys acutangula</i> (Emery) 1914	endémique	1	14
<i>Rhytidoponera numeensis</i> (André) 1889	endémique	13	22
<i>Rhytidoponera versicolor</i> Brown 1958	endémique	4	9
Myrmicinae			
<i>Lordomyrma caledonica</i> (André) 1889	endémique	0	2
<i>Lordomyrma sp.A</i>	endémique	4	1
<i>Lordomyrma sp.B</i>	endémique	5	3
<i>Lordomyrma sp.C</i>	endémique	8	2
<i>Lordomyrma sp.D</i>	endémique	18	5
<i>Monomorium longipe</i> , (Emery) 1914	endémique	1	0
<i>Monomorium sp.</i>	native	1	0
<i>Oligomyrmex sodalis</i> (Emery) 1914	endémique	3	4
<i>Pheidole luteipes</i> Emery 1914	endémique	35	63
<i>Pheidole sp.A</i>	endémique	16	27
<i>Pheidole sp.B</i>	endémique	4	0
<i>Strumigenys sp.</i>	native	0	2
<i>Solenopsis papuana</i> Emery 1900	native	4	1
<i>Tetramorium sp.</i>	native	2	2
<i>Vollenhovia sp.</i>	native	3	0
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger) 1863	introduite	403	1513
Dolichoderinae:			
<i>Leptomyrmex pallens nigriceps</i> Emery 1914	endémique	4	5
Formicinae			
<i>Paratrechina caledonica</i> (Forel) 1902	endémique	6	3
<i>Paratrechina foreli</i> (Emery) 1914	endémique	7	8

En juillet 1999, les abondances de *W. auropunctata* diffèrent significativement entre les zones (test de Kruskal-Wallis ; H = 113,84 ; df = 6 ; P <0,001). Les tests post-hoc indiquent que ses populations sont significativement supérieures dans les 2 premières zones que dans les autres (0 – 20 m et 20 – 40 m) (Figure 4.4 A).

En mars 2000, l'abondance de l'envahisseur montre aussi des différences significatives entre les zones envahies (test de Kruskal-Wallis ; H = 126,05 ; df = 6 ; P <0,001). *W. auropunctata* est beaucoup plus abondante dans la première zone (0-20 m) et ses populations décroissent significativement en s'éloignant de la lisière (Figure 4.4 B).

Impact sur la myrmécofaune native

On a recensé un total de 24 espèces ou morphospecies, appartenant à 14 genres, pendant cette étude (Tableau 4.13). *W. auropunctata* est la seule espèce introduite, toutes les autres étant indigènes ou endémiques. La famille la mieux représentée est celle des Myrmicinae (16 espèces), suivie par les Ponerinae (5 espèces), les Formicidae (2 espèces) et les Dolichoderinae (1 seule espèce). Le genre le plus riche est *Lordomyrma* (5 espèces). Les *Pheidole*, qui constituent près de la moitié des effectifs des fourrageurs indigènes capturés pendant les 2 périodes d'échantillonnage (Tableau 4.13), dominent numériquement la communauté des fourmis natives.

La richesse spécifique et l'abondance des espèces recensées sont nettement plus élevées dans les zones non envahies (Figure 4.4). Dans les zones envahies, *W. auropunctata* représente respectivement plus de 92% et 96% de la myrmécofaune totale en juillet 1999 et en mars 2000. Les quelques individus de la faune native qui ont été capturés appartiennent à des espèces cryptiques, comme *Hypoponera pruinos*, *Hypoponera sp.A*, *Oligomyrmex sodalis* et *Strumigenys sp.*

En juillet 1999, l'abondance des espèces natives diffère entre les zones (test de Kruskal-Wallis ; H = 66,74 ; df = 6 ; P <0,001). Les tests post-hoc indiquent des différences entre les zones envahies et non envahies. La 4^{ème} zone (60-80 m), où le front d'invasion a été localisé, montre une abondance intermédiaire pour la faune des fourmis natives. Ces caractéristiques ont aussi été observées en mars 2000, avec des différences significatives entre zones envahies et non envahies (test de Kruskal-Wallis ; H = 87,37 ; df = 6 ; P <0,001).

Différences entre les périodes d'échantillonnage

Le nombre total des fourrageuses de *W. auropunctata* collectées est beaucoup plus élevé en mars 2000 (1513 individus) qu'en juillet 1999 (403 individus) : cette population a quasiment quadruplé. Pour chaque zone de la zone envahie (soit, de la lisière jusqu'à 80 m dans la forêt), les nombres de fourrageuses de *W. auropunctata* diffèrent significativement entre les 2 périodes (Tableau 4.14).

Tableau 4.14. Résultats d'un test sur les rangs de Wilcoxon (W) pour comparer l'abondance de *Wasmannia auropunctata* et des espèces natives entre juillet 1999 et mars 2000 (N = nombre de pièges par zone). Zone 0-100m zone : envahie par *W. auropunctata* ; zone 100-135m : non envahie.

Distance de la lisière	W	N	P	W	N	P
0-20m	385,0	30	**	-3	30	NS
20-40m	212,0	24	**	1	24	NS
40-60m	276,0	24	**	-2	24	NS
60-80m	169,0	24	*	-13	24	NS
80-100m	7,0	24	NS	21,0	24	NS
100-120m	0,0	24	NS	78,0	24	NS
120-135m	0,0	18	NS	24,0	18	NS

P = niveau de signification (NS = > 0,05 ; * = < 0,05 ; ** < 0,001)

La richesse de la myrmécofaune native est similaire, avec quelques légères différences de composition dues à la rareté de certaines espèces (Tableau 4.13). Dans l'aire non envahie, le nombre de fourmis natives collectées est un peu plus élevé en mars 2000 (178 individus) qu'en juillet 1999 (140 individus), sans que la différence entre les 2 périodes soit significative.

Discussion

Progression de l'invasion et impact sur la myrmécofaune native

Des études liées à celle-ci ont montré que les sols issus de roches ultramafiques n'induisent pas une barrière écologique contre *W. auropunctata* en Nouvelle-Calédonie, comme cela peut être observé pour d'autres envahisseurs (Jourdan 1997b). En réalité, on vient de montrer que les forêts denses primaires caractéristiques de ces sols sont aussi envahies et que l'envahisseur peut développer de grandes populations dans ces biotopes fragiles.

L'abondance de *W. auropunctata* s'est fortement accrue entre les 2 périodes d'échantillonnage, tandis que celle des fourmis natives restait stable dans la zone non envahie. L'envahisseur a ainsi montré une forte croissance démographique, qui s'est accompagnée d'une décroissance de la richesse spécifique et de l'abondance de la myrmécofaune native dans toute la zone envahie.

Ces résultats s'accordent avec ceux d'études conduites antérieurement dans diverses zones envahies dans le monde, incluant l'archipel des Galápagos, d'autres régions de la Nouvelle-Calédonie et du Vanuatu (Clark & al. 1982, Lubin 1984, Jourdan 1999, Jourdan & al. 2002). L'intérêt de la présente étude est d'attester pour la première fois d'une telle invasion, accompagnée de l'extermination des espèces natives, dans un milieu de forêt dense humide intact.

Puisque l'échantillonnage utilisé s'étend à partir d'une lisière forestière, on peut présenter l'objection d'une influence des gradients environnementaux liés à « l'effet lisière ». Selon Carvalho & Vasconcelos (2000), ce phénomène affecterait significativement la composition de la myrmécofaune épigée jusqu'à 200 m de la lisière en Amazonie Centrale. Cependant, il existe des évidences que les caractéristiques observées sont liées à l'extension de *W. auropunctata* : les *Pheidole* dominantes ont été collectées sur d'autres lisières forestières (données non publiées d'échantillonnages de quadrats) et le nombre d'espèces natives recensées dans la zone envahie est extrêmement bas, les occurrences de fourmis se rapportant exclusivement aux fourrageuses de *W. auropunctata*.

Bien que nous n'ayons pas utilisé d'appâts dans cette expérience, la capacité de *W. auropunctata* d'exclure les autres fourmis des ressources alimentaires a déjà été établie aux Galápagos (Meier 1994) et en Nouvelle-Calédonie, en forêt sclérophylle (Delsinne & al. 2001).

Ce succès contraste fortement avec ce qui est observé dans sa zone d'origine, où *W. auropunctata* ne domine jamais la communauté des fourmis (Levings & Franks 1982, Tennant 1994). En utilisant des appâts au thon pour étudier les myrmécofaunes des forêts tropicales primaires du Costa Rica et de Panama, Tennant (1994) a conclu que *W. auropunctata* peut coexister avec des espèces qui montrent des besoins alimentaires et des comportements de fourrageage similaires.

Il est possible que, dans une forêt tropicale qui offre une grande diversité de sites de nidification et de nourriture, *W. auropunctata* puisse en exploiter une bonne part tout en laissant suffisamment de ressources aux autres espèces de la zone. Selon les résultats acquis, ce n'est pas le cas en Nouvelle-Calédonie. Cela pourrait être dû aux fortes populations de l'envahisseur, qui ne permettent pas aux autres espèces de coexister dans les conditions de basse productivité trophique d'une forêt dense humide sur roches ultramafiques.

Dans les forêts denses humides de la zone d'origine de *W. auropunctata*, plusieurs espèces de fourmis, appartenant notamment au genre *Pheidole*, sont en compétition avec elle et leur succès peut contribuer à maintenir ses populations à de basses densités (Tennant 1994). Au contraire, la présence de *W. auropunctata* dans les forêts denses humides conduit à l'extermination de toutes les fourmis indigènes ou endémiques, y compris les espèces de *Pheidole* qui dominent numériquement la myrmécofaune native. Dans l'état actuel de nos connaissances, les espèces de cette faune ne paraissent pas en mesure de réguler les densités de *W. auropunctata* à travers des phénomènes de compétition.

*Mécanismes impliqués dans le déplacement des fourmis natives par *W. auropunctata**

Dans les systèmes qui impliquent l'interaction de plusieurs espèces, le niveau de répulsion entre espèces co-occurentes devrait être directement proportionnel au chevauchement dans l'usage des ressources (Levings & Traniello 1981). *W. auropunctata* est une vraie généraliste (Ulloa-Chacón & Cherix 1990; Tennant 1994; Jourdan 1999) pour ses habitudes alimentaires (Clark & al. 1982), le choix des sites de nidification (Young 1986, Blüthgen & al. 2000) et son rythme d'activité (Clark et al. 1982). Ces attributs écologiques ont pour conséquence une compétition potentielle avec un grand nombre d'espèces natives dans la forêt étudiée.

Cette capacité à la compétition est renforcée par l'unicolonialité de l'espèce en Nouvelle-Calédonie. Bien que le mécanisme par lequel *W. auropunctata* déplace les fourmis natives de cette forêt sur ultramaïque soit encore indéterminé, Delsinne & al. (2001) ont démontré sa capacité à monopoliser des appâts au thon dans une forêt sclérophylle. On sait que *W. auropunctata* n'utilise pas de substances répulsives pour déplacer les fourmis natives (Le Breton et al. 2002) : la compétition sur les appâts doit jouer un rôle majeur et la prédation envers les autres espèces de fourmis ne doit pas être exclue.

Le succès de *W. auropunctata* peut être rapporté à ses attributs de « tramp species » (espèce vagabonde, voir *supra*), couplés à des caractères plus spécifiques comme la venimosité de sa piqûre, une forte capacité de recrutement, la petite taille des ouvrières ou la forte densité de ses populations. Ce succès colonisateur qui déplace les espèces natives en Nouvelle-Calédonie est similaire à celui d'autres « tramps » comme *Pheidole megacephala* en Australie, (Hoffman et al. 1999; Vanderwoude et al. 2000), *Linepithema humile* en Californie du Nord (Human & Gordon 1999) ou *Solenopsis invicta*, la fourmi de feu, dans le sud des Etats-Unis (Porter & Savignano 1990; Gotelli & Arnett 2000). Cela renforce l'idée de traits évolutifs communs chez les « tramp species », donnant à l'espèce une compétitivité supérieure quand elle est introduite dans des environnements nouveaux.

Les caractères de la faune des fourmis natives de Nouvelle-Calédonie peuvent aussi jouer un rôle. Cette faune est remarquable par un taux d'endémisme élevé et de nombreux traits primitifs (Taylor 1987, Jourdan 2002). Comme l'a écrit Wilson (1961) pour les faunes de fourmis mélanésiennes, ces caractères peuvent impliquer un manque de compétitivité, ce qui serait un facteur clé expliquant le manque de résistance envers de nouveaux colonisateurs.

L'exclusion des espèces de la faune native a été observée même à de faibles densités de *W. auropunctata*. Ceci peut être dû à la forte agressivité de l'envahisseur et à sa dominance sur les ressources trophiques, comme c'est le cas en Californie du Nord entre *L. humile* et la faune des fourmis natives (Human & Gordon 1999). Le remplacement par compétition semble être le mécanisme premier du déplacement et de la destruction des faunes natives. Les quelques espèces natives qui persistent dans les zones envahies sont peut-être celles qui fourragent dans des strates différentes du milieu. Un processus similaire a été décrit pour la fourmi d'Argentine en Californie (Ward 1987).

Cette étude met aussi en évidence la capacité de *W. auropunctata*, comme d'autres « tramps », à envahir des écosystèmes non perturbés. Etant donné le rôle clé des fourmis dans l'écologie des milieux (Wilson 1987; Hölldobler & Wilson 1990), la perturbation violente causée par ces envahisseurs sur les communautés de fourmis natives ne peut manquer d'avoir des répercussions à l'échelle de l'écosystème tout entier. Des études complémentaires sur cet impact, incluant des séries temporelles sur les fronts qui avancent, doivent être entreprises pour améliorer notre compréhension du succès invasif des fourmis.

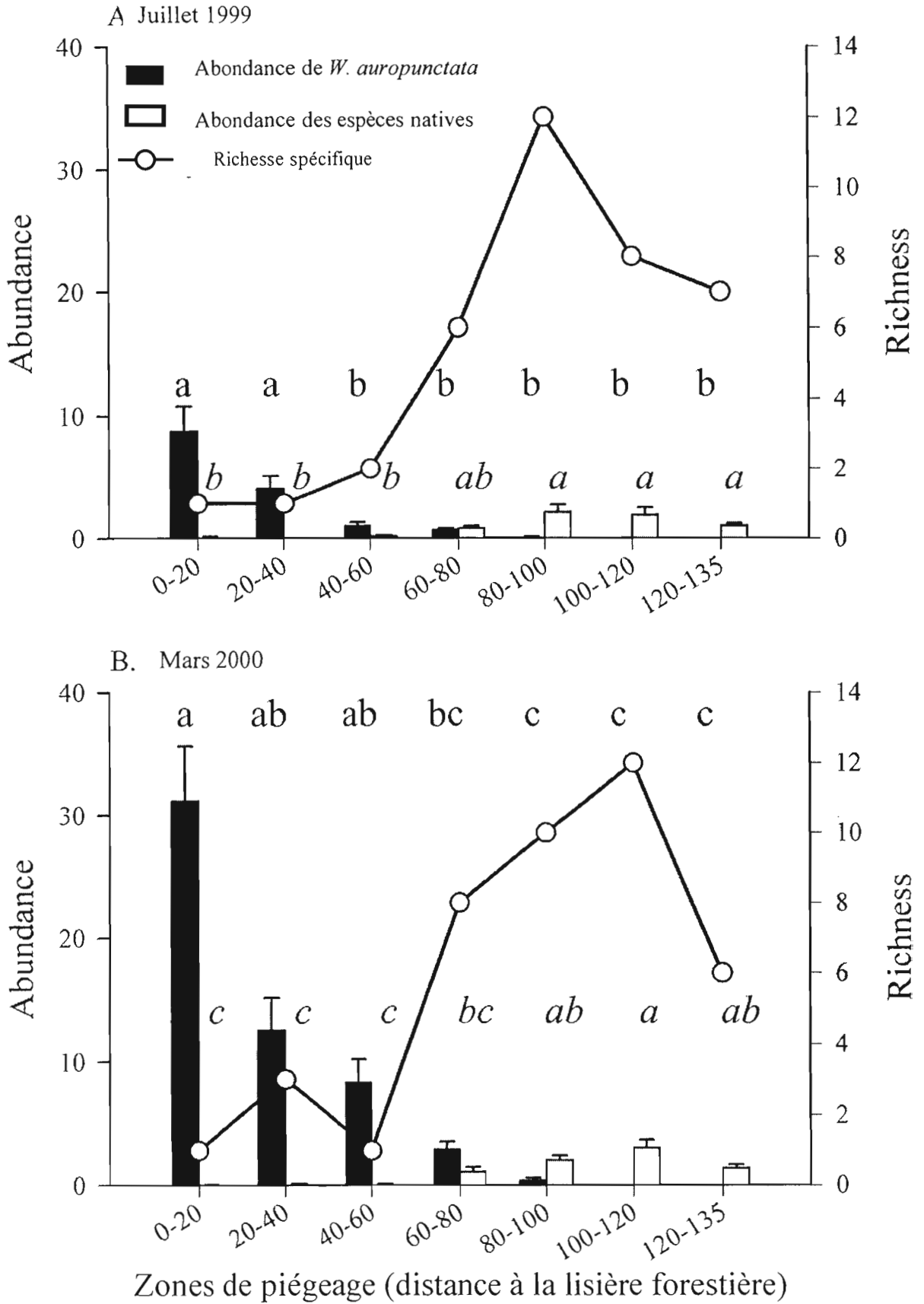
Bibliographie

- Andersen AN, 1991. Sampling communities of ground foraging ants: Pitfall catches compared with quadrats counts in an Australian tropical savanna. *Aust. J. Ecol.* 16, 273-9.
- Bestelmeyer B, Agosti D, Alonso L, Brandao R, Brown W, Delabie JHC, Silvestre R, 2000. Field techniques for the study of ground-dwelling ants : 122-154. *In* Agosti D, Majer JD, Alonso LE & Schultz T. (eds.), *Ants : Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*,

- Smithsonian Institution Press, Washington.
- Blüthgen N, Verhaagh M, Goitia W, Blüthgen N, 2000. Ant nests in tank bromeliads - an example of non-specific interaction. *Insect. Soc.* 47 : 313-316.
- Carvalho KS, Vasconcelos HL, 1999. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biol. Cons.* 91 : 151-157.
- Clark DB, Guayasamín C, Pazmiño O, Donoso C, Páez de Villacís Y, 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata* : autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica* 14 : 196-207.
- Delsinne T, Jourdan H, & Chazeau J, 2001. Premières données sur la monopolisation de ressources par l'envahisseur *Wasmannia auropunctata* (Roger) au sein d'une myrmécofaune de forêt sèche néo-calédonienne *Actes Coll. Insect. Soc.* 14 : 1-5.
- Fabres G, Brown WL, 1978. The recent introduction of the pest ant *Wasmannia auropunctata* into New Caledonia. *J. Aust. Entomol. Soc.* 17 : 139-142.
- Gotelli NJ, Arnett AE, 2000. Biogeographic effects of red fire ant invasion. *Ecology Letters* 3 : 257-261.
- Hoffman BD, Andersen AN, Hill GJE, 1999. Impact of an introduced ant on native rainforest invertebrates : *Pheidole megacephala* in monsoonal Australia. *Oecologia* 120 : 595-604.
- Hölldobler B, Wilson EO, 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Human KG, Gordon DM, 1999. Behavioral interactions of the invasive Argentine ant with native ant species. *Insect. Soc.* 46 : 159-163.
- Jaffré T, Veillon J-M, 1990. Etude floristique et structurale de deux forêts denses humides sur roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 12 : 243-273.
- Jourdan H, 1997a. Threats on Pacific islands : the spread of the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera : Formicidae). *Pac. Conserv. Biol.* 3 : 61-64.
- Jourdan H, 1997b. Are serpentine biota free from successful biological invasions? Southern New Caledonian ant community example : 107-108. *In*: Jaffré T, Reeves RD, Becquer T (eds.) *Proceedings of the 2nd International Conference on Serpentine Ecology*, ORSTOM Nouméa.
- Jourdan H, 1999. Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata*. Thèse de doctorat. Université Paul Sabatier, Toulouse, 376 p.
- Jourdan H, Sadlier RA, Bauer AM, 2001. The impact of the little fire ant invasion (*Wasmannia auropunctata* (Roger)) on the New Caledonian herpetofauna: results of a study in sclerophyll forest habitat. *Sociobiology* 38 : 283-301.
- Jourdan H, 2002. New Caledonian ant fauna: a hot spot for ant diversity in the Pacific : 167. *In* *The golden Jubilee Proceedings, XIV International Congress of IUSI*, Hokkaido University, Sapporo.
- Jourdan H, Chazeau J, Bonnet de Larbogne L, 2002. The recent introduction of the neotropical ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) into Vanuatu archipelago (Southwest Pacific). *Sociobiology* 40 : 483-509.
- Le Breton J, Chazeau J, Dejean A 2002. Field experiment to assess the use of repellent substances by *Wasmannia auropunctata* (Formicidae: Myrmicinae) during food exploitation. *Sociobiology* 40 : 437-42.
- Levings SC, Traniello JFA, 1981. Territoriality, nest dispersion, and community structure in ants. *Psyche* 88 : 265-319.
- Levings SC, Franks NR, 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology* 63 : 338-344.
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, 2000. 100 of the world's worst invasive alien species. *Aliens* 12 S : 1-12.
- Lubin YD, 1984. Changes in the native fauna of the Galápagos Islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biol. J. Linn. Soc.* 21 : 229-242.

- McGlynn TP, 1999. Non-native Ants are Smaller than related Native Ants. *Amer. Nat.* 154 : 690-699.
- Majer JD, Delabie JHC, 1999. Impact of tree isolation on arboreal and ground ant communities in cleared pasture in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Insect. Soc.* 46 : 281-290.
- Meier RE, 1994. Coexisting patterns and foraging behavior of introduced and native ants (Hymenoptera Formicidae) in the Galapagos Islands (Ecuador) : 44-62. In : . Williams DF (ed.) *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*, Westview Press, Boulder.
- Myers JH, Simberloff D, Kuris AM, Carey JR 2000. Eradication revisited: dealing with exotic species. *Trend. Ecol. Evol.* 15 : 316-320.
- Passera L, 1994. Characteristics of tramp species : 23-43. In : Williams DF (ed.) *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*, Westview Press, Boulder.
- Porter SD, Savignano DA, 1990. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology* 71 : 2095-2106.
- Taylor RW, 1987. A checklist of the ants of Australia, New Caledonia and New Zealand (Hymenoptera: Formicidae). *CSIRO Div. Entomol. Rep.*, 41 : 1-92.
- Tennant LE, 1994. The ecology of *Wasmannia auropunctata* in primary tropical rainforest in Costa Rica and Panama : 80-90. In : Williams DF (ed.) *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*, Westview Press, Boulder.
- Ulloa Chacón P, Cherix D, 1990. The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) : 281-289. *In* : Vander Meer RK, Jaffe K, Cedeno A (eds.) *Applied myrmecology: a world perspective*, Westview Press, Boulder.
- Vanderwoude C, Lobry De Bruyn LA, House APN, 2000. Response of an open-forest ant community to invasion by the introduced ant, *Pheidole megacephala*. *Aust. J. Ecol.* 25 : 253-259.
- Wang C, Strazanac J, Butler L, 2001. A comparison of pitfall traps with bait traps for studying leaf litter ant communities. *Entomol. Soc. Amer.* 94 : 761-765.
- Ward PS, 1987. Distribution of the introduced Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) in natural habitats of the lower Sacramento Valley and its effects on the indigenous ant fauna. *Hilgardia* 55 : 1-16.
- Wilson EO, 1961. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *Am. Nat.* 95 : 169-193.
- Wilson EO, 1987. Causes of ecological success : the case of the ants. The Sixth Tansley Lecture. *J. Anim. Ecol.* 56 : 1-9.
- Wilson EO, Taylor RW, 1967. The ants of Polynesia (Hymenoptera: Formicidae). *Pac. Ins. Monogr.* 14 : 1-109.
- Young AM, 1986. Notes on the distribution and abundance of ground- and arboreal-nesting ants (Hymenoptera: Formicidae) in some Costa Rican cacao habitats. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 88 : 550-571.

Figure 4.4. Résultats de l'échantillonnage aux pièges de Barber le long d'un gradient d'invasion (forêt dense humide de la Rivière Bleue). Analyse séparées pour *W. auropunctata* (romain) et les espèces natives (italiques). Comparaisons : test de Kruskal-Wallis suivi d'un test de Dunn. Les barres qui portent les mêmes lettres indiquent des valeurs non significatives au risque 0,05. Les courbes indiquent la richesse spécifique (total des espèces collectées dans chaque zone, *W. auropunctata* incluse)



5 - Facteurs du succès invasif : l'unicolonialité

Introduction

La plupart des espèces de fourmis défendent leurs nids contre les compétiteurs, y compris les individus de leur propre espèce. Cette agressivité peut s'étendre à de vastes territoires, en particulier dans le cas des espèces arboricoles (Hölldobler & Wilson 1990). La reconnaissance des individus du même nid et la discrimination des individus des nids étrangers sont donc des processus essentiels pour la défense et la survie des colonies.

A l'opposé de ces espèces multicoloniales, les ouvrières de certaines espèces sont tolérantes envers des individus de leur espèce originaires d'autres nids. Elles ont ainsi la capacité de développer des colonies ouvertes, qui s'étendent sur de vastes surfaces, et d'atteindre sur ce territoire de fortes densités de populations. Ces espèces sont appelées « espèces unicoloniales » (Hölldobler and Wilson 1990). Ce caractère évolutif est fréquent chez les « tramp species » que l'Homme dissémine et qui développent souvent leurs vastes colonies dans les zones anthropiques. Ces espèces sont polygynes, leurs colonies s'étendent par bourgeonnement et leurs fourrageuses sont très agressives (Passera 1994). Il semble que l'unicolonialité accroisse fortement le potentiel colonisateur de ces espèces

Certaines espèces envahissantes ont des sociétés polygynes et des sociétés monogynes. C'est le cas de la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, qui est en majorité monogyne dans sa zone d'origine et polygyne dans les zones envahies. La polygynie de *Wasmannia auropunctata* a été soulignée souvent (voir Chapitre 1), mais on signale des cas de monogynie (Mexique : Wheeler, 1901). En fait, on connaît encore très peu de choses sur la nature de ses sociétés dans les forêts de l'Amazonie et du plateau des Guyanes.

On s'est donc attaché à vérifier, par une étude éthologique des fourrageuses, que le comportement unicolonial de l'envahisseur *W. auropunctata* s'étend à tout le territoire envahi en Nouvelle-Calédonie. On a parallèlement étudié la structure de la nidification de l'espèce dans des milieux naturels écologiquement contrastés, afin de préciser les modalités de l'utilisation de l'espace et de la ressource en abris par ces colonies ouvertes.

Bibliographie

- Hölldobler B, Wilson EO, 1990. The ants. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Passera L, 1994. Characteristics of tramp species : 23-43. In Williams DF (ed.) Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species. Westview Press, Boulder, CO.
- Wheeler, W.M. 1901. Notices biologiques sur les fourmis Mexicaines. Ann. Soc. Entomol. Belg. 45:199-205.

Etude éthologique de l'unicolonialité chez *Wasmannia auropunctata* en Nouvelle-Calédonie

Julien Le Breton, Hervé Jourda, Jean Chazeau & Alain Dejean

Les espèces unicoloniales sont des espèces sociales "in which no colony boundaries exist and local populations are comprised of networks of intercommunicating aggregations of workers, brood, and fertile queens" (Hölldobler and Wilson 1977). La qualification d'unicoloniale donnée à *Wasmannia auropunctata* hors de sa zone d'origine est fondée sur la généralisation d'observations de tolérance intraspécifique entre des fourrageuses issues de nids voisins de la même localité, mais elle n'a pas été rigoureusement démontrée pour cette espèce.

On s'est donc attaché, dans cette étude, à vérifier la réalité de la nature unicoloniale de l'envahisseur à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie.

Matériels et méthodes

Origine et élevage des colonies de fourmis testées

Des colonies de *W. auropunctata* ont été prélevées dans 6 localités de Nouvelle-Calédonie en janvier 2001 (Figure 5.1). Chaque partie est prélevée avec son substrat (terre, bois en décomposition, feuilles mortes) et placée dans des boîtes en matière plastique pour le transport au laboratoire. Elles sont ensuite transférées dans des boîtes de matière plastique ouvertes, dont les parois sont enduites de fluon® pour empêcher l'évasion des ouvrières. Chaque boîte contient un nid artificiel muni d'un réservoir d'eau. Chaque colonie prélevée comprend plusieurs reines, du couvain et plus de 1000 ouvrières. Pendant l'élevage au laboratoire (température 26° ±C 1°C ; humidité 70%) les fourmis sont nourries *ad libitum* au moyen de miel, d'eau sucrée, de cubes de nourriture artificielle (Keller & al. 1989) et de petits morceaux d'insectes (sauterelles).

Confrontations un contre un

Des tests de confrontation un-contre-un ont été faits pour quantifier l'agressivité relative entre les ouvrières, dans les 3 semaines suivant le prélèvement des colonies afin de réduire le risque d'une évolution de l'odeur coloniale dans les conditions d'élevage.

Le groupe « témoin » est constitué par des confrontations entre des ouvrières prélevées dans la même localité, tandis que les groupes « expérimentaux » sont constitués par des confrontations entre ouvrières provenant de localités différentes. Huit confrontations ont été provoquées, en utilisant des colonies distantes de 60 km à 410 km. Dix essais ont été faits pour chaque confrontation, chaque ouvrière étant utilisée une seule fois.

Une ouvrière de chaque localité est placée dans un récipient en verre (Ø: 4.5cm; hauteur: 1cm) dont les parois sont enduite de Fluon®. On observe ensuite les interactions entre les ouvrières pendant une période de 5 minutes. Chaque interaction reçoit une note, selon l'échelle définie par Suarez & al. (1999) : 0 = ignore, 1 = touche, 2 = évite, 3 = agresse et 4 = attaque. La durée de l'antennation a été relevée dans chaque cas.

Les contacts au cours desquels aucun des protagonistes ne manifeste de signe d'intérêt (c'est-à-dire ni antennation, ni agressivité) sont classés dans la catégorie « ignore » (qui inclut aussi les contacts pendant lesquels les fourmis marchent l'une sur l'autre sans hésitation). Si une antennation suit le contact, elle est notée « touche ». « Evite » signifie que les contacts ont eu pour effet la retraite d'un ou des deux protagonistes dans des directions opposées. « Agresse » implique de bousculer l'autre, ou d'agripper et tirer une patte ou une antenne. « Attaque » implique l'usage de l'aiguillon par l'une des fourmis confrontées, ou les deux.

Afin de vérifier la capacité des ouvrières de *W. auropunctata* à attaquer (degré 4 dans l'échelle d'agression), on a conduit un test de confrontation un contre un (10 répétitions) interspécifique entre

des ouvrières de *W. auropunctata* et des ouvrières minor de *Pheidole megacephala*, une « tramp » bien connue présente en Nouvelle-Calédonie.

Interactions de groupe

Afin d'étudier le comportement des ouvrières de *W. auropunctata* pendant des interactions de groupe, on a provoqué des interactions entre 10 colonies déplacées, provenant du Parc Provincial de Rivière Bleue (sud de la Nouvelle-Calédonie) et des colonies résidentes de la forêt sclérophylle de Pindaï (ouest de la Nouvelle-Calédonie, à 250 km de Rivière Bleue) (Figure 5.1).

Chaque colonie déplacée comporte plusieurs reines, du couvain et de plus de 1000 ouvrières. Elle est conservée dans une boîte en matière plastique, qui est pourvue d'un nid artificiel et connectable à l'arène trophobiotique par un tube en plastique flexible. Pendant le transport jusqu'à Pindaï, ce tube est déconnecté de l'arène et bouché avec du coton.

Pour les 10 essais à Pindaï, on a disposé au sol, sur des disques en matière plastique de 12 cm de diamètre, des appâts constitués de morceaux de thon, de miettes de biscuits et de miel. On a ensuite attendu que les ouvrières des colonies résidentes de *W. auropunctata* découvrent les appâts et recrutent environ 200 ouvrières de leur nid (approximativement 45 minutes). Les nids en provenance de Rivière Bleue ont alors été placés au sol à 20 cm des appâts et les tubes de connexion débouchés pour permettre aux fourrageuses de sortir. On a alors noté pendant 5 minutes les interactions entre les ouvrières résidentes et les ouvrières déplacées.

Tests statistiques

Les niveaux d'agressivité entre les groupes (témoin et expérimentaux) ont été comparés au moyen d'un test de Kruskal-Wallis sur les rangs. Un test de Dunn a ensuite été fait pour isoler les groupes expérimentaux qui diffèrent du groupe témoin. On a fait de même pour les durées des contacts.

On a étudié la relation entre l'échelle d'agressivité, la durée des contacts et la distance entre les nids, au moyen de régressions linéaires. On a aussi étudié la corrélation éventuelle entre durée de contact et échelle d'agressivité au moyen d'un test de Spearman sur les rangs. Les groupes qui diffèrent des autres ont été isolés par une procédure de comparaison multiples.

Toutes les analyses ont été faites au moyen du logiciel SigmaStat 2.03.

Résultats

Réponses comportementales lors des rencontres intraspécifiques

Aucune attaque véritable n'a été observée pendant les confrontations un contre un. Le 3^{ème} niveau, sur l'échelle d'agressivité adoptée, a cependant été atteint plusieurs fois par différents groupes expérimentaux, ce qui se traduit par une différence intergroupe significative (test de Kruskal-Wallis: $H = 36,40$; $df = 8$; $P < 0,001$) (Figure 5.2a). Quatre groupes diffèrent significativement du groupe témoin. Les plus fortes différences entre les rangs sont observées pour les nids les plus distants (Tableau 5.1), mais il n'apparaît pas de relation linéaire entre niveau d'agressivité et distance entre les nids (Figure 5.3).

Durée des contacts pendant les rencontres intraspécifiques

Les durées des contacts entre ouvrières sont significativement plus courtes dans le groupe témoin que dans les groupes expérimentaux (test de Kruskal-Wallis, toutes les valeurs : $H = 32,10$; $df = 8$; $P < 0,001$) (Figure 5.2b).

Les tests de comparaisons multiples indiquent que 3 groupes expérimentaux diffèrent significativement du témoin (Figure 5.2b). La plus grande différence de rangs est observée pour le groupe contenant les colonies les plus distantes (Tableau 5.1). Néanmoins, il n'existe pas de relation linéaire significative entre la durée des contacts et la distance entre les nids (Figure 5.3). Par ailleurs, la durée des contacts et le niveau d'agressivité semblent positivement corrélés (test de Spearman sur les rangs :

Rho = 0,68 ; P<0,01) (Figure 5.4).

Interactions de groupe

Lorsque des colonies déplacées de *W. auropunctata* sont introduites sur des appâts préalablement découverts et exploités par des ouvrières des colonies résidentes, les confrontations ne se terminent jamais par des attaques complètes. Malgré quelques manifestations de comportements agressifs, qui ne dépassent pas de faibles morsures, les ouvrières « fraternisent » rapidement, si bien que l'observateur est dans l'incapacité de dire quel individu appartient à quel groupe 5 minutes après le début de l'expérience.

Réponses comportementales lors des rencontres interspécifiques

Lors des confrontations interspécifiques, on n'observe que des attaques complètes des ouvrières de *W. auropunctata* à l'encontre de *P. megacephala*. Chaque confrontation se traduit par des morsures et des piqûres sur les appendices des ouvrières de *Pheidole* et se termine par la mort de la fourmi attaquée. Lorsque les ouvrières de *P. megacephala* détectent celles de *W. auropunctata* à courte distance, elles les évitent plutôt qu'elles ne les attaquent.

Tableau 5.1. Résultats des comparaisons multiples (test de Dunn) pour identifier les groupes expérimentaux qui diffèrent des témoins.

Comparaison (distances en km)	Agressivité			Durée des contacts			
	Différences de rangs	Q	P < 0.05	Comparaison	Différences de rangs	Q	P < 0.05
410 vs. 0	46.05	3.67	Oui	410 vs. 0	47.98	3.98	Oui
131 vs. 0	40.55	3.23	Oui	115 vs. 0	44.63	3.70	Oui
60 vs. 0	36.90	2.94	Oui	131 vs. 0	36.67	2.77	Oui
115 vs. 0	36.85	2.94	Oui	60 vs. 0	33.98	2.82	Oui
74 vs. 0	35.75	2.85	Oui	270 vs. 0	25.67	1.94	Non
270 vs. 0	23.24	1.68	Non	242 vs. 0	20.79	1.57	Non
242 vs. 0	12.55	1.00	Non	165 vs. 0	20.05	1.43	Non
165 vs. 0	6.62	0.45	Non	74 vs. 0	9.59	0.76	Non

Discussion

Pendant les confrontations intraspécifiques un contre un, on remarque que les ouvrières originaires de zones éloignées consacrent plus de temps à l'examen mutuel par palpation antennaire que les ouvrières de la même station. On remarque aussi une corrélation positive entre la durée des contacts et le niveau d'agressivité, ce qui est interprété comme une certaine capacité de discrimination entre ouvrières de l'espèce quand elles proviennent de nids éloignés l'un de l'autre. Néanmoins, ce niveau de discrimination se traduit seulement par un comportement d'agression modéré, comme le montre l'absence d'attaques caractérisées entre les ouvrières appartenant à des nids distants, ou encore le mélange des individus dans les expériences d'introductions. A l'opposé, les attaques complètes sont la règle dans les confrontations interspécifiques. Les résultats obtenus en Nouvelle-Calédonie contrastent fortement avec ceux obtenus dans l'aire d'origine de *W. auropunctata* (Brésil, région de Bahia) où, sur 180 confrontations intraspécifiques, 23,6% se sont achevées par des attaques complètes allant jusqu'à la mort d'un des antagonistes (Jourdan, non publié)

Ces résultats sont similaires à ceux obtenus pour *Tetramorium bicarinatum*, pour laquelle une faible agressivité intraspécifique et une forte agressivité interspécifique ont été observées. Chez cette espèce, l'analyse des hydrocarbures cuticulaires a montré que les différentes colonies possèdent un profil

chimique commun (Astruc & al. 2001). La reconnaissance des individus du même nid repose en effet sur des substances cuticulaires (Lenoir & al. 2001) et plusieurs études, utilisant des extraits cuticulaires purifiés, ont mis en évidence le rôle des hydrocarbures chez *Cataglyphis niger* (Lahav & al. 1999), *Iridomyrmex purpureus* (Thomas & al. 1999) et *Linepithema humile* (Liang & Silverman 2000). Les hydrocarbures cuticulaires sont continuellement échangés entre les membres d'une même colonie, ce qui a pour résultat une odeur coloniale unifiée (Lahav & al. 1999 ; Thomas & al. 1999). Néanmoins, le débat est toujours ouvert sur la modulation possible d'une odeur coloniale génétiquement déterminée, sous l'influence de l'environnement (incluant la nature du substrat des nids et de la nourriture, en particulier les proies ingérées) (Liang & Silverman 2000). On peut en conséquence faire l'hypothèse de l'absence, dans les populations néo-calédoniennes de *W. auropunctata*, des signaux cuticulaires qui permettraient une discrimination complète entre ouvrières originaires de nids distants.

En Nouvelle-Calédonie, on ne trouve pas de relation linéaire entre niveau d'agressivité ou durée des contacts et distance entre les nids. On peut relier cette observation aux conditions nécessaires pour une dispersion à longue distance, qui ne peut résulter que d'un transport passif, naturel (le long des cours d'eau, par des bois flottants) ou le plus souvent par l'activité de l'Homme (Jourdan & al. sous presse). Ce mode de dispersion peut expliquer l'absence de relation entre la distance qui sépare les nids et le niveau d'agressivité ou la durée des contacts entre leurs ouvrières. En effet, dans les zones envahies comme les Galápagos ou la Nouvelle-Calédonie, l'accouplement est intranidal et il n'y a pas de vol nuptial (Lubin 1984 ; Ulloa-Chacón & Chérix 1989). De plus, on n'a jamais observé de fondation coloniale indépendante par de jeunes reines, ce qui appuie l'hypothèse selon laquelle le bourgeonnement est le principal mode de dissémination de la petite fourmi de feu dans les zones envahies (Ulloa-Chacón 1990).

On a donc, dans cette étude, réuni des éléments qui indiquent que *W. auropunctata* se comporte en Nouvelle-Calédonie comme une seule supercolonie, à une très grande échelle spatiale : toute l'île, longue d'environ 450 km. Des supercolonies semblables, s'étendant sur de très vastes espaces, ont été décrites pour la fourmi d'Argentine dans le sud de l'Europe (Giraud & al. 2002). L'unicolonialité a pour conséquence la faiblesse de la compétition intraspécifique. Or, cette compétition est le facteur régulateur le plus important des équilibres dans les communautés de fourmis (Ryti & Case 1988). Elle permet, à l'échelle locale, de développer des populations de très fortes densités, puis de briser l'équilibre des communautés par l'avantage numérique donné à l'espèce sur le reste de la guildes des fourmis, selon le modèle proposé pour *L. humile* par Human & Gordon (1999). Holway & al. (1998) ont insisté sur la perte d'agressivité intraspécifique comme facteur du succès invasif de la fourmi d'Argentine. Les travaux ultérieurs sur *W. auropunctata* devront approfondir ce domaine, plus précisément les modalités de la reconnaissance des ouvrières du même nid dans la zone d'origine de l'espèce et dans les zones envahies. Ces recherches devront intégrer l'étude des hydrocarbures cuticulaires comme clés de la discrimination, ainsi que la génétique des diverses populations de l'espèce afin de mieux cerner les causes immédiates du succès invasif.

Bibliographie

- Armbrecht I, Jimenez E, Alvarez G, Ulloa-Chacón P, Armbrecht H, 2001. An ant mosaic in the Colombian rain forest of Choco (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 37 : 491-509.
- Astruc C, Malosse C, Errard C, 2001. Lack of intraspecific aggression in the ant *Tetramorium bicarinatum*: a chemical hypothesis. *J. Chem. Ecol.* 27 : 1229-1248.
- Dejean A, Corbara B, (sous presse). Review on mosaics of dominant ants in rainforests and plantations. *In* *Arthropods of tropical forests. Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fabres G, Brown W, 1978. The recent introduction of the pest ant *Wasmannia auropunctata* into New Caledonia. *J. Austral. Entomol. Soc.* 17 : 139-142.
- Giraud T, Pedersen JS, Keller L, 2002. Evolution of supercolonies: the Argentine ants of southern Europe. *Proc. Natl. Acad. Science* 99 : 6075-6079.

- Hölldobler B, Wilson EO, 1990. The ants. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Holway DA, Suarez AV, Case TJ, 1998. Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. *Science* 282 : 949-952.
- Human KG, Gordon DM, 1999. Behavioral interactions of the invasive Argentine ant with native ant species. *Insect. Soc.* 46 : 159-163.
- Jourdan H, 1997. Threats on Pacific islands: the spread of the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae). *Pac. Conserv. Biol.* 3 : 61-64.
- Jourdan H, 1999. Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata*. Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse, 376 p.
- Jourdan H, Chazeau J, 1999. Les fourmis comme bio-indicateurs: l'exemple de la myrmécofaune néo-calédonienne. *Actes Coll. Insect. Soc.* 12 : 165-170.
- Jourdan H, Sadler RA, Bauer AM, 2001. The impact of the little fire ant invasion (*Wasmannia auropunctata* (Roger) on the New Caledonian herpetofauna: results of a study in sclerophyll forest habitat. *Sociobiology* 38 : 283-301.
- Jourdan H, Bonnet de Larbogne L, Chazeau J, 2002. The recent introduction of the neotropical ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) into Vanuatu archipelago (Southwest Pacific). *Sociobiology* 40 (3) : 483-509.
- Keller L, Chérix D, Ulloa-Chacón P, 1989. Description of a new artificial diet for rearing ant colonies as *Iridomyrmex humilis*, *Monomorium pharaonis* and *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera; Formicidae). *Insect. Soc.* 36 : 348-352.
- Lahav S, Soroker V, Hefetz A, Van der Meer RK, 1999. Direct behavioral evidence for hydrocarbons as ant recognition discriminators. *Naturwiss.* 86: 246-249.
- Lenoir A, D'Etterre P, Errard C, Hefetz A, 2001. Chemical ecology and social parasitism in ants. *Ann. Rev. Entomol.* 46 : 573-579.
- Liang D, Silverman J, 2000. "You are what you eat": diet modifies cuticular hydrocarbons and nestmates recognition in the Argentine ant, *Linepithema humile*. *Naturwiss.* 87 : 412-416.
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, 2000. 100 of the world's worst invasive alien species. *Aliens* 12 S: 1-12.
- Lubin YD, 1984. Changes in the native fauna of the Galápagos Islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biol. J. Linn. Soc.* 21 : 229-242.
- Passera L, 1994. Characteristics of tramp species : 23-43. *In* Williams DF (ed.) *Exotic ants: biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder CO.
- Ryti RT, Case TJ, 1988. Field experiments on desert ants: testing for competition between colonies. *Ecology* 69 : 1993-2003.
- Suarez AV, Tsutsui ND, Holway DA, Case TJ, 1999. Behavioral and genetic differentiation between native and introduced populations of the Argentine ant. *Biol. Invasions* 1: 43-53.
- Thomas ML, Parry LJ, Allan RA, Elgar MA, 1999. Geographic affinity, cuticular hydrocarbons and colony recognition in the Australian meat ant *Iridomyrmex purpureus*. *Naturwiss.* 86: 87-92.
- Ulloa-Chacón P, 1990. Biologie de la reproduction chez la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* (R.) (Hymenoptera: Formicidae). Thèse de doctorat, Faculté des sciences de Lausanne, Lausanne.
- Ulloa-Chacón P, Chérix D, 1989. Etude de quelques facteurs influençant la fécondité des reines de *Wasmannia auropunctata* (R.) (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insect. Soc.* 5: 121-129.

Figure 5.1. Zones de prélèvement des colonies de *Wasmannia auropunctata* en Nouvelle-Calédonie (IP = Île des Pins ; RB = Rivière Bleue ; Pi = Pindaï ; PL = Port-Laguerre ; H = Houaïlou ; K = Koumac).

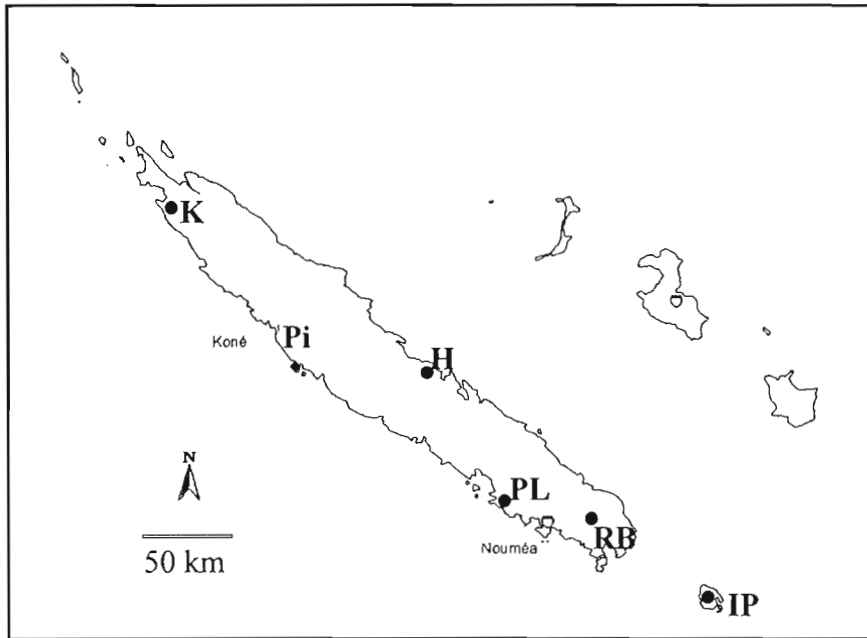


Figure 5.2. Influence de la distance entre les nids sur l'agressivité (a) et la durée des contacts (b), observées lors des confrontations un contre un entre ouvrières de *Wasmannia auropunctata* (Moyennes \pm ET).

Les étoiles indiquent les groupes expérimentaux qui diffèrent significativement du groupe témoin au seuil 5% (test de Kruskal-Wallis suivi d'un test de Dunn).

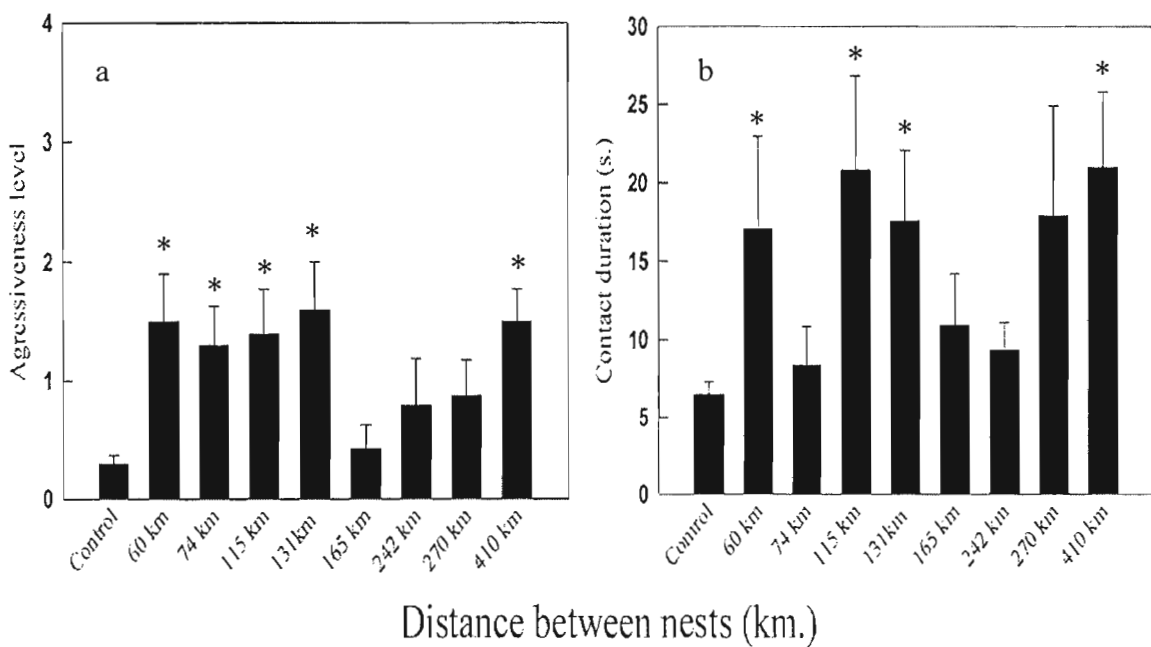


Figure 5.3. Relation entre la distance entre les nids et le niveau d'agressivité ou la durée des contacts observés pendant les confrontations un contre un entre ouvrières de *Wasmannia auropunctata*. Dans aucun des 2 cas la régression n'est significative.

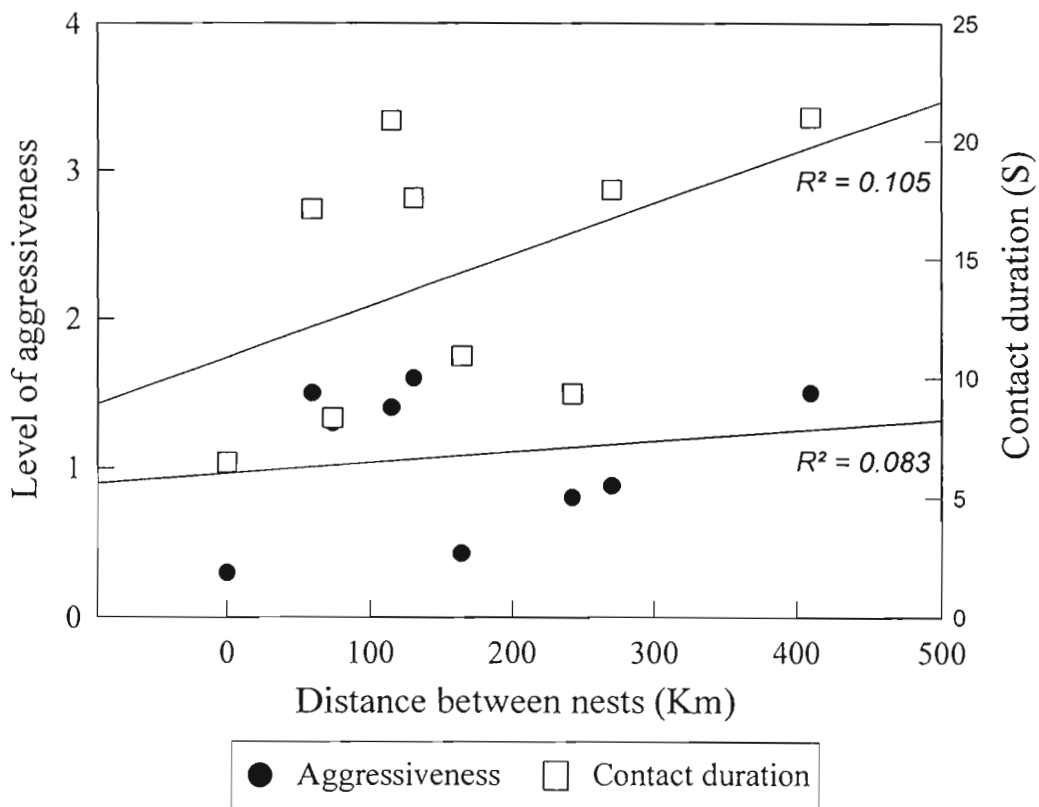
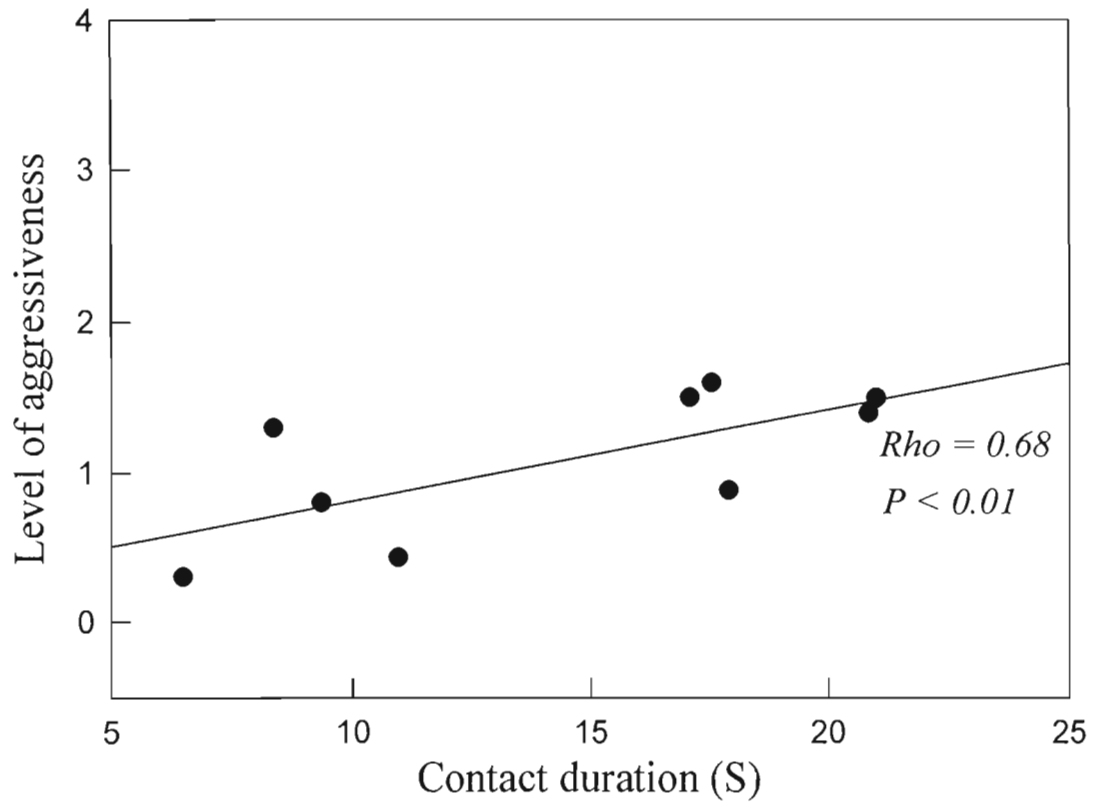


Figure 5.4. Corrélation entre la durée des contacts et le niveau d'agressivité observés pendant les confrontations un contre un entre les ouvrières de *Wasmannia auropunctata* (corrélation sur les rangs de Spearman).



Etude comparée des conditions de la nidification dans deux milieux naturels néo-calédoniens

François-Xavier Andrès, Hervé Jourdan & Jean Chazeau

Chez *Wasmannia auropunctata* comme chez les autres espèces vagabondes (tramp species), l'extrême polygynie et l'unicolonialité des sociétés rendent les limites des nids très floues. En réalité, on ne peut vraiment parler de nids mais plutôt d'agrégats qui, à l'échelle d'une zone, constituent une colonie « composée ». Les espèces qui développent ces colonies diffuses, constituées par un ensemble de sous-unités interconnectées, sont dites « polydomiques ». *W. auropunctata* est une espèce polydomique dont le compartiment écologique principal est la litière.

La plasticité et l'opportunisme de l'envahisseur lui permettent une remarquable ubiquité, mais son expression n'est pas identique dans les différents milieux qu'elle envahit. Cette étude des conditions de sa nidification vise donc à préciser les modalités de l'utilisation des milieux par *W. auropunctata* et tente de mettre en évidence quelques facteurs qui favorisent l'envahissement.

Elle a été conduite dans 2 milieux aux conditions écologiques contrastées, qui présentent l'un et l'autre un intérêt particulier au plan de la conservation : une forêt sclérophylle et une forêt dense humide sur roches ultramafiques. Le Tableau 5.2 résume les conditions climatiques moyennes de ces stations.

Matériels et Méthodes

Sites étudiés

La station de Pindaï, en forêt sclérophylle, est située sur la commune de Pouembout, 250 km au nord de Nouméa. *Wasmannia auropunctata* y est signalée depuis 1991. La litière est d'une manière générale assez sèche. Elle est abondante, mais répartie inégalement, ne dépassant pas 4 à 5 cm. Elle se compose de nombreuses feuilles au faciès sclérophylle (de petite taille) dans laquelle on retrouve de nombreux bois morts (branches et arbres), des coquilles de gastéropodes (*Bulimus sp.*, *Achatina fullica*) et des pierres de tailles variables. Pour plus d'informations sur cette station, on pourra se référer aux travaux de Jourdan (1999) effectués sur le même site.

La station de la Rivière Bleue, en forêt dense humide sur substrat ultramafique, est localisée dans un parc provincial à 60 km à l'est de Nouméa. La fourmi y est signalée depuis 1997 et l'infestation remonterait à 1995. La litière est composée d'un assemblage de feuilles compactées sous l'effet de l'humidité constante, qui permet une décomposition plus rapide qu'à Pindaï. Son taux de renouvellement est également supérieur en raison du feuillage plus abondant. On y trouve aussi de nombreux bouts de bois morts et des tapis de bryophytes répartis de manière éparse. La végétation n'est dominée par aucune espèce particulière. Dans ce milieu étudié précédemment par Le Breton (1999), un front d'invasion progresse de la lisière vers l'intérieur de la forêt.

La campagne sur Pindaï s'est déroulée entre le 25 avril et le 15 mai 2001 et sur Rivière Bleue entre le 22 mai et le 12 juin 2001.

Echantillonnage au niveau de la litière

Wasmannia auropunctata est une espèce terricole (Clark & al. 1982, Levings & Frank 1982, Ulloa-Chacon 1990, Jourdan 1999). L'échantillonnage a donc porté principalement sur ce compartiment.

L'étude sur chaque station porte sur 40 quadrats d'1m², échelle qui permet de percevoir l'hétérogénéité des facteurs de la répartition de la myrmécofaune de la litière (Kaspari 1996a). Sur chaque station, on matérialise 4 parcelles de 100 m² espacées d'une dizaine de mètres au moins. Les 40 quadrats sont répartis à raison de 10 quadrats par parcelle. Afin de permettre une répartition à la fois "aléatoire" et équitable, on a procédé à une subdivision des parcelles en 4 carrés de 25 m², à l'intérieur desquels on tire au sort 2 ou 3 quadrats. On recherche systématiquement tous les agrégats de *Wasmannia auropunctata* et tout site de nidification d'autres Formicidae sur chaque quadrat, délimité par un cadre

métallique. Les caractéristiques physiques du quadrat sont décrites selon des critères prédéfinis (Kaspari 1996a) : présence de végétation, de fragments de bois mort, de pierres, de mousses et d'herbes et profondeur de la litière en 9 points du quadrat.

Tableau 5.2. Température moyenne mensuelle minimale et maximale et précipitations moyennes mensuelles sur 10 ans pour nos les stations de Pindaï et de Rivière Bleue (source : Météo France).

Pindaï	RR	T° mini	T° max	R.Bleue	RR	T° mini	T° max
Janv	111,6	22,3	30,0	Janv	263,9	20,9	29,7
Févr	116,2	22,6	30,2	Févr	304,8	21,3	30,0
Mars	161,4	22,2	29,0	Mars	420,8	21,3	28,8
Avr	56,5	20,4	27,8	Avr	217,9	19,4	27,3
Mai	74,6	18,9	26,3	Mai	200,0	17,7	25,1
Juin	68,9	17,1	24,5	Juin	146,2	15,9	23,7
Juil	59,9	16,3	24,0	Juil	131,0	14,5	23,0
Août	54,5	16,0	23,9	Août	120,4	14,8	23,2
Sept	26,0	16,7	25,3	Sept	96,6	15,3	25,4
Oct	20,9	18,1	26,9	Oct	68,3	16,3	27,0
Nov	48,2	19,6	28,2	Nov	112,7	18,2	28,1
Déc	59,6	21,1	29,2	Déc	178,3	19,8	29,3

RR=Précipitations en mm

Chaque nid collecté est conservé dans une glacière, dans un sachet étanche hermétiquement fermé. Certains nids ne peuvent être prélevés parce qu'ils sont dispersés sur un espace mal défini ; leur contenu est alors recueilli à l'aide d'un aspirateur à bouche. Tous les agrégats sont numérotés et situés dans l'espace par un schéma sur la feuille de données, afin de conserver l'information sur leur disposition relative. De retour au laboratoire, ils sont congelés jusqu'à l'analyse. Chaque agrégat fait l'objet d'un dénombrement individuel sous loupe binoculaire afin de déterminer sa composition et d'établir les paramètres de la population (les classes) : nombre de reines (en distinguant ailées et désailées), estimation du nombre d'ouvrières, d'œufs, de larves et de nymphes de chaque agrégat. Le type des agrégats (avec reine R+, sans reine mais avec couvain R-, sans reine ni couvain Ou) et le type de substrat de nidification (Feuille, Bois mort, Coquille, Terre, sous couche de mousse) sont aussi notés. Pour les variables estimées, on évalue l'erreur à 10 % des effectifs

Echantillonnage au niveau de la végétation

Des observations d'agrégats sur des arbres (notamment des palmiers et des pandanus), compartiment peu fréquent pour la nidification de *Wasmannia auropunctata*, ont conduit à échantillonner la végétation des 80 quadrats étudiés au niveau de la litière. Par rapport à la forêt sclérophylle, la forêt dense de la Rivière Bleue présente plus une grande diversité de sa flore et des architectures d'arbres variées, qui offrent des structures susceptibles d'abriter des agrégats. On sélectionne dans chacune des parcelles des zones de 3 m sur 3 m, représentatives de la végétation environnante, dans lesquelles on recherche la présence de nids situés « en hauteur ». Le même protocole est appliqué sur le site de Pindaï, mais sur une surface plus importante pour compenser la densité d'arbres plus faible. En pratique, la hauteur maximum pour rechercher ces agrégats est d'environ 2 m, ce qui réduit la validité des investigations à cette tranche de la végétation. Les comptages sont réalisés sur place, en dénombrant les reines et en estimant le nombre d'ouvrières et d'éléments du couvain. Les résultats acquis sur ce compartiment de la végétation n'ont donc pas la même qualité que ceux acquis sur la

litière.

Résultats

Typologie des nids

Sur Pindaï, les micro-habitats utilisés pour l'établissement des agrégats sont de petites branches de bois morts (*twigs*), des feuilles de la litière, la base de pierres et d'arbres, des cavités préformées dans un tronc, des coquilles de gastéropodes (*Achatina fulica* et *Bulimus* sp.) de taille et d'épaisseur variables, plus rarement des fruits ou des graines vides, occasionnellement la carapace d'insectes morts (Coléoptères). Certains agrégats ont été observés dans des cavités du sol (probablement préformées par des racines) à des profondeurs de 5-7 cm.

Sur Rivière Bleue, les nids sont principalement établis dans les feuilles mortes de la litière, dans des morceaux de bois, sous des tapis de bryophytes (à l'interface mousse-support), à l'interface sol- litière, ou légèrement enfoncés dans un réseau racinaire et mélangés à la terre.

Cette liste de micro-habitats confirme un grand opportunisme écologique. Cette espèce ne construit pas de structures pérennes ("fourmilières"), même si on observe parfois de légères constructions (sutures entre feuilles) constituées par l'ajout d'une couche de débris, dont le but est d'isoler l'agrégat de l'environnement.

Densité et distribution des agrégats dans la litière

Les données sont résumées dans le Tableau 5.3.

Sur le site de Pindaï, en forêt sclérophylle, la densité de nids de *Wasmannia auropunctata* est en moyenne de $19,63 \pm 1,47$ agrégats/m². Le nombre d'agrégats varie entre 5 et 41 nids. Un test du khi-deux indique que la distribution des agrégats entre les quadrats échantillonnés n'est pas équilibrée ($X^2=171,04$; 39ddl ; $p<0,001$). À l'échelle de la parcelle - qui regroupe 10 quadrats - la répartition est homogène ($X^2=3,327$, 3ddl $P=0,344$) : l'étendue interquartile et la médiane de leur distribution sont du même ordre de grandeur. Aucun nid n'appartenant à une autre espèce n'a été recensé. Seules quelques ouvrières d'*Ochetellus glaber* (Mayr) et de *Brachymyrmex obscurior* (Forel) ont été observées.

Tableau 5.3. Densités d'agrégats et indice de dispersion de *Wasmannia auropunctata*

	Pindaï	Rivière Bleue
Nombre total d'agrégats (40 quadrats)	785	333
Agrégats/m ² (moyenne±erreur-type)	$19,63 \pm 1,47$	$8,325 \pm 0,54$
ID = Var/Moyenne	4,3925	1,4069
Autres espèces (nb de nids trouvés)		<i>Paratrechina caledonica</i> (70) <i>Hypoponera leae</i> (5)

En forêt dense humide, le nombre d'agrégats recensés varie entre 1 et 17. On observe une hétérogénéité pour le nombre de nids à l'échelle du quadrat ($X^2= 54,86$ 39ddl $p<0,05$) qui disparaît lorsque l'on compare les parcelles (KW : $X^2=0,114$ 3ddl $p=0,99$).

D'autres espèces sont présentes sur la station : 70 agrégats de la Formicinae *Paratrechina foreli* (Emery), apparemment polydomique, ont été observés sur 23 quadrats, ainsi que 5 nids de la ponérine

Hypoponera punctatissima (Roger). Quelques fourrageuses de *Leptomyrmex pallens* Emery ont pu être observées en marge du front d'invasion de *W. auropunctata*.

Un test U de Mann-Whitney ($U=197,5$ $P<0,001$) indique une différence significative entre les distributions de densité des agrégats/nids. L'indice de dispersion ID, indique deux distributions distinctes dans l'espace. En forêt sclérophylle, la population des nids se distribue en groupes. ($X^2=171,6$ $dc=9,72>1,96$; $p=0,05$). En forêt dense humide, les nids sont distribués au hasard ($X^2=54,86$ $dc=1,67<1,96$; $p=0,05$) avec un indice plus proche de 1.

Figure 5.5. Distribution du nombre d'agrégats/nids sur les parcelles à Pindaï et Rivière Bleue

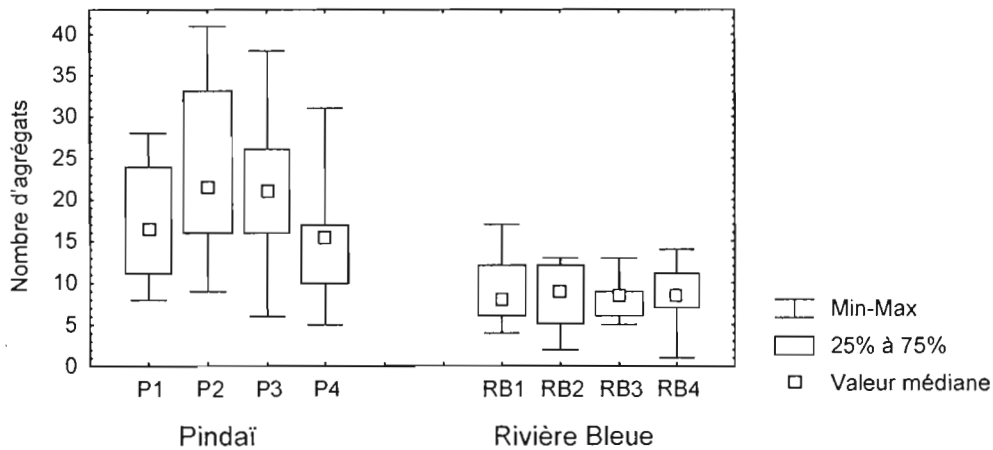


Tableau 5.4. Effectifs des classes de la population de *W. auropunctata* dans la litière

	Pindaï		Rivière Bleue	
	Total pour les 40 quadrats	Moyenne / m ² ± erreur-type	Total pour les 40 quadrats	Moyenne / m ² ± erreur-type
Reines*	3601	90,03 ± 12,94	1428	35,70 ± 3,92
<i>désaillées</i>	3586 (99,6%)	89,7 ± 12,9	1141 (79,9%)	28,5 ± 3,5
<i>ailées</i>	15 (0,4%)	0,37 ± 0,1	287(20,1%)	7,2 ± 1,0
Mâles	3		0	
Ouvrières	81816	2045,4 ± 183,7	69820	1745,5 ± 142,3
Œufs	49255	1231,4 ± 228,8	36215	905,4 ± 114,0
Larves*	5890	147,3 ± 47,1	653	16,3 ± 3,7
Nymphes*	16601	415,2 ± 241,7	2821	70,5 ± 15,8

* indique une différence significative pour la variable considérée à un seuil $\alpha=0,001$ au test MW

Caractérisation des populations dans la litière

Effectifs des classes

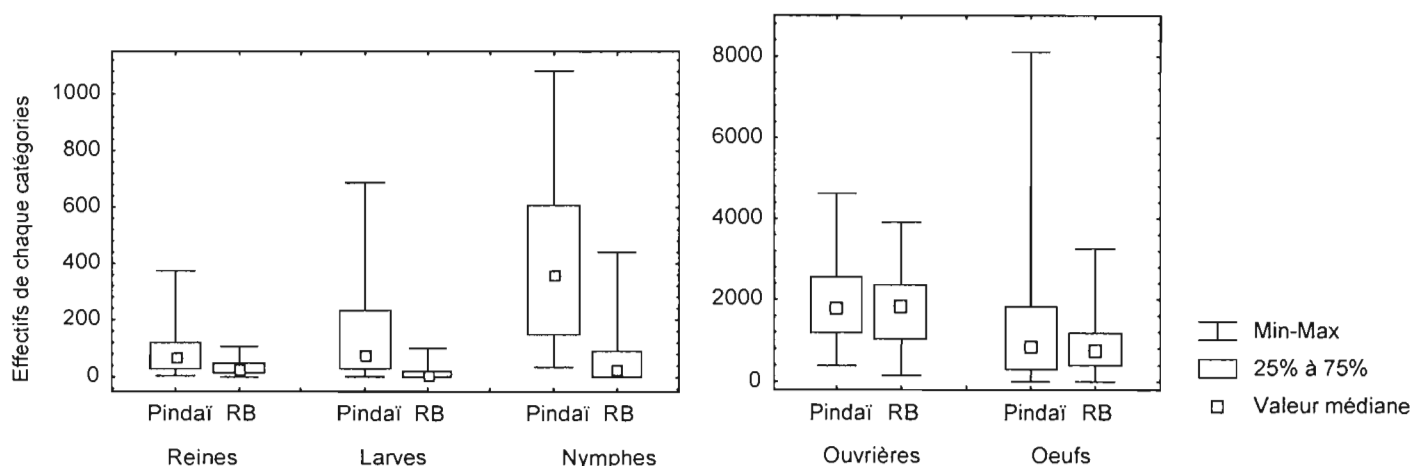
Le tableau 5.4 résume les effectifs des différentes classes de la population dans les nids ou agrégats.

Un test de Mann-Whitney au niveau des quadrats montre des différences significatives (seuil 0,001) entre les deux stations pour le nombre de reines, de nymphes et de larves. La figure 5.6 représente les distributions distinctes de ces variables. Le même test ne signale pas de différence dans les distributions des effectifs d'ouvrières et des nombres d'œufs.

L'activité extra-nidale importante de fourrageuses à Pindaï, qui contraste avec celle observée à Rivière Bleue, a pu contribuer à une minoration des nombres d'ouvrières récoltés par nid ou agrégats, minoration qui peut être estimée entre 10 et 15 %.

Les reines matures sont désailées (i.e. fécondées). En forêt dense humide, la proportion d'ailées atteint 20,1 % de la population totale de reines. A Pindaï, ces reines immatures ne représentent que 0,4% de la population. L'absence de couvain sexué dans les populations des 2 sites indique que l'estimation du nombre de reines matures/immatures n'est pas biaisée par l'étalement dans le temps de l'échantillonnage. Seulement 3 individus mâles ont été recensés.

Figure 5.6. Comparaison des distributions des classes de la populations à l'échelle du quadrat



Distribution des classes de la population

Un test de Kruskal-Wallis a été effectué sur les effectifs des classes de la population pour préciser leur répartition au niveau des quadrats et au niveau des parcelles de la station.

A Pindaï, la répartition de toutes les classes est hétérogène au niveau du quadrat de la population entre les 40 quadrats ; elle devient homogène à l'échelle de la parcelle, sauf pour les larves. En forêt dense de Rivière Bleue, les effectifs des classes de la population sont distribués de manière homogène à l'échelle du quadrat, à l'exception des nymphes ; au niveau de la parcelle, les effectifs de toutes les classes sont répartis équitablement.

En forêt sèche, les corrélations entre les effectifs des classes et le nombre de nids sont faibles (Tableau 5.5). Le nombre des œufs est fortement corrélé avec celui des reines matures (nombre moyen d'œufs par reine : 14,7). D'autres corrélations sont significatives mais faibles. Il semble que les effectifs des différentes catégories n'augmentent pas de manière dépendante. En forêt dense, la corrélation entre le nombre d'ouvrières et le nombre de nids est forte : l'augmentation du nombre d'ouvrières correspond donc à la création de nouveaux agrégats. Le nombre de reines est positivement corrélé avec les effectifs d'ouvrières et le nombre des œufs (nombre moyen d'œufs par reine désailée : 36,4).

Tableau 5.5. Coefficients de corrélation (ddl 40 ; ***indique une P<0,001 ; ** P<0,01 ; *P<0,05)

Pindaï	Nb Nids	Reines	Ouvrières	Œufs	Larves	Nymphes
Reines	0,56***	1				
Ouvrières	0,47**	0,51**	1			
Œufs	0,50**	0,86***	0,36*	1		
Larves	0,48**	-0,05	0,03	-0,08	1	
Nymphes	0,76***	0,35*	0,60***	0,14	0,47**	1

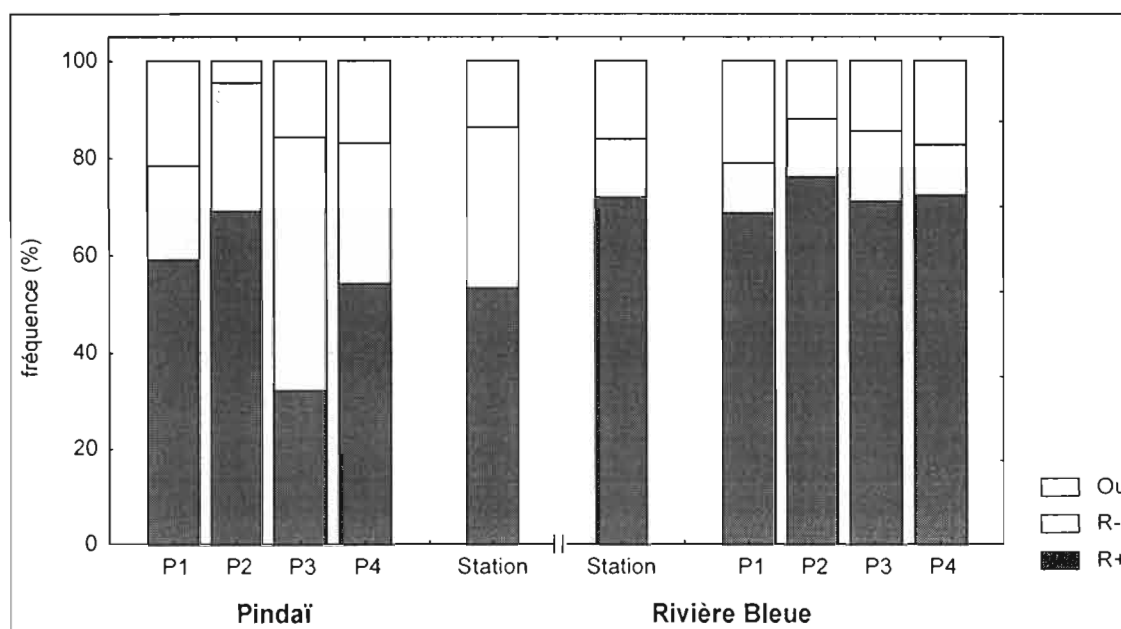
Riv. Bleue	Nb Nids	Reines	Ouvrières	Œufs	Larves	Nymphes
Reines	0,68***	1				
Ouvrières	0,82***	0,74***	1			
Œufs	0,66***	0,65***	0,70***	1		
Larves	0,19	0,06	0,17	0,19	1	
Nymphes	0,18	0,09	0,01	0,17	0,27	1

Les types d'agrégats

Les proportions des 3 catégories d'agrégats (avec reines R+, sans reine R-, ouvriers sans couvain Ou) sont significativement différentes dans les 2 sites étudiés (Test d'homogénéité du Khi² : $X^2=53,67$; 3ddl ; P<0,001).

Le type R+ est mieux représenté sur le site de Rivière Bleue, bien que les reines dénombrées soient moins nombreuses. La distribution de R+, R- et Ou est équilibrée, tant à l'échelle du quadrat que de la parcelle. A Pindaï, les proportions des 3 types d'agrégats ne sont pas réparties également, aux niveaux quadrat et parcelle (Figure 5.7)

Figure 5.7. Fréquence des différents types d'agrégats sur les 2 stations



Les nids R+ de forêt dense humide se caractérisent par un nombre plus important de reines (8,6 reines/nid contre 5,9). Ils comptent davantage d'ouvrières (245 o./nid contre 145). Dans la forêt dense, 64 % des nids comptent entre 1 et 5 reines et 24 % entre 6 et 10 (maximum 107 pour un quadrat, 38 pour un nid), 17 % sont monogynes. Dans la forêt sclérophylle, plus de la moitié des nids comptent entre 1 et 5 reines (maximum 374 pour un quadrat, 83 pour un nid), moins de 10% sont monogynes. Le nombre d'œufs est fortement corrélé avec ce type d'agrégat. Les autres classes du couvain (larves et nymphes) sont dans des proportions relativement faibles par rapport au nombre d'ouvrières ou d'œufs. Des corrélations entre ces variables, sont très faibles sur les deux stations. Ces résultats semblent indiquer que les larves et les nymphes sont préférentiellement séparées des nids R+, c'est-à-dire des reines.

Pour le type R-, la répartition des ouvrières et des différents stades du couvain (sauf larves) est différente entre les deux populations étudiées (test de Kruskal-Wallis). Ces nids contiennent en moyenne 3 fois plus d'ouvrières à Rivière Bleue qu'à Pindaï mais le nombre de larves et de nymphes par nid est supérieur à Pindaï (observé aussi pour les nids R+). Le nombre d'œufs est très faible dans les deux stations, très inférieur à celui que l'on retrouve dans les nids R+. Cela semble confirmer que les couvains sont éloignés des nids R+ lors du passage aux stades larvaires.

Les agrégats Ou sont significativement plus peuplés à Rivière Bleue qu'à Pindaï (test de Kruskal-Wallis).

Analyse factorielle

L'analyse factorielle (ACP) combine les caractéristiques relevées pour chaque quadrat et l'ensemble des variables relatives à la population (effectifs des castes, type d'agrégats, densité des nids). Cette analyse utilise des variables quantitatives et semi-quantitatives (Figures 5.8 et 5.9).

Les 3 premiers facteurs résument seulement 48 % de la variance à Pindaï (21, 16 et 11 %) et 44 % à Rivière Bleue (23, 11 et 10 %). Le premier facteur peut être interprété comme un facteur d'abondance, le second comme traduisant des localisations. En forêt dense humide de Rivière Bleue, aucun élément physique du milieu ne semble fortement influencer le nombre de nids par quadrat. Une faible liaison apparaît entre l'épaisseur de litière et les densités de nids de *Wasmannia*. Sur le premier axe, la présence de nids d'autres espèces s'oppose à celle de *Wasmannia*. : les densités plus faibles d'agrégats de la fourmi électrique permettent le maintien d'autres Formicidae. En forêt sèche, l'épaisseur de litière et la densité des nids sont encore liées positivement mais faiblement. Dans les 2 milieux, l'association Reine-œufs est toujours marquée. Les larves et les nymphes se trouvent préférentiellement dans les agrégats sans reines et leurs nids sont préférentiellement (60 %) des coquilles de gastéropodes.

Echantillonnage de la végétation

A Pindaï, aucun agrégat n'a été observé sur la végétation haute à l'intérieur des quadrats échantillonnés. Une recherche sur une centaine de tiges ou de troncs, situées dans les parcelles mais hors de ces quadrats, a permis de découvrir 9 nids, soit dans les anfractuosités offertes par certaines essences, soit au niveau d'une dichotomie, quelquefois entre une liane et le tronc.

Tableau 5.6. Proportion des différents types d'agrégats relevés dans la végétation (Rivière Bleue)

	R+	R-	Ou
Nb nids	71	15	5
%	78,02 %	16,5 %	5,5 %
Moy/nid	6,7 ± 0,7	---	---
± erreur-type	648 ± 60	337 ± 93	144 ± 198

A Rivière Bleue, l'inspection de la végétation arbustive et arborée dans les 40 quadrats échantillonnés au niveau de la litière a montré des agrégats de *Wasmannia auropunctata* sur 21,4 % des arbres d'un diamètre > 4-5 cm (112 arbres examinés). Aucune autre fourmi n'a été trouvée dans ce compartiment. La quasi-totalité des nids découverts se situent à une hauteur relativement faible (rarement >40 cm). Certains ont été trouvés dans des anfractuosités à plus d'1,6 m, sur des arbres dont le diamètre et l'âge permettent le développement de telles cavités. Les agrégats ont été trouvés en majorité à l'interface entre le tronc et une couche de mousse. Les arbres autres que palmiers et pandanus ne portent généralement pas plus d'un agrégat. Un test du chi2 ($\chi^2=5,911$ 2ddl $p<0,052$) sur les proportions entre les trois types d'agrégats (R+, R-, Ou) ne montre pas de différence significative entre la litière et la végétation.

Tableau 5.7. Agrégats de *Wasmannia* sur des pandanus et des palmiers (Rivière Bleue)

Nb.agrégats	Type			Reines	Ouvrières	
	R+	R-	Ou	Moy./arbre ± erreur-type	Moy./arbre ± erreur-type	
Palmiers (N = 9)	15	67 %	20 %	13 %	Total = 52 5,78 ± 2,72	Total = 7750 861,11 ± 173,96
Pandanus (N = 5)	46	76 %	22 %	2 %	Total = 271 54,2 ± 5,89	Total = 35100 7020,0 ± 5254,05

L'architecture des palmiers et des pandanus permet l'installation d'un grand nombre d'agrégats à une hauteur plus importante (Tableau 5.7). De nombreux nids ont été recensés à la base des stipes de palmiers (gaine) ou dans la "litière suspendue" observée sur la couronne des pandanus (feuilles mortes accumulées au sommet du tronc, entre la base de ses feuilles). *Wasmannia* est la seule espèce qui colonise ces milieux.

Discussion

Intérêt de la méthode des quadrats

L'échantillonnage par quadrats vise un relevé exhaustif des nids sur une surface définie. Elle est bien adaptée à *W. auropunctata* dont la lenteur permet de prélever les agrégats sans pertes d'effectifs. Elle est peu utilisée en raison de l'effort requis pour échantillonner chaque m². Son intérêt réside dans la possibilité offerte d'évaluer toutes les classes d'une population et non pas uniquement les fourrageuses, comme les pièges de Barber ou les appâts. En effet, aucune donnée n'existe dans ces cas entre le nombre de fourrageuses et celui des autres classes de la population. De plus, la présence de fourrageuses peut varier entre différents milieux, en fonction de la localisation des ressources et de caractéristiques abiotiques particulières (conditions météorologiques). La qualité de la donnée justifie donc l'effort d'échantillonnage.

Connaissances de base sur les structures d'agrégats

En Nouvelle-Calédonie, les 3 types d'agrégats (avec reines et couvain R+, sans reines mais avec couvain R- ou uniquement composés d'ouvrières O) sont présentes pendant toute l'année mais leurs proportions varient au cours du temps. En saison chaude et humide (décembre à avril), il y a peu d'agrégats R- mais ils sont les plus nombreux en saison sèche et fraîche (août à novembre). En saison fraîche, le nombre total des agrégats semble plus faible et leur taille plus importante (plus de spécimens présents dans chacun) mais ces différences n'ont pas été quantifiées (Jourdan 1999). En Colombie et aux Galápagos, Ulloa-Chacon (1990) note de même une prédominance des agrégats R+

en saison humide et une prédominance des agrégats R- en saison sèche. Les agrégats R+ sont également plus riches en ouvrières. En Floride, il existe une fusion saisonnière des agrégats dès l'automne, qui correspond à une réduction des populations (Fernald 1947).

Ces phénomènes se traduisent par la réduction des effectifs de fourrageurs pendant la saison fraîche et sèche en Nouvelle-Calédonie et cette réduction des effectifs sous le contrôle des conditions microclimatique serait le facteur du déclenchement de la nouvelle production de sexués, qui permet le redéploiement des populations lorsque les conditions redeviennent favorables. Il y a production de sexués alors que les agrégats sans reines sont majoritaires (R- et O contribuent à près de 65% des agrégats) et que les populations de reines sont faibles (de 0,5 à 1,1 reines / nid) (Jourdan 1999). Le cycle de la société serait ainsi commandé par la combinaison des conditions microclimatiques et de la faible longévité des reines.

Densité des agrégats

La densité des agrégats de *Wasmannia auropunctata* diffère significativement entre les deux milieux. La valeur relevée en forêt sclérophylle à Pindaï (19,63 agrégats / m²) est très supérieure à ce qui est connu (9,4 nids / m² dans une forêt humide subtropicale de l'île de Santa Cruz, Galápagos : Ulloa-Chacon, 1990) A Rivière Bleue, la densité moyenne est nettement inférieure à Pindaï mais elle reste élevée par rapport aux données publiées sur l'espèce. En forêt dense, à Panama, Levings et Franks (1982) ont observé, en saison sèche, des densités faibles (0,05 et 0,13 nids/m²) avec une distribution variant entre un modèle dispersé et au hasard. Par contre dans les zones cultivées, les densités observées sont beaucoup plus élevées : aux Galápagos, Ulloa-Chacon (1990) a observé sur Santa Cruz 9,4± 4,5 nids/m² dans une zone cultivée et Lubin (1985 in Tennant 1994) sur San Salvador a observé 0,75 à 1,75 nids/ m² à rapprocher de 2 autres estimations, dans 2 stations de vergers en Colombie : 3,2± 1,8 nids/m² sur l'île de Gorgona et 2,7± 1,2 nids/m² dans la ville de Cali (Ulloa-Chacon 1990).

W. auropunctata est décrite comme une espèce aux préférences climatiques moyennes. Il semble que ses seules exigences soient d'ordre physiologique, en particulier le risque de dessiccation accru par sa petite taille (Hood et Tschinkel 1990). A l'opposé, un milieu trop humide semble aussi préjudiciable à l'espèce : ses micro habitats doivent répondre à ces contraintes microclimatiques. La présence de nids dans le sol à des profondeurs faibles, comme l'utilisation ponctuelle du compartiment végétation, semble indiquer qu'il n'y a pas de limite à la nidification de *W. auropunctata* dès lors que ses besoins physiologiques sont satisfaits.

Trois facteurs semblent expliquer les densités différentes rencontrées dans les 2 stations : une litière de composition et de nature différente, une saisonnalité qui regroupe les agrégats et une différence dans le nombre de larves et de nymphes.

En forêt sclérophylle, la litière est sèche et composée d'un assemblage de feuilles de petites tailles qui ne permettent pas d'accueillir des effectifs nombreux : la population doit donc se fragmenter en multiples agrégats. Sur Rivière Bleue, la taille des habitats disponibles est plus importante : elle permet d'accueillir des effectifs plus nombreux.

La période d'échantillonnage de l'étude correspond à la saison fraîche. Jourdan (1999) suggère que cette saison n'ait pas la même influence sur les deux milieux. En forêt sclérophylle le radoucissement des températures et l'augmentation sensible des précipitations offrent probablement des conditions plus favorables au développement des populations de *W. auropunctata*. A l'inverse, à Rivière Bleue, les températures basses et la pluviométrie importante sont sans doute défavorables à l'espèce : les agrégats auraient tendance à se regrouper en périodes de stress environnementaux, ces fusions assurant une meilleure survie des reines. Jourdan (1999) a relevé sur le site de Pindaï 3,8 agrégats au m² durant le mois d'octobre (période chaude et très sèche donc peu favorable en forêt sclérophylle). Cette valeur, qui contraste avec celle de la présente étude semble, ne semble s'expliquer que par cette notion de saisonnalité. En saison plus favorable, les contraintes moins fortes permettent aux populations de se disperser. Markin (1970) a noté ce cycle de fusion/division chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile*.

Enfin, la population de Pindaï se différencie de celle de Rivière Bleue par des effectifs de larves et de

nymphes beaucoup plus nombreux. Comme ces couvains sont localisés préférentiellement dans des agrégats R-, ce type de nid est proportionnellement beaucoup plus abondant (32 % à Pindaï contre 11,71 % à Rivière Bleue) et ce phénomène contribue à augmenter la densité des agrégats.

Composition des populations

Le nombre de reines à Pindaï est 2,5 fois supérieur à celui observé à Rivière Bleue. Ulloa-Chacon (1990) note des moyennes saisonnières variant entre 1,1 reines / nid et un maximum de 13,1 reines / nid. Ces valeurs font références au nid, non à une surface et sont difficilement comparables avec celles de l'étude. Mais Jourdan (1999) a noté en octobre à Pindaï 4,3 reines / m². Les chiffres de la présente étude correspondraient alors à un maximum dans le cycle annuel des populations. On note aussi une forte proportion de reines immatures (aillées, non fécondées : 20,1%) dans la population de reines de Rivière Bleue alors que leur présence à Pindaï est très faible.

Ce nombre de reines est étonnant puisque les populations des 2 milieux ont des effectifs d'ouvrières et d'œufs comparables. Une hypothèse explicative serait une espérance de vie des reines plus importante en forêt sclérophylle, qui entraînerait un chevauchement de 2 générations de reines, la plus ancienne ne produisant que très peu ou pas d'œufs. Dans cette hypothèse, le nombre d'œufs par reines très modeste observé à Pindaï (14,7 œufs / reine contre 36,4 à Rivière Bleue) ne s'expliquerait pas seulement par un effet inhibiteur lié au nombre important de reines (Ulloa-Chacon 1990), mais aussi par la présence d'une génération moins productive. Cela expliquerait également la faible corrélation entre effectifs de reines et d'ouvrières à Pindaï et la liaison plus forte à Rivière Bleue, puisque les reines de cette station appartiendraient à une seule et même génération. Enfin, il est possible qu'une nourriture plus abondante permette l'existence d'un nombre plus important de reines à Pindaï (Herbers 1993).

On remarque que les données sur les ouvrières ne concordent pas avec les travaux précédents sur cette station (Jourdan, 1999), qui faisaient état d'une abondance de *W. auropunctata* beaucoup plus forte en forêt sclérophylle qu'en forêt dense humide.

Facteurs de la répartition des populations

En forêt sclérophylle de Pindaï, les nombres d'agrégats et les effectifs de l'ensemble des classes de la population de *Wasmannia auropunctata* sont hétérogènes à l'échelle du quadrat, mais pas à celle de la parcelle. En forêt dense humide, la répartition des effectifs est homogène à l'échelle du quadrat (excepté pour les larves) comme de la parcelle et la distribution des agrégats entre les quadrats est aléatoire. Dans un milieu sans compétition intra et interspécifique (du fait du comportement unicolonial de *Wasmannia* et de l'absence d'autres Formicidae), les facteurs abiotiques semblent à l'origine de cette répartition inéquitable. Kaspari (1996b) suggère que les perturbations et la disponibilité en ressources (alimentation, abris) sont responsables de l'agencement des agrégats des fourmis de la litière à l'échelle du m².

Ressources alimentaires.

Holway et Case (2000) ont montré dans une étude sur la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) que l'hétérogénéité spatiale de la ressource alimentaire affecte le nombre, la composition et la dispersion des agrégats de cette espèce polydomique : la présence de nourriture peut induire un déplacement de l'agrégat pour réduire les distances de fourragement et gagner en efficacité énergétique. L'observation d'agrégations d'individus de *W. auropunctata*, à proximité immédiate d'une source de nourriture nouvelle semble relever de la même dynamique (Delsinne 2000 : voir aussi Chapitre 6). On peut donc penser que la distribution hétérogène des effectifs de l'envahisseur sur Pindaï est en grande partie liée à une répartition inéquitable de la nourriture. Mais la confirmation de cette hypothèse nécessite d'identifier clairement ses sources alimentaires.

Ressources en habitats.

La composition de la litière dans les 2 milieux est très différente et la ressource en habitat, bien que

difficilement quantifiable, ne paraît pas homogène sur l'ensemble d'un milieu. L'analyse factorielle ne permet pas d'identifier un facteur physique particulier lié à la densité des agrégats.

Sur Pindaï, la quantité et la qualité de la litière varient beaucoup entre quadrats. La ressource en habitats n'est pas homogène et influe sur la répartition des effectifs. La présence de sol nu ou d'une litière de très faible épaisseur limitent localement la nidification de *Wasmannia*. Certaines feuilles semblent impropres à la colonisation, comme celles du gaïac *Acacia spirorbis*. Au contraire, les feuilles du faux-croton (*Croton insularis*) semblent plus favorables. Les coquilles de gastéropodes sont des habitats très recherchés : leur colonisation rapide observée dans des essais limités d'enrichissement du milieu indique à Pindaï une certaine carence en sites de nidification de qualité.

Sur Rivière Bleue, de fortes précipitations peuvent saturer la litière pendant une partie de l'année. La disponibilité en site de nidification propres à protéger *W. auropunctata* des perturbations extérieures semble limitée, en raison de l'état de décomposition des éléments de la litière. Le fait que l'on retrouve de nombreux d'agrégats sur des arbres tel que les pandanus semble devoir confirmer cette limitation en micro habitats dans la litière. La végétation serait alors, en saison défavorable, un endroit refuge pour *W. auropunctata*. On a remarqué l'opposition entre la présence de nids d'autres espèces et la présence d'agrégats de *W. auropunctata* dans la végétation, mais elle n'implique pas obligatoirement une causalité.

Ces résultats attirent l'attention sur l'opportunisme de *W. auropunctata*. Ils sont à rapprocher de ceux d'Ulloa-Chacon (1990), qui a noté l'utilisation de substrats différents en saison humide (litière et pierre) et en saison sèche (morceau de bois), c'est-à-dire un refuge vers des substrats plus favorables (plus humides) avec sans doute fusion d'agrégats. Levings et Franks (1982) rapportent des observations qui vont dans le même sens en forêt dense à Panama, où ils ont classé *W. auropunctata* parmi les fourmis nichant dans des cavités préformées et non pas dans la litière. Or leur étude a été réalisée en saison sèche, ce qui pourrait indiquer un usage préférentiel de ces sites de nidification plus humides pendant cette saison.

Organisation sociale

Les trois types d'agrégats (R+, R-, Ou) sont représentés dans des proportions différentes dans chacun des milieux. Pour ces deux populations, les corrélations et l'analyse factorielle indiquent un éloignement des couvains à partir des stades de larves et de nymphes par rapport aux reines. Ce schéma rejoint les résultats de Ulloa-Chacon (1990), qui indiquent une baisse de la fécondité des reines en présence des couvains. Cet effet inhibiteur est probablement la conséquence d'une compétition pour la nourriture et les soins entre ces classes d'individus.

Jourdan (1999) suggère que la délocalisation de couvain dans des unités dédiées à leur développement permet à la fois une maximisation de la reproduction et une colonisation plus active du milieu. En forêt sclérophylle, l'analyse factorielle montre une localisation préférentielle (60%) des agrégats R- dans des petites coquilles fines, un type de nid en nombre limité. Il est possible que ce type d'habitat en pleine litière procure un avantage pour le développement des couvains. Hölldobler et Wilson (1990) font état du déplacement de couvains de certaines espèces de la litière en fonction des variations de la température et de l'humidité extérieure, afin d'optimiser leur développement. Ces observations pourraient indiquer chez *Wasmannia auropunctata* une stratégie similaire, orientée vers une maturation plus rapide des couvains.

Dominance de la myrmécofaune de la litière

En forêt sclérophylle, aucun nid appartenant à une autre espèce de fourmis n'a été recensé. Seules quelques fourrageuses isolées d'*Ochetellus glaber* et de *Brachymyrmex obscurior* ont été observées. En forêt dense humide, plusieurs nids de *Paratrechina foreli* (apparemment polydomique) et quelques nids d'*Hypoponera punctatissima* sont répartis inégalement dans le milieu. On observe aussi quelques fourrageuses de *Leptomymex pallens* en marge du front d'invasion. Indépendamment de sa compétitivité comme fourrageuse, la capacité de *W. auropunctata* à monopoliser les sites de nidification convenables, dont le nombre est limité, pourrait être une clé de son succès colonisateur en Nouvelle-Calédonie.

La situation est différente dans l'aire originelle néotropicale de *Wasmannia*. Levings et Frank (1982) relèvent des densités de 0,05 à 0,13 nids / m² dans une forêt dense du Panama, du même ordre que celles de nombreuses autres espèces. En Amérique du Sud, les écosystèmes de forêt humide tropicale sont composés d'un grand nombre d'espèces de Formicidae (Kaspari 1996b) et d'autres animaux dont les interactions sont complexes. La compétition importante qui règne entre fourmis permettrait de maintenir leurs populations à des densités faibles (Tennant 1994). Les raids des « army ants » (Tennant 1994, Kaspari 1996b), les parasites et les prédateurs dont la nature et l'impact sont encore mal connus (Porter & al. 1997), jouent certainement un rôle important dans le contrôle des densités.

Dans les milieux insulaires, ces pressions semblent moins fortes (réseaux trophiques simplifiés, communautés animales et végétales disharmoniques : Pascal & al. 2000). Les caractères de « tramp species » de *W. auropunctata* sont plus marqués en Nouvelle-Calédonie que dans sa zone d'origine (Delabie & Jourdan, en préparation) et favorisent des densités d'effectifs importantes qui permettent la dynamique invasive. Cette espèce est une spécialiste des habitats perturbés (Majer & Delabie 1999) On peut donc se demander si une petite population de *Wasmannia* serait capable de conquérir un milieu non perturbé, doté d'une myrmécofaune structurée et compétitive, ou si son installation passe nécessairement par la construction préalable de fortes populations dans un milieu préalablement dégradé.

Conclusion

La nidification de *Wasmannia auropunctata* diffère entre les sites étudiés, tant pour les densités observées que pour la répartition spatiale des agrégats. Des différences apparaissent aussi au niveau de la distribution des classes : à Pindaï, les reines, les larves et les nymphes montrent des effectifs très supérieurs par rapport à ceux observés à Rivière bleue. Les caractéristiques microclimatiques, la localisation des ressources et leur disponibilité, sont les facteurs qui paraissent le mieux expliquer les répartitions et les compositions observées. Afin de confirmer ces hypothèses, il conviendrait de faire varier chacun de ces facteurs, en manipulant leur disponibilité dans le milieu pour mesurer leur importance relative

L'ampleur du succès de l'envahisseur, au détriment des autres espèces de la myrmécofaune, est remarquable dans ces 2 milieux. La dynamique invasive de l'espèce paraît fortement liée à sa faculté de s'adapter à de nouvelles conditions. Son opportunisme pour l'habitat et pour la ressource alimentaire semble favoriser sa dynamique. Mais on manque encore des connaissances écologiques et éthologiques de base sur les Formicidae en Nouvelle-Calédonie, *a fortiori* des connaissances sur la structuration et le fonctionnement de ces myrmécofaunes, qui pourraient expliquer leur fragilité face à l'envahisseur.

Figure 5.8 : Résultats de l'ACP à l'échelle du quadrat pour la station de Rivière Bleue : projection des caractéristiques physiques du quadrat et de celles de la population de *Wasmannia auropunctata*.

NBNID=Nbre de nids/Quadrat, Type (Plus=R+, Moins=R-, OU=Ou)
 Nature des agrégats (Feuille, Petite branche morte=TWIG, Sous mousse=NMOU, Terre),
 Caractéristiques physiques des quadrats (Profondeur de la litière=PROF ; Bois mort < 2cm=BM2, >< 2 et 6 cm=BM26, > 6 cm=BM6)
 Classe de la végétation (Diamètre inférieur à 5cm=V5, entre 5 et 10=V510, supérieur à 10 cm=V10)
 Présence de mousse=MOUSSE
 Autres espèces=AUTRESP

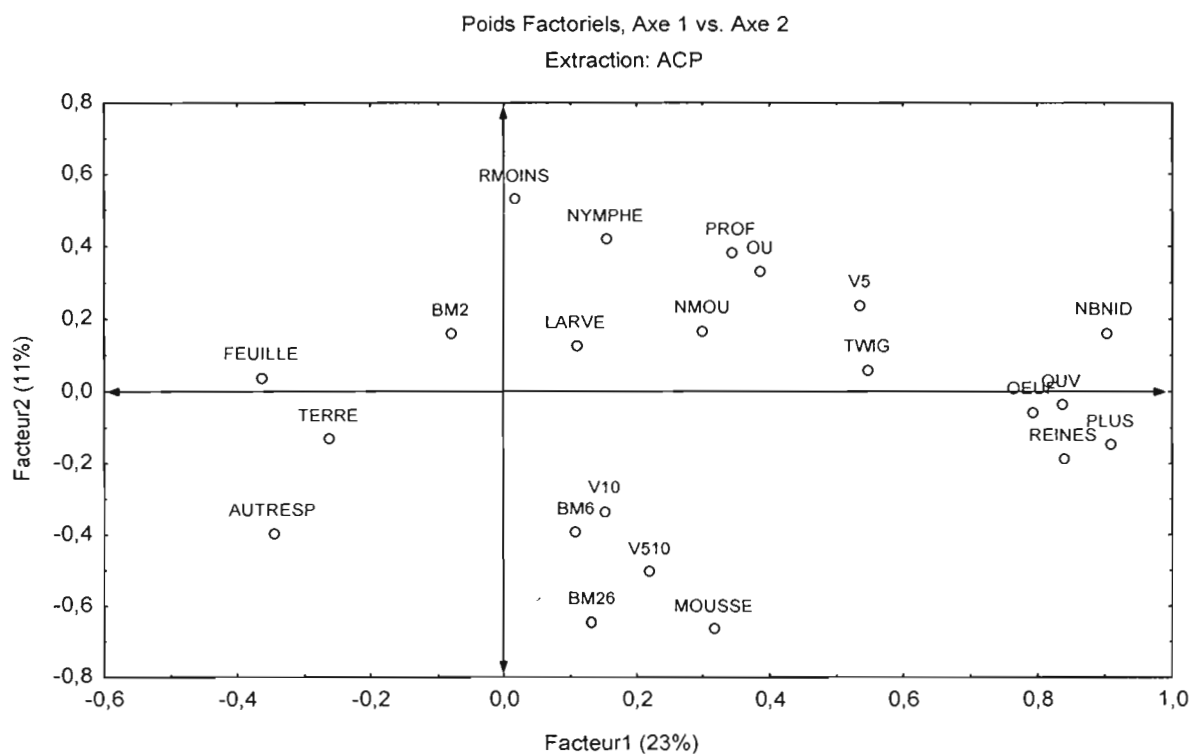
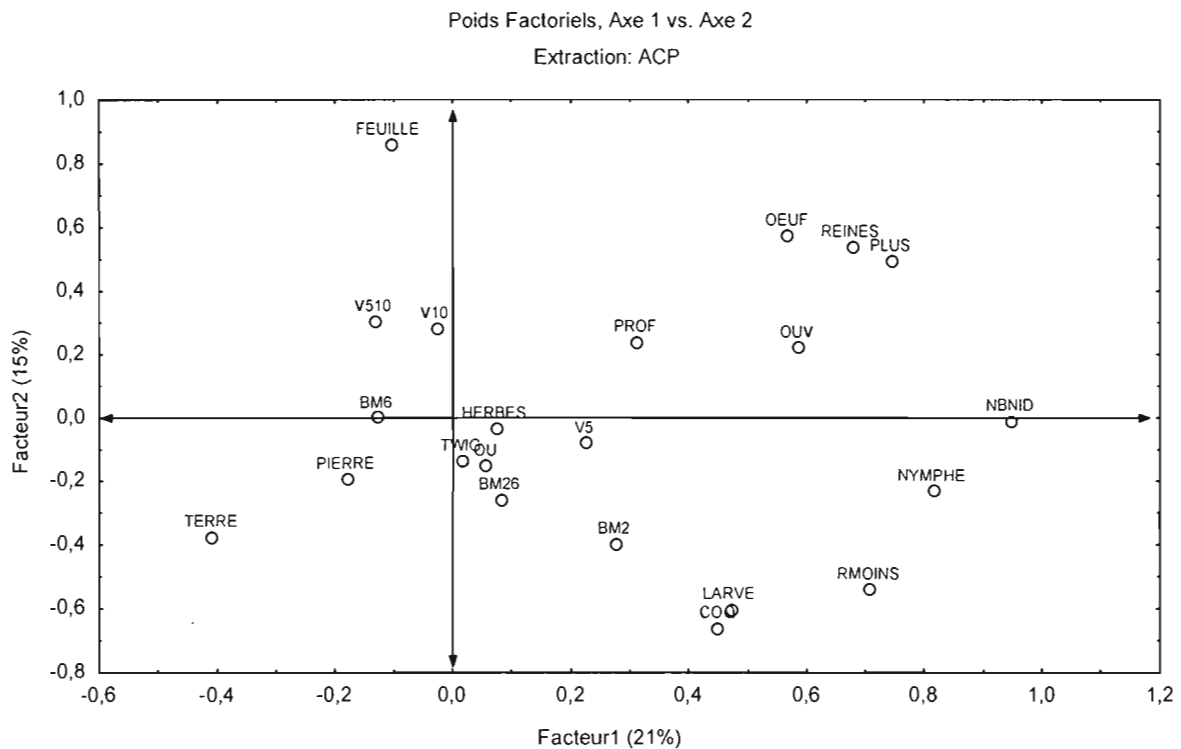


Figure 5.9: Résultats de l'ACP à l'échelle du quadrat pour la station de Pindaï : projection des caractéristiques physiques du quadrat et de celles de la population de *Wasmannia auropunctata*.

NBNID=Nbre de nids/Quadrat, Type (R+=PLUS, R-=MOINS, Ou=OU)
 Nature des agrégats (FEUILLE, Petite branche morte=TWIG, Dans une coquille=COQ, TERRE)
 Caractéristiques physiques des quadrats (Profondeur de la litière=PROF ; Bois mort < 2 cm=BM2, >< 2 et 6 cm=BM26, > 6 cm=BM6)
 Classe de la végétation (Diamètre < 5 cm=V5, >< 5 et 10 cm=V510, > 10 cm=V10)
 Présence de graminé=HERBES
 Présence de Pierre=PIERRE



Bibliographie

- Clark DB, Guayasamín C, Pazmiño O, Donoso C, Páez de Villacís Y, 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica* 14 : 196-207.
- Delsinne T, 2000. Etude de l'invasion en forêt sclérophylle néo-calédonienne de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata* (Roger), 1863 (Hymenoptera: formicidae), Mémoire de Maîtrise Univ. Lille, 150 p.
- Fernald HT, 1947. The little fire ant as a house pest. *J. Econ. Entomol.* 40 : 428.
- Herbers JM, 1993. Ecological determinants of queen number in ants, 262-293p, *In* L.Keller [ed.], Queen number and sociality in insects. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Holway DA, Case TJ, 2000. Mechanisms of dispersed central-place foraging in polydompus colonies of the Argentine ant. *Animal Behaviour* 59 : 433-441.
- Hood WG, Tschinkel WR, 1990. Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants, *Physiological Entomology* 15 : 23-25.
- Jourdan H, 1999. Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata*. Thèse de Doctorat Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 376 p.
- Kaspari M, 1996a. Litter ant patchiness at the 1-m² scale: disturbance dynamics in three Neotropical forests. *Oecologia* 107 : 265-273.
- Kaspari M, 1996b. Testing resource-based models of patchiness in four Neotropical litter ant assemblages, *Oikos* 76 : 443-454.
- Le Breton J, 1999. Etude de l'invasion d'une forêt dense humide de Nouvelle-Calédonie, par la fourmi électrique *Wasmannia auropunctata* (Roger), Multigr. IRD, Nouméa, 20 p.
- Levings SC, Franks NR, 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology* 63 : 338-344.
- Majer JD, Delabie JH, 1999. Impact of tree isolation on arborea and ground ant communities in cleared pasture in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Insectes sociaux* 46 : 281-290.
- Markin GP, 1970. Foraging behavior of the Argentine ant in a california citrus grove. *Journal of economic entomology* 63 (3) : 740-744.
- Pascal M, Clergeau P, Lorvelec O, 2000. Invasions biologiques et biologie de la conservation -essai de synthèse. *Courrier de l'Environnement de l'INRA* 40 : 23-32.
- Porter SD, Williams DF, Patterson RS, Fowler HG, 1997. Intercontinental differences in the abundance of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae): an escape from natural enemies? *Environ. Entomol.* 26 : 373-384.
- Tennant LE, 1994. The ecology of *Wasmannia auropunctata* in primary tropical rainforest in Costa Rica and Panama : 80-90. *In* Williams DF (ed.) *Exotic ants : biology impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, CO.
- Ulloa-Chacon P, 1990. Biologie de la reproduction chez la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* Roger (Hymenoptera: Formicidae). Thèse de Doctorat, Faculté de Lausanne, 161 p.

6 - Facteurs du succès invasif : la compétitivité

Etude de la compétition pour les ressources alimentaires dans une forêt sclérophylle

Thibaut Delsinne, Hervé Jourdan & Jean Chazeau

L'étude a cherché des réponses à 3 questions relatives au succès colonisateur de *Wasmannia auropunctata* dans la forêt sclérophylle de Tiéa. Sa présence affecte-t-elle le fourragement des autres espèces de fourmis ? Dans quelle mesure influence-t-elle leur distribution et leur abondance ? Quelles sont les interactions entre espèces dans la découverte et l'exploitation des ressources alimentaires et comment expliquent-elles les résultats de cette compétition ?

Matériel et méthode

L'expérimentation de terrain a été menée en avril 2000 sur le terrain utilisé pour une étude de l'expression de *W. auropunctata* en milieu sclérophylle (voir Chapitre 4). Un repérage préliminaire a permis d'identifier des zones frontières entre les territoires occupés par *Wasmannia* ou non. Le terrain retenu s'étend le long des layons préalablement tracés, à cheval sur les limites des zones infestées et non infestées précédemment repérées. Les zones étudiées (stations Nord, Centre et Sud) sont approximativement centrées sur les carrefours NS1-NS2, entre EO1 et EO3 et entre EO3 et EO4 (ces repères sont indiqués sur la figure 4.1 du Chapitre 4).

On a utilisé des appâts classiques et standardisés (Hölldobler & Wilson 1990, Perfecto & Vandermeer 1996, Tennant 1994), composés d'un volume « calibré » (une cuiller à café) de chair de thon en conserve, posé au sol sur un rectangle en feuille d'aluminium (60 x 40 mm). Les 20 appâts sont préparés avant leur installation. Ils sont transportés dans leur rectangle d'aluminium, sous forme de « papillotes », que l'on déplie sur les emplacements choisis afin de ne pas biaiser les conditions du recrutement en dispersant l'appât au moment de la pose.

Dans chacune des 3 zones retenues pour l'étude, le dispositif a comporté 20 appâts espacés de 10 m, disposés sur 2 lignes parallèles distantes de 10 m, une des lignes étant à proximité immédiate du layon. Sur chaque ligne, 5 appâts ont été posés dans la zone supposée exempte de *Wasmannia* et les 5 autres dans la zone supposée envahie.

Le protocole appliqué pour les observations a été le suivant : pose des appâts, puis passage tous les ¼ d'heures (8 passages successifs). A chaque passage, les espèces présentes sur l'appât sont identifiées à vue et le nombre des fourrageurs est évalué en classes d'abondance (Tableau 6.1). Au bout de 2 heures, chaque appât est prélevé et mis dans de l'alcool pour déterminer avec certitude l'identité des espèces et pour vérifier le nombre des fourrageurs. Ces vérifications ont confirmé les identifications et les évaluations numériques de terrain.

On a utilisé 220 appâts au thon « au naturel » et 80 appâts au thon à l'huile de tournesol. Les résultats obtenus avec les appâts à l'huile ont été analysés séparément.

Tous les tests statistiques sont effectués à partir des résultats obtenus au cinquième passage. Ce passage est celui où la majorité des espèces est présente : les espèces qui ne dominent pas l'appât jusqu'à la fin de la période de 2 heures sont encore présentes et celles qui ne le localisent pas immédiatement arrivent.

Tableau 6.1. Définition des classes d'abondances retenues pour l'évaluation de l'intensité du fourragement sur les appâts

Nombre d'ouvrières sur l'appât	Classe d'abondance
0	0
1 à 5	1
6 à 15	2
16 à 30	3
31 à 50	4
51 à 100	5
> 100	6

Les données sont saisies et traitées avec Excel 97. Les tests non paramétriques sont effectués avec SigmaStat et les analyses factorielles des correspondances avec Statistica.

Tableau 6.2. Espèces de Formicidae observées sur les appâts : uniquement sur appâts avec huile * ; uniquement sur appâts sans huile ** ; sur les 2 types d'appâts ***

Famille	Espèce	Abbréviation
Dolichoderinae	<i>Ochetellus glaber</i> *	<i>Og</i>
	<i>Tapinoma melanocephalum</i> ***	<i>Tm</i>
Formicinae	<i>Brachymyrmex obscurior</i> ***	<i>Bo</i>
	<i>Paratrechina longicornis</i> ***	<i>Pl</i>
	<i>Paratrechina vaga</i> ***	<i>Pv</i>
	<i>Plagiolepis alluaudi</i> ***	<i>Pa</i>
	<i>Polyrhachis guerini</i> **	<i>Poly</i>
Myrmicinae	<i>Cardiocondyla emeryi</i> ***	<i>Car</i>
	<i>Monomorium floricola</i> ***	<i>Mf</i>
	<i>Tetramorium simillimum</i> ***	<i>Te</i>
	<i>Wasmannia auropunctata</i> ***	<i>Wa</i>
Ponerinae	<i>Odontomachus simillimus</i> ***	<i>Os</i>

Résultats

Pour alléger la présentation, on utilisera parfois dans les tableaux et les graphiques les abréviations des noms d'espèces qui figurent dans le Tableau 6.2.

Espèces en présence

Les appâts utilisés ont attiré 12 espèces (Tableau 6.2) sur les 19 espèces qui ont été recensées par l'ensemble des méthodes utilisées dans tout le domaine mis en défens (Tableau 6.8). *O. glaber*, *B. obscurior*, *P. alluaudi* et *O. simillimus* sont natives et toutes les autres sont des espèces introduites.

Les données confirment en général les observations préliminaires : chaque zone de l'essai (ou station) se subdivise en 2 sous zones, l'une caractérisée par la dominance de *W. auropunctata*, l'autre par sa quasi-absence.

Pour les traitements statistiques et afin de mieux appréhender les phénomènes de compétition et d'exclusion, on a regroupé d'une part les appâts où *Wasmannia* a été observée au moins 1 fois, d'autre part ceux où elle n'a jamais été observée.

Comparaison entre les appâts carnés avec et sans huile

Le comportement de fourrage varie selon la ressource. *O. glaber* n'a visité que les appâts avec huile, mais son occurrence est trop faible pour être significative. *W. auropunctata*, *M. floricola* et *P. vaga* sont plus attirés par les appâts avec huile et, inversement, *P. alluaudi* les fréquente moins (test de Wilcoxon pour échantillons appariés : $P < 0,05$). *W. auropunctata* semble défendre plus activement les appâts avec huile : elle les domine plus rapidement, le nombre de ses ouvrières est plus élevé et les agressions directes sont plus fréquentes.

Cooccurrence des espèces sur les appâts.

Les résultats (espèces observées et classes d'abondance maximum) sont résumés dans le Tableau 6.3.

En présence de Wasmannia

La plupart des appâts sur lesquels *W. auropunctata* fourrage ne sont pas exploités par d'autres espèces. Les ouvrières de *Wasmannia* arrivent très tôt, atteignent très rapidement des densités élevées et restent nombreuses jusqu'à la fin des 2 heures d'observation. Il y a en général un fléchissement à partir du sixième ou septième passage. Mais on a souvent observé, lors du ramassage des appâts, un amas d'une centaine d'ouvrières sous la feuille d'aluminium. Ces amas ne sont pas pris en compte dans la notation d'abondance.

Quelques espèces ont cependant été observées en compagnie *W. auropunctata* mais leur diversité est réduite et leurs effectifs sont faibles dans les 3 zones (classe d'abondance 1 ou 2). Ils sont maximums dans la période « apmidi » et très faibles dans la période « soir ». Quand cette coexistence est observée, les effectifs de *Wasmannia* sont aussi toujours faibles (classe 1 ou 2). Certaines espèces semblent coexister avec l'envahisseur plus fréquemment que les autres : ce sont *B. obscurior*, *P. alluaudi* et surtout *P. vaga*. La vivacité de *B. obscurior* et *P. vaga* est très supérieure à celle de *Wasmannia*. Elle pourrait expliquer leur capacité à se maintenir sur l'appât en présence de l'envahisseur. De plus, on observe que les fourrageurs de ces espèces montent sur l'appât, alors que *Wasmannia* en consomme uniquement les bords.

Ces espèces se rencontrent dans une zone géographique qui se présente comme une transition entre la zone envahie et la zone exempte de *Wasmannia*. Une sorte de frontière est ainsi dessinée, au-delà de laquelle *Wasmannia* domine seule les appâts.

En l'absence de Wasmannia

Les sous zones exemptes de *W. auropunctata* sont beaucoup plus hétérogènes que les sous zones envahies. La station centre est dominée par *B. obscurior*, la station Sud par *P. alluaudi*. L'absence de *P. alluaudi* sur la station Centre est remarquable, puisque cette espèce domine un grand nombre

d'appâts des 2 autres stations. *P. guerini* est très rare sur la station Nord, observée uniquement sur un même appât lors de 2 passages consécutifs.

Tableau 6.3. Espèces de Formicidae observées sur les appâts dans les zones envahies et dans les zones exemptes de *Wasmannia* à différents moments de la journée, ordonnées par rang d'importance croissante estimée (fréquence de présence et abondance) - (la classe d'abondance la plus élevée observée pour l'espèce est donnée entre parenthèses et *W. auropunctata* est omise du tableau)

	Station Nord		Station Sud		Station Centre	
	Sous zone envahie	Sous zone non envahie	Sous zone envahie	Sous zone non envahie	Sous zone envahie	Sous zone non envahie
Matin	<i>Pa</i> (1)	<i>Poly</i> (1)		<i>Os</i> (1)	<i>Tm</i> (1)	<i>Os</i> (1)
	<i>Pl</i> (1)	<i>Os</i> (1)		<i>Te</i> (1)	<i>Pv</i> (2)	<i>Te</i> (1)
	<i>Car</i> (1)	<i>Tm</i> (2)		<i>Car</i> (1)	<i>Bo</i> (1)	<i>Tm</i> (4)
	<i>Pv</i> (1)	<i>Car</i> (2)		<i>Pv</i> (2)		<i>Car</i> (1)
		<i>Pv</i> (2)		<i>Pl</i> (5)		<i>Pl</i> (3)
		<i>Te</i> (2)		<i>Bo</i> (4)		<i>Mf</i> (6)
		<i>Mf</i> (5)		<i>Mf</i> (5)		<i>Pv</i> (2)
		<i>Pl</i> (3)		<i>Tm</i> (5)		<i>Bo</i> (6)
		<i>Bo</i> (5)		<i>Pa</i> (6)		
		<i>Pa</i> (6)				
Apmidi	<i>Pl</i> (2)	<i>Os</i> (1)	<i>Os</i> (1)	<i>Car</i> (1)	<i>Bo</i> (2)	<i>Os</i> (1)
	<i>Tm</i> (2)	<i>Pl</i> (1)	<i>Pl</i> (1)	<i>Tm</i> (1)	<i>Pv</i> (3)	<i>Car</i> (1)
	<i>Car</i> (1)	<i>Car</i> (1)	<i>Tm</i> (1)	<i>Pv</i> (2)		<i>Pv</i> (3)
	<i>Pa</i> (5)	<i>Pv</i> (3)	<i>Car</i> (1)	<i>Bo</i> (1)		<i>Te</i> (4)
	<i>Bo</i> (3)	<i>Tm</i> (6)	<i>Bo</i> (1)	<i>Pa</i> (4)		<i>Tm</i> (5)
	<i>Pv</i> (3)	<i>Bo</i> (5)	<i>Pa</i> (5)			<i>Pl</i> (6)
		<i>Pa</i> (6)	<i>Pv</i> (4)			<i>Bo</i> (6)
Soir	<i>Bo</i> (1)	<i>Pl</i> (1)	<i>Pv</i> (1)	<i>Car</i> (1)		
	<i>Te</i> (1)	<i>Te</i> (1)		<i>Tm</i> (1)		
	<i>Pa</i> (1)	<i>Pa</i> (1)		<i>Te</i> (1)		
	<i>Pv</i> (2)	<i>Car</i> (1)		<i>Pa</i> (2)	<i>Pas d'observations</i>	
		<i>Tm</i> (3)		<i>Pv</i> (2)		
		<i>Pv</i> (3)				
	<i>Bo</i> (5)					

L'abondance d'*O. simillimus*, *T. simillimum* et *C. emeryi* est toujours très faible (classe 1 ou 2) alors que celle d'autres espèces comme *M. floricola*, *B. obscurior*, *P. vaga* et *P. alluaudi* est beaucoup plus grande (classes 5 ou 6). Ces observations traduisent l'existence de stratégies de recrutement différentes selon les espèces.

Activité de fourragement à différentes périodes de la journée.

Les résultats analysés (espèces observées et classes d'abondance maximum) sont donnés dans le Tableau 6.3.

Afin de savoir si les différences observées au cours de la journée dans le fourragement de chaque espèce sont significatives, un test de Friedman (variable semi quantitative, k=3, échantillons appariés) est effectué pour chaque espèce des stations Nord et Sud. Si la différence s'avère significative, un test de comparaisons multiples est effectué (méthode de Student-Newman-Keuls) afin de connaître la période du jour qui diffère. Pour comparer celui des espèces de la station Centre (pas de mesures nocturnes donc k=2), un test de Wilcoxon pour échantillons appariés a été fait. On s'intéresse successivement aux appâts placés dans les sous zones envahies et dans les sous zones où *Wasmannia* est absente.

Tableau 6.4. Activité de fourragement à différentes périodes de la journée dans les sous-zones envahies (Test de Friedman puis méthode de Student-Newman-Keuls ; d.s. : différence significative, au risque 0,05)

	Station Nord			Station Sud		
	Matin/ Apmidi	Matin/ Soir	Apmidi/ Soir	Matin/ Apmidi	Matin/ Soir	Apmidi/ Soir
<i>W. auropunctata</i>	d.s.	-	d.s.	d.s.	d.s.	d.s.
<i>P. alluaudi</i>	-	-	-	-	d.s.	d.s.

En présence de *Wasmannia* (Tableau 6.4 : seules les différences significatives sont mentionnées). *W. auropunctata* a un fourragement minimum le «soir», plus intense le «matin» et maximum dans l'«apmidi». Ces observations confirment que *Wasmannia* fourrage en continu (24h / 24h). A l'inverse, l'activité nocturne des fourrageurs de *P. alluaudi* est très nettement réduite.

Tableau 6.5. Activité de fourragement à différentes périodes de la journée dans les sous-zones non envahies (Test de Friedman puis méthode de Student-Newman-Keuls ; d.s. : différence significative au risque 0,05)

	Station Nord			Station Sud		
	Matin/ Apmidi	Matin/ Soir	Apmidi/ Soir	Matin/ Apmidi	Matin/ Soir	Apmidi/ Soir
<i>P. alluaudi</i>	-	d.s.	d.s.	-	d.s.	d.s.
<i>P. longicornis</i>	-	d.s.	d.s.	-	-	-
<i>B. obscurior</i>	-	-	-	-	d.s.	d.s.

En l'absence de *Wasmannia* (Tableau 6.5 : seules les différences significatives sont mentionnées). Les différences dans le fourragement des espèces sont plus marquées le «soir» que dans la journée. On observe moins d'espèces, en plus faible abondance et de façon plus occasionnelle. *P. vaga* est la plus fréquemment présente sur un appât. Le nombre de passages au cours desquels on ne peut observer de fourrageurs est plus élevé que dans la journée, notamment sur la station Sud. Ainsi, les résultats obtenus pour *P. alluaudi* sont semblables à ceux obtenus dans les sous zones envahies : cette espèce, qui sature le milieu pendant la journée, fourrage nettement moins la nuit. L'activité de fourragement de *P. longicornis* et de *B. obscurior* varie pendant la journée, mais elles aussi fourragent nettement moins la nuit.

Activité de fourragement dans les différentes stations.

Afin de savoir si les différences observées dans le fourragement des espèces dans chacune des 3 zones Nord, Centre et Sud sont significatives, un test de Kruskal-Wallis (variable semi quantitative, k=3, échantillons non appariés) est effectué sur les données «matin» et «apmidi» pour chaque espèce. Si la différence s'avère significative, un test de comparaisons multiples (méthode de Dunn) est fait afin de connaître la station qui diffère.

Pour comparer les données «soir» obtenues pour Nord et Sud, un test de Mann-Whitney (variable semi quantitative, k=2, échantillons non appariés) est réalisé pour chaque espèce. Pour chaque station, on s'intéresse successivement aux appâts placés dans les sous zones envahies et dans les sous zones où *Wasmannia* est absente

Tableau 6.6. Activité de fourragement en l'absence de *Wasmannia* (Test de Kruskal-Wallis puis méthode de Dunn - Test de Mann-Whitney d.s. : différence significative au risque 0,05)

	Matin			Apmidi		
	Centre/ Nord	Centre/ Sud	Nord/ Sud	Centre/ Nord	Centre/ Sud	Nord/ Sud
<i>P. alluaudi</i>	-	d.s.	-	d.s.	d.s.	-
<i>T. simillimum</i>	-	-	d.s.	-	-	-
<i>B. obscurior</i>	d.s.	d.s.	-	-	-	-

En l'absence de *Wasmannia* les différences entre les zones sont marquées : la station Centre est nettement dominée par *B. obscurior* alors que la station Sud est dominée par *P. alluaudi* (Tableau 6.6).

En présence de *Wasmannia*, il n'y a pas de différences significatives entre les stations Nord, Centre et Sud dans le fourragement des espèces observées (et en particulier dans celui de l'espèce dominante *W. auropunctata*).

Techniques de fourragement des espèces en présence

Les graphes de l'annexe du chapitre schématisent les variations dans le comportement des espèces en présence, en matière de localisation et de dominance des appâts.

Certaines espèces (*O. simillimus*, *P. guerini*) fourragent à proximité des appâts mais sont peu attirées sont rarement observées dessus. *O. simillimus* a été observée à plusieurs reprises tentant de saisir des morceaux de thon entre ses mandibules, mais la plupart des essais ont été infructueux. Cette espèce fourrage en solitaire, alors que *P. guerini* forme des colonnes d'ouvrières peu denses sur la végétation basse. Ces 2 espèces sont de grande taille.

C. emeryi est souvent présente, mais ses effectifs restent faibles. Elle se déplace lentement sur les appâts, ne les domine jamais et se tient très souvent à l'écart des autres espèces. Les ouvrières, de petite taille, fourragent individuellement.

T. simillimum semble être une espèce à tendance crépusculaire ou nocturne. Ses déplacements sont lents et les ouvrières, de taille moyenne, fourragent individuellement. Elle semble être présente surtout sur les appâts situés à proximité de ses nids. Elle ne localise pas rapidement les appâts au thon et son recrutement est lent, peu intense. Ses effectifs diminuent dès qu'une autre espèce localise à son tour l'appât.

M. floricola ne localise pas rapidement les appâts mais, une fois que l'un d'eux est trouvé, elle le domine (souvent jusqu'à la fin des 2 heures d'observation). Elle recrute vite et en masse. Ses ouvrières sont petites, rapides et agressives.

T. melanocephalum localise rapidement les appâts dans la majorité des cas. Le recrutement est très rapide et très élevé. Les ouvrières sont petites et rapides mais très craintives et abandonnent l'appât à la moindre perturbation (par exemple fuite à l'arrivée d'une mouche). C'est probablement pourquoi elles dominent très rarement l'appât en fin d'expérience. L'espèce est active toute la journée et même la nuit.

B. obscurior, *P. vaga* et *P. longicornis* ont des ouvrières très vagiles, qui montent sur l'appât. Leur taille est petite (*B. obscurior*) ou moyenne (*P. vaga* et *P. longicornis*). Elles localisent l'appât rapidement et recrutent vite et en masse. Selon l'identité des autres espèces qui trouvent à leur tour la ressource, elles peuvent dominer l'appât du début à la fin et elles sont actives aussi la nuit.

P. alluaudi a des ouvrières de très petite taille, très nombreuses, très mobiles et agressives. Elle localise plus ou moins vite l'appât selon son emplacement, mais elle le domine alors rapidement. On observe de nombreuses colonnes de fourrageurs provenant de nombreuses directions, que l'on interprète comme correspondant à un recrutement dans plusieurs nids. A plusieurs reprises, des reines (1 à 3) ont été observées fourrageant sur l'appât comme les ouvrières. L'espèce semble donc être unicoloniale et polygyne. Son recrutement impressionnant dépasse même celui de *W. auropunctata*. Au niveau de la station Sud, elle domine numériquement le milieu. Elle est quasi-strictement diurne.

W. auropunctata localise rapidement les appâts et les domine aussi rapidement, grâce à un fort recrutement et à une agressivité exacerbée. Les ouvrières sont très petites et très lentes. L'espèce est généralement présente sur l'appât du début à la fin de l'expérience, mais l'abandon des appâts directement exposés au soleil a été observé plusieurs fois. Les ouvrières fourragent jour et nuit, avec toutefois une diminution d'activité nocturne. Pendant une courte averse, *W. auropunctata* a été la seule espèce à poursuivre son fourrageage (observation nocturne).

Succession et remplacement des espèces sur les appâts

Les techniques de fourrageage et les comportements décrits précédemment (localisation, recrutement et dominance) ont pour conséquence des successions d'espèces sur un même appât (Wilson 1971 cité par Hölldobler & Wilson 1990). La succession et le remplacement des espèces sont figurés sur les graphiques de l'annexe du chapitre.

Le graphique 1 montre ainsi l'arrivée rapide de *B. obscurior* puis celle plus tardive de *M. floricola* qui s'impose. Mis à part ces 2 espèces, *T. melanocephalum* et *C. emeryi* profitent de temps en temps de la source de nourriture. Le graphique 3 présente une succession du même type.

Les graphiques 2 et 4 montrent les successions et remplacements en présence de *W. auropunctata*. Le graphique 2 montre la coexistence possible de *P. vaga* et *B. obscurior* avec *W. auropunctata* lorsque ces espèces sont en faible abondance. Toutefois, *W. auropunctata* finit par dominer seule l'appât. Le graphique 4 montre l'opposition de *P. alluaudi* et *W. auropunctata*. L'une ou l'autre domine l'appât, à des moments différents. L'abondance supérieure de *W. auropunctata* par rapport à *P. alluaudi*, à la fin des 2 heures, laisse supposer une agressivité plus forte de sa part. On observe également la présence de *T. melanocephalum* et *P. longicornis* lorsque les effectifs de *P. alluaudi* et de *W. auropunctata* sont faibles : il semble que ces espèces profitent du conflit des dominantes, car elles disparaissent quand

l'abondance de *Wasmannia* augmente, probablement à cause de ses agressions.

Les graphiques 5 et 6 montrent les successions et les remplacements en présence de *P. alluaudi*. Même des espèces agressives comme *M. floricola* ne parviennent pas à concurrencer de *P. alluaudi*, qui est capable de se maintenir sur l'appât et de le dominer tout au long des 2 heures.

Agressivité.

Des agressions et des combats ont été observés lors de certains relevés (Tableau 6.7).

L'espèce qui présente le plus souvent un comportement agressif est *W. auropunctata*. Elle mord et tire une antenne ou une patte de l'adversaire et elle s'y accroche même si ce dernier bat en retraite. Parfois, 2 ouvrières attaquent la même fourmi. Souvent, une ouvrière de *Wasmannia* grimpe sur l'adversaire et le pique.

La seconde espèce la plus agressive est *M. floricola* et il n'est pas rare d'observer une ouvrière dressant son abdomen au moindre contact avec une autre espèce. Elle initie presque toujours le combat, approche l'autre fourmi par derrière, se retourne et la pique.

P. alluaudi est la troisième fourmi agressive mais elle a le dessous dans la majorité des combats contre *Wasmannia*.

B. obscurior et *P. vaga* n'ont été qu'occasionnellement observées en train de combattre. Ces fourmis semblent éviter l'affrontement et elles n'attaquent que des espèces peu agressives comme *O. simillimus* ou *P. longicornis*, dont elles mordent une patte ou une antenne.

Aucune initiative d'attaque n'a été observée pour les autres espèces recensées sur les appâts.

Tableau 6.7. Récapitulatif des agressions observées (agresseur : espèce qui a initié l'attaque ; agressé : espèce qui a subi l'attaque).

Agresseur	<i>Wa</i>	<i>Mf</i>	<i>Pa</i>	<i>Pv</i>	<i>Bo</i>
	19 fois <i>Pv</i> (*)	2 fois <i>Bo</i>	1 fois <i>Pv</i>	2 fois <i>Os</i>	1 fois <i>Te</i>
Agressé	2 fois <i>Pa</i>	1 fois <i>Pl</i>	1 fois <i>Te</i>		1 fois <i>Pl</i>
	1 fois <i>Car</i>	1 fois <i>Poly</i>	1 fois <i>Mf</i>		
		1 fois <i>Os</i>			
		1 fois <i>Pv</i>			
		1 fois <i>Pa</i>			
Nombre total d'agressions	22	7	3	2	2

(*) : 14 des 19 attaques ont été observées sur des appâts à l'huile.

Associations et exclusions d'espèces.

Des analyses factorielles des correspondances ont été faites sur les classes d'abondance relevées lors du 5^e passage, pour les périodes « matin » et « apmidi ». Les résultats soulignent sans surprise l'opposition de *Wasmannia auropunctata* et des autres espèces et celle des appâts qu'elle exploite avec l'ensemble des autres appâts. *P. alluaudi* et *M. floricola* sont aussi régulièrement opposées. L'ensemble des données des appâts montre que *B. obscurior* et *C. emeryi* peuvent partager les mêmes aires de fourragement, et que *P. vaga* et *B. obscurior* peuvent fourrager en présence d'effectifs réduits de *Wasmannia*.

Discussion

Puisque les 3 stations retenues ont été choisies en forêt, au contact de zones où l'observation laissait supposer une interférence entre *Wasmannia* et les autres espèces, et que l'emplacement choisi pour les appâts vise une faune qui fourrage dans la litière et au sol, les dispositifs ne représentent pas la totalité des situations possibles à Tiéa. Le choix de l'appât (chair de thon) correspond à un type standard, mais il influe sur la réaction des espèces qui, en fonction de leurs préférences pour certaines ressources (lipides, protéines, sucres, proies vivantes, etc.), vont les défendre plus ou moins intensément. La rareté de *R. fulgens* sur les appâts (comme celle de *O. simillimus*, pourtant commun à Tiéa) peut être expliquée par un comportement essentiellement prédateur (*O. simillimus* est connu comme prédateur de collemboles). De même, *P. guerini* est surtout nectarivore. Des biais dans les abondances peuvent aussi être introduits par la présence aléatoire de nids à proximité des points où sont posés les appâts, mais le nombre important d'appâts offerts devrait les atténuer.

En l'absence de l'envahisseur, ou dans le cadre encore mal cerné des zones de coexistence avec des *Wasmannia* en faible nombre, les autres espèces peuvent se succéder dans l'exploitation des appâts, selon des schémas différents qui permettent de les ranger dans les catégories définies par Wilson (1971, cité par Hölldobler & Wilson, 1990): *P. longicornis* et *T. melanocephalum* dans les « opportunistes », la discrète *C. emeryi* dans les « insinuateurs », les agressifs *B. obscurior* et *M. floricola* dans les « extirpateurs », tout comme *W. auropunctata* et *P. alluaudi* qui manifestent en outre les caractères ultra compétitifs des « tramp species », les espèces vagabondes que l'activité de l'homme répand dangereusement.

La présence de *W. auropunctata* a un effet dépresseur sensible sur les autres espèces présentes de la myrmécofaune. Leur occurrence est alors sporadique, leur abondance plus faible et leur comportement de fourrageage modifié. La présence de *Wasmannia* semble réduire la probabilité pour les autres espèces de localiser les appâts et, surtout, la possibilité de recruter de façon importante. Il est rare que les fourrageurs de ces espèces se maintiennent longtemps sur l'appât quand *Wasmannia* y est présente et elles semblent l'éviter plutôt que d'engager un combat.

Dans toutes les zones où *Wasmannia* est présente en nombre, cette situation aboutit à une monopolisation des appâts par l'envahisseur et à l'exclusion complète des autres espèces de fourmis. Son agressivité extrême, sa capacité à recruter vite et en masse, son fourrageage en continu (même sous la pluie) sont des facteurs clés de sa compétitivité. L'observation d'amas d'ouvrières de *Wasmannia* sous le support aluminium des appâts peut être d'ailleurs (hypothétiquement) interprété comme la manifestation d'une aptitude à rapprocher une partie des « nids » d'une ressource localisée, capacité qui accroît sa capacité à la dominer durablement.

W. auropunctata possède en fait une caractéristique peu commune chez les fourmis, celle de ne pas montrer de corrélation négative entre capacité à localiser les ressources et capacité à les dominer (le « trade off » selon Fellers 1987). A Tiéa, *P. alluaudi* seule montre la même caractéristique. L'existence d'aires de prospection juxtaposées, dans lesquelles l'une ou l'autre espèce domine, pourrait être due à des différences écologiques existant à courte distance, en relation avec un microclimat modifié par l'ouverture du milieu). Mais la vérification de cette hypothèse demande une étude particulière.

Bibliographie

- Fellers JH, 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology* 68:1466-1478.
- Hölldobler B, Wilson EO, 1990. *The ants*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Perfecto I, Vandermeer J, 1996. Microclimatic changes and the indirect loss of ant diversity in a tropical agroecosystem. *Oecologia* 108:577-582.
- Tennant LE, 1994. The Ecology of *Wasmannia auropunctata* in primary propical rainforest in Costa Rica and Panama. In: *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species* (Williams DF, ed). Boulder, CO. 332 p.: Westview Press; 80-90.

Mécanisme de l'éviction des autres espèces : vérification de l'hypothèse des substances répulsives

Julien Le Breton, Jean Chazeau & Hervé Jourdan

La monopolisation des ressources alimentaires est un des facteurs du succès des « tramp species » dans la conquête des milieux. L'utilisation de substances répulsives fait partie des armes dont ces espèces peuvent faire usage dans ce but. Howard & al. (1982) ont montré que les glandes mandibulaires d'une ouvrière de *Wasmannia auropunctata* contiennent une alkylpyrazine qui, lorsque l'individu est dérangé, attire les fourrageuses de son nid ; cette substance a, au contraire, un effet répulsif sur les ouvrières de *Monomorium minimum*.

Des expériences de terrain ont été faites pour établir si les ouvrières de *W. auropunctata* utilisent de tels composés répulsifs, à l'encontre des fourmis natives avec lesquelles elles entrent en compétition en Nouvelle-Calédonie.

Matériel et méthodes

L'étude a été faite la forêt dense humide du Parc Provincial de la Rivière Bleue, Province Sud, dans une zone partiellement envahie par *W. auropunctata*. L'hypothèse d'un effet répulsif généré par les fourrageuses de *W. auropunctata* a été testé sur les terrain en évaluant les variations dans le recrutement des espèces natives.

On a comparé le comportement de recrutement de ces espèces sur des appâts traités (T) et témoins (C). Les appâts sont des disques de coton (diamètre : 10 mm ; hauteur : 2 mm) imprégnés d'huile de soja et placés sur des disques de matière plastique (diamètre : 40 mm). L'huile de soja est très attractive pour les ouvrières de *W. auropunctata* (Spencer 1941, Williams & Whelan 1992). Cet appât ne permet pas d'échantillonner toute la myrmécophage, mais il attire les espèces qui fourragent sur un large spectre de ressources et qui ont donc le plus de chances d'interférer avec l'envahisseur.

Les appâts du groupe traité (T) sont obtenus en plaçant 20 appâts dans la zone envahie par *Wasmannia*, en attendant que les fourrageuses qui découvrent l'appât aient recruté environ 200 ouvrières (approximativement 45 minutes), puis en les relevant et en retirant toutes les ouvrières. Immédiatement après cette opération, ces appâts sont disposés en ligne dans la zone de forêt non envahie, à des intervalles de 5 m. Les appâts du groupe témoin (C), qui ne sont jamais en contact avec des ouvrières de *W. auropunctata*, sont disposés de la même manière sur une ligne parallèle distante de 5 m. Chaque appât est contrôlé après 30 minutes et après 60 minutes et le nombre de fourrageuses de chaque espèce présente sur chacun des 40 appâts est noté.

L'expérience a été répétée 9 fois, pour un total de 360 appâts. Les nombres d'ouvrières recrutées sur les appâts témoins et sur les appâts traités ont été comparés pour chaque espèce par un test non paramétrique *U* de Mann-Whitney. Un test non paramétrique de Wilcoxon sur les rangs (test des signes) a été utilisé pour analyser les différences entre les nombres d'appâts occupés par chaque espèce. Les calculs ont été faits au moyen du logiciel SigmaStat®.

Résultats

Les fourrageuses de 10 espèces de fourmis natives ont été observées sur les appâts, mais 8 espèces seulement sont assez fréquentes pour pouvoir être incluses dans une analyse statistique (Tableau 6.8). *Rhytidoponera numeensis* appartient à la sous-famille des Ponerinae et les espèces des genres *Lordomyrma*, *Monomorium* et *Pheidole* sont des Myrmicinae. Compte tenu de l'état fragmentaire des connaissances taxonomiques sur la myrmécophage calédonienne, les espèces qui n'ont pu être identifiées se sont vues attribuer une lettre de code. Les ouvrières des 2 *Pheidole* recensées étant difficiles à distinguer sur le terrain, leurs effectifs ont été réunis.

Tableau 6.8. Attraction des fourrageuses des espèces natives sur les appâts après 30 et 60 minutes. N = nombre d'appâts témoins (C) et traités (T) occupés par les fourrageuses de chaque espèce. Les nombres moyens de fourrageuses attirées sont comparés par un test de Mann-Whitney.

Espèce		30 minutes				60 minutes			
		N	Moyenne ± ET	T	P	N	Moyenne ± ET	T	P
<i>Lordomyrma sp. A</i>	C	9	4,4 ± 1,0			21	8,5 ± 1,7		
	T	12	4,6 ± 1,2	101,0	0,915	16	7,9 ± 1,4	304,0	0,988
<i>Lordomyrma sp. B</i>	C	3	3,7 ± 2,7	-	-	8	10,3 ± 2,0		
	T	0	-	-	-	11	7,9 ± 2,1	88,5	0,509
<i>Lordomyrma caledonica</i>	C	8	11,3 ± 3,4			11	11,4 ± 2,8		
	T	7	9,1 ± 3,0	54,0	0,867	10	15,0 ± 1,6	134,0	0,098
<i>Lordomyrma forcipatum</i>	C	4	17,3 ± 4,6			5	21,2 ± 8,9		
	T	10	14,9 ± 2,2	33,0	0,724	10	19,3 ± 3,3	39,0	0,951
<i>Monomorium longipes</i>	C	3	17,3 ± 6,4			5	12,4 ± 3,6		
	T	3	6,3 ± 3,5	7,5	0,200	6	10,0 ± 1,8	31,5	0,784
<i>Pheidole sp.</i>	C	36	46,3 ± 5,5			35	51,9 ± 6,3		
	T	37	45,6 ± 5,1	1310,5	0,817	37	50,5 ± 5,9	1284,0	0,946
<i>Rhytidoponera numeensis</i>	C	15	1,6 ± 0,2			15	2,1 ± 0,3		
	T	15	1,9 ± 0,5	217,5	0,546	12	2,2 ± 0,3	171,5	0,883

Après 30 minutes, 78 des 180 appâts témoins (43,3%) et 81 des 180 appâts traités (45%) sont occupés par des fourrageuses. Il n'y a pas de différence significative dans l'occupation des appâts. Après 60 minutes, des fourrageuses sont observées sur 100 appâts témoins (55,5%) et sur 102 appâts traités (56,6%), cette différence n'étant toujours pas significative (Tableau 6.8). Les nombres de pièges témoins et traités occupés lors des 2 contrôles successifs ne diffèrent pas significativement.

Pour chaque espèce présente, les nombres des fourrageuses présentes sur les appâts traités et sur les appâts témoins ne diffèrent pas après 30 minutes (Figure 6.1 et Tableau 6.8). Les fourrageuses solitaires de *R. numeensis* ne sont représentées que par quelques individus, tandis que les fourrageuses de *Pheidole*, qui recrutent en masse, sont présentes en grand nombre. Les fourrageuses de *Monomorium longipes* et celles des différentes espèces de *Lordomyrma* occupent une place intermédiaire. On n'a pas observé de différences significatives entre les nombres de fourrageuses recrutées par chaque espèce après 60 minutes (Tableau 6.8).

Discussion

Dans l'étude faite d'Howard & al. (1992), des morceaux de larves de mouches traités à l'alkylpyrazine ont été moins souvent acceptés par *Monomorium minimum* que des morceaux traités seulement à l'acétone, cette différence étant significative. Les auteurs ont donc suggéré que *W. auropunctata* fait usage d'armes de défense chimiques dans les rencontres interspécifiques, utilisant peut-être comme répulsif la sécrétion de ses glandes mandibulaires. Ils ont aussi observé que des quantités substantielles

d'acides gras libres sont présentes dans des extraits de la tête et des glandes mandibulaires de *W. auropunctata*. Ces composés forment des sels faibles non volatiles avec la 2,5-diméthyl-3-isopentylpyrazine.

C'est pourquoi on pensait observer l'existence d'un effet répulsif efficace après 30 et 60 minutes. Mais, les résultats de la présente étude montrent que des appâts à l'huile de soja, exploités par de nombreuses ouvrières de *W. auropunctata* 30 minutes auparavant, sont tout aussi attractifs pour les fourrageuses des espèces natives que les mêmes appâts non exploités. Il est possible que les fourrageuses de *W. auropunctata* ne déposent pas de substances répulsives efficaces contre les espèces testées de cette forêt pluviale néo-calédonienne, ou bien que ces substances (répulsives ou de marquage territorial) soient déposées, mais ne soient plus efficaces après 30 minutes pour repousser les fourrageuses des espèces testées.

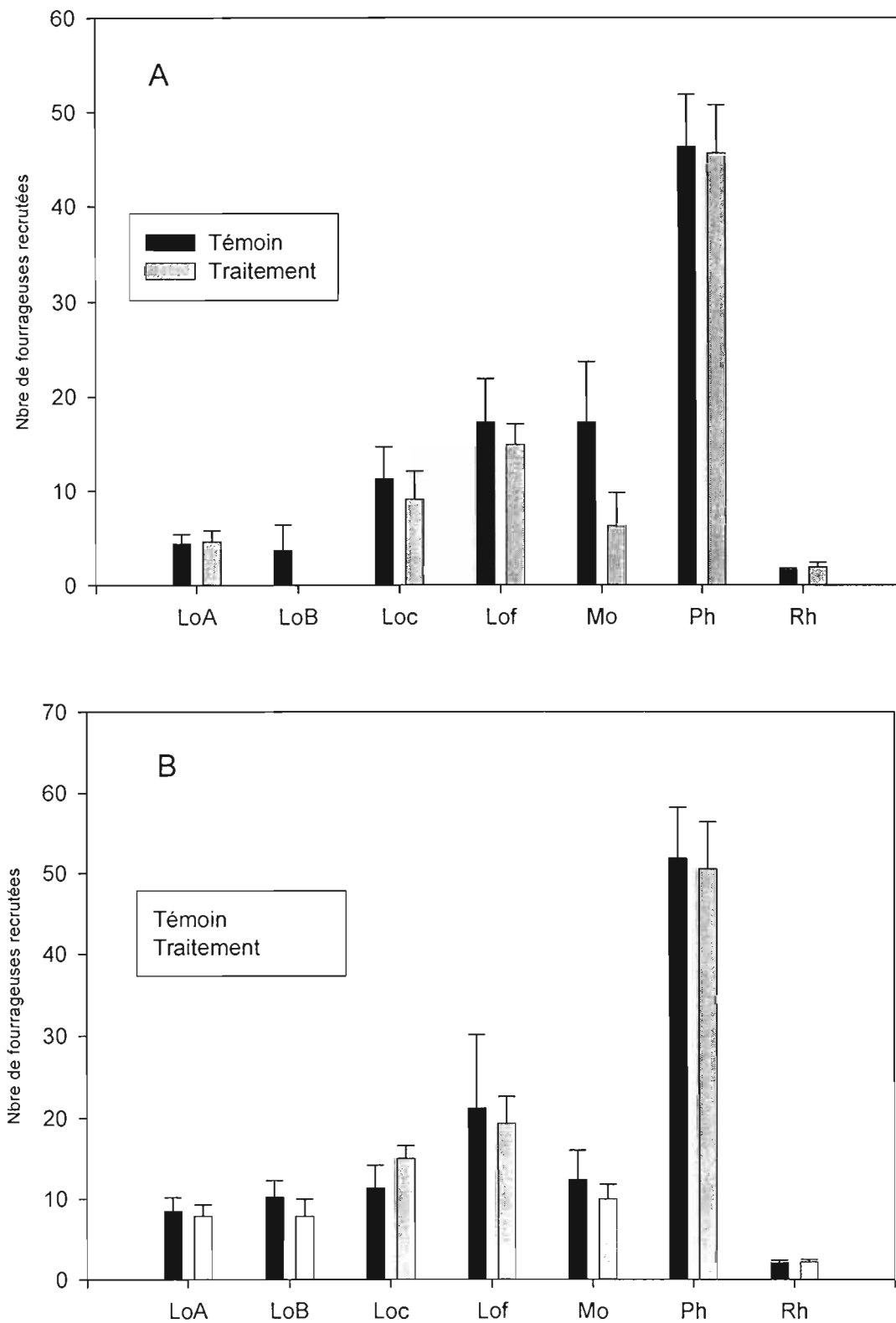
Ces résultats indiquent que le succès de *W. auropunctata* dans la monopolisation des ressources alimentaires est dû principalement à des interactions directes avec les fourrageuses des autres espèces. Un ensemble de caractéristiques individuelles et collectives sont nécessaires pour expliquer le succès lors des rencontres sur les appâts. Sur l'île de Santa Cruz aux Galápagos (Clark & al. 1982) comme au Costa Rica (Mc Glynn & Kirksey 2000), *W. auropunctata* s'avère capable de mobiliser un grand nombre d'ouvrières dans ces circonstances. Cette capacité, alliée à son succès dans la plupart des rencontres un-contre-un (Le Breton & al. en préparation ; voir ci-dessous) permet la monopolisation des appâts sans le recours à des répulsifs dans les conditions de terrain de la Nouvelle-Calédonie, ce qui n'est peut-être pas le cas dans sa zone d'origine.

Bibliographie

- Clark DB, Guayasamín C, Pazmiño O, Donoso C, Páez de Villacís Y, 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica* 14:196-207.
- Howard DF, Blum MS, Jones TH, Tomalski MD, 1982. Behavioral responses to an alkylpyrazine from the mandibular gland of the ant *Wasmannia auropunctata*. *Insect. Soc.* 29:369-374.
- Jourdan H, 1997. Threats on Pacific islands: the spread of the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae). *Pac. Cons. Biol.* 3:61-64.
- Le Breton J, Chazeau J & Dejean A 2002. Field experiments to assess the use of repellent substances by *Wasmannia auropunctata* (Formicidae : Myrmicinae) during food exploitation. *Sociobiology*, 40 (2):1-6.
- McGlynn TP, Kirksey SE 2000. The effect of food presentation and microhabitat upon resource monopoly in a ground-foraging ant (Hymenoptera : Formicidae) community. *Revista de Biología tropical*, 48:629-642.
- Spencer H, 1941. The small fire ant *Wasmannia* in citrus groves - A preliminary report. *Florida Entomol.* 24:6-14.
- Williams DF, Whelan PM, 1992. Bait attraction of the introduced pest ant, *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae) in the Galapagos Islands. *J. Entomol. Sci.* 27:29-34.

Figure 6.1. Nombres de fourrageuses recrutées (moyenne \pm ET) sur les appâts témoins et traités après 30' (A) et après 60' (B).

LoA et LoB = *Lordomyrma* spp. A & B. Loc = *Lordomyrma caledonica*. Lof = *Lordomyrma forcipatum*
 Mo = *Monomorium longipes*. Ph = *Pheidole* spp. Rh = *Rhytidoponera numeensis*.



7 - Nuisance de *Wasmannia* : les perturbations induites et leur perception par l'homme

La nuisance liée à la présence de *Wasmannia auropunctata* prend des formes variées, qui dépassent largement ce que l'on attendait d'une espèce de taille modeste, dont les capacités propres de déplacement sont limitées. Son interférence avec les intérêts de l'Homme et les perturbations qu'elle induit suscitent souvent un discours confus, qu'il faut soigneusement analyser pour tenter d'évaluer « objectivement » l'impact de l'envahisseur dans ce domaine. Cette approche n'est pas la plus simple, parmi toutes celles qui visent à la connaissance de l'espèce.

Perturbations des activités humaines induites par Wasmannia auropunctata

Hervé Jourdan & Jean Chazeau

Perturbations économiques :

Il est constaté depuis longtemps que le maraîchage, l'arboriculture, la caféiculture ou les travaux agricoles (cueillette) peuvent être fortement perturbés par *Wasmannia auropunctata* (Spencer 1941). En Nouvelle-Calédonie, la désaffection pour la caféiculture est souvent imputée à l'invasion du territoire par la fourmi électrique (Deloumeau 1995). “ Les tribus de la Côte Ouest ont déjà commencé à subir les effets néfastes de l'introduction des pinus : cet arbre a produit des milliers de petites fourmis, qui donnent la gale et détruisent les plantations de café. Attaqué par ces fourmis, on ne peut avoir d'autre défense que de se jeter à l'eau. Mais pour sauver le café, il n'y a rien à faire : à cause des fourmis des pinus, les gens ont été contraints d'abandonner leurs anciennes cultures qui assuraient leurs revenus. ” (Propos d'un mélanésien in Kohler 1984).

Des témoignages locaux font état de conséquences sur l'élevage : prédation sur de jeunes lapereaux et poulets, exclusion du bétail de certaines aires de pâturages envahies, cécité de chats et de chiens domestiques par keratites résultante de piqûres répétées. Ce dernier phénomène, qui suscite souvent le scepticisme des milieux vétérinaires qui n'y sont pas directement confrontés, est également observé et rapporté par Wetterer (1997) aux Iles Salomon. En l'absence d'enquête zootechnique ou vétérinaire, il est difficile d'évaluer l'importance de la nuisance en ce domaine. Mais, en Nouvelle-Calédonie, elle est commune dans les tribus de la chaîne et dépasse donc largement l'anecdote. On remarque que des atteintes similaires ont été décrites cliniquement (ulcérations de la conjonctive) aux Etats-Unis sur des veaux, en réponse à la piqûre de la fourmi envahissante *Solenopsis invicta* (Joyce 1983 in Jemal & Hugh-Jones 1993).

L'invasion a, ou aura à terme, un impact sur le tourisme, puisque l'Homme a tendance à éviter les sites les plus envahis. Lorsque ces sites sont aménagés à des fins touristiques, la désaffection du public et la perte d'usage des infrastructures peuvent se solder par un coût économique important.

Accessoirement, *W. auropunctata* peut perturber des installations électriques, à l'image de ce qui a déjà été observé avec *Solenopsis invicta* aux Etats-Unis (Vinson & Mc Kay 1990), *Lasius emarginatus* et *Lasius niger* en France (Jolivet 1986, Passera comm. pers.) ou *Technomyrmex albipes* en Nouvelle-Zélande (Little 1984). En Nouvelle-Calédonie, on a signalé l'accumulation de fourmis dans des transformateurs, relais téléphoniques ou boîtiers de connexion (arrosage automatique), ce qui peut provoquer des courts-circuits (Hannecart comm. pers.). On ignore encore la part du hasard et celle d'une attractivité particulière des dispositifs, mais les fourmis pourraient être attirées par les champs électro-magnétiques (Vinson & Mc Kay 1990).

Problèmes d'hygiène publique

W. auropunctata pénètre facilement dans les maisons et peut y établir ses nids (Spencer 1941, Klotz et al. 1995). Une étude locale, dans le sud de l'Etat brésilien de Bahia, a montré que 12% des habitations sont infestées (Delabie & al. 1995). Elle serait particulièrement attirée par des aliments gras, voire le linge sale (Spencer 1941, Fernald 1947, Smith 1965). Elle pourrait aussi poser des problèmes de

contamination en milieu hospitalier, du fait de sa capacité à envahir ce type d'infrastructures, comme cela est observé au Brésil où elle semble n'être pas contrôlable par les pesticides classiquement utilisés dans ce type de situation (Fowler & al. 1993, Bueno & Fowler 1994). L'incidence sanitaire de la contamination par des fourmis est cependant controversée (Passera comm. pers.). En Nouvelle-Calédonie, elle pose des problèmes en habitat traditionnel mélanésien où elle est capable d'établir des nids dans les murs ou dans les toitures, en particulier les toits de paille.

Sa piqûre très irritante pose un problème sanitaire direct : la réaction cutanée peut durer plusieurs jours, avec des démangeaisons plus ou moins intenses. Des phénomènes allergiques ont été signalés chez certains sujets (hypersensibilisation à la piqûre : Spencer 1941, Cochereau comm. pers.). L'expérience calédonienne indique qu'ils n'atteignent jamais la gravité observée pour *S. invicta* aux Etats-Unis (Jemal & Hugh-Jones 1993, Vinson 1997), gravité qui peut nécessiter l'hospitalisation de la victime.

Tableau 7.1. Homoptères associés à *Wasmannia auropunctata* (d'après Jourdan 1999)

Homoptères	Plante hôte	Région	Références s
Aphidae : <i>Aphis gossypii</i>	Cotonnier (<i>Gossypium sp.</i>)	Rép. Dominicaine	<i>Menozzi et Russo (1931)</i>
Coccidae : <i>Pseudococcus sp.</i>	<i>Inga vera</i> en caferais		
Coccidae : <i>Saissetia sp.</i>		Cameroun	<i>Bruneau de Miré (1969)</i>
Psylloidea : <i>Mesohomotoma sp.</i>			<i>Grimaldi (in B.de Miré 1969)</i>
Psylloidea : <i>Phacopteron sp.</i>	Okoumé (<i>Aucoumea klaineana</i>)		
Coccidae : <i>Pseudococcus spp.</i>	Cacao (<i>Theobroma sp.</i>)		<i>Muller et al. (1970)</i>
Fulgoroidea : <i>Tarophagus proserpina</i>	Taro (<i>Colocasia spp.</i>)	Wallis & Futuna	<i>Gutierrez (1981)</i>
Aphidae : <i>Toxoptera citricida</i>	Citronnier (<i>Citrus spp.</i>)	Porto Rico	<i>Michaud (1998)</i>
Aphidae : <i>Toxoptera aurentii</i>	Agrumes	Floride	<i>Nielsson et al. (1971)</i>
Coccidae : <i>Planococcus citri</i>	Cacao (<i>Theobroma sp.</i>)	Brésil	<i>Delabie et al. (1994)</i>
	Agrumes (<i>Citrus spp.</i>)	Floride	<i>Spencer (1941)</i>
	Café (<i>Coffea sp.</i>)	Porto Rico	<i>Smith (1936)</i>
Coccidae : <i>Cerastoplastes ceriferus</i> , <i>C. rubens</i>	Manguier (<i>Mangifera indica</i>), Jamelonier (<i>Syzygium lateriflorum</i>), Niaouli (<i>Melaleuca quinquenervia</i>), "Acajou" (<i>Semecarpus atra</i>), <i>Pinus Caraibea</i> , <i>Citrus spp.</i>	Nlle-Calédonie	<i>Cochereau (com. pers.)</i>
<i>Coccus viridis</i> , <i>C. elongatus</i>	<i>Citrus spp.</i> , Frangipanier (<i>Plumeria alba</i>), <i>Coffea spp.</i>		
<i>Pulvinaria psidi</i> , <i>Pulvinaria sp.</i>	<i>Citrus spp.</i> , Frangipanier (<i>P. alba</i>), <i>Coffea spp.</i> , Goyavier (<i>Psidium guajava</i>), <i>Citrus spp.</i> , Frangipanier (<i>P. alba</i>), <i>Coffea spp.</i>		
<i>Saissetia nigra</i> , <i>Saissetia hemisphaerica</i>			
Aphidae : <i>Aphis sp.</i>	Manguier (<i>M. indica</i>)		<i>Chazeau et al. (1997)</i>
Psyllidae : sp. indé.	<i>Acacia spirorbis</i>		

Autres perturbations induites

En Nouvelle-Calédonie comme ailleurs, *W. auropunctata* entretient des relations mutualistes avec plusieurs homoptères (Tableau 7.1). Ce mutualisme génère des problèmes phytosanitaires dont la manifestation peut être spectaculaire, puisque les dégâts d'homoptères sur les cultures sont accrus par la protection des fourmis. On observe fréquemment, particulièrement en savane et en saison sèche, des «explosions» de fumagine qui intéressent de vastes étendues. La surface des feuilles des *Melaleuca* (les « niaoulis ») se couvre du feutrage mycélien noir de l'ascomycète *Meliolia sp.*, qui se développe sur des miellats abondants, conséquence des pullulations de la cochenille *Cerastoplastes rubens*, elle-même mutualiste de *W. auropunctata*. Ce phénomène classique peut être observé ponctuellement pour d'autres homoptères associés avec d'autres fourmis mutualistes. Mais *W. auropunctata*, qui est toujours présente et dominante dans ces situations, est directement impliquée dans cette perturbation du milieu à grande échelle (Jourdan 1999). *Wasmannia* se manifeste aussi à des échelles plus modestes, associée à d'autres cochenilles sur arbres fruitiers (manguiers, frangipaniers, citronniers).

On la remarque fréquemment en plantation familiale, sur les caféiers mal entretenus où elle favorise des pullulations de *Coccus viridis*, qui peuvent conduire à la mort de certains plants.

Wasmannia auropunctata, une espèce auxiliaire ?

L'action de cette petite myrmicine n'est pas toujours jugée néfaste, puisqu'elle se comporte parfois en auxiliaire de lutte biologique et qu'elle peut éliminer certains parasites agricoles. Selon Menozzi & Russo (1931), elle fournirait une protection contre certaines cochenilles en plantations de café en République Dominicaine, et ceci bien qu'elle en élève d'autres. Au Cameroun, les planteurs de cacao de la région de Kribi utilisent *W. auropunctata* comme auxiliaire biologique contre la Miridae *Sahlbergella singularis* et déplacent la fourmi de plantations en plantations (Bruneau de Miré 1969). La protection offerte par *W. auropunctata* à certains *Pseudococcus* pourrait aussi avoir une action indirecte positive contre la pourriture brune des cabosses du cacaoyer (*Phytophthora palmivora*), car des bactéries associées à ces cochenilles seraient antagonistes de l'agent pathogène (Muller & al. 1970). Aux îles Salomon, MacFarlane (in Waterhouse & Norris 1989) signale une prédation efficace contre une autre Miridae (*Amblypelta cocophaga*) sur cocotier. En Martinique et en Guadeloupe, Jaffe & al. (1991) proposent d'utiliser *W. auropunctata* comme auxiliaire contre des charançons du citronnier *Diaprepes sp.* en raison de sa prédation sur les œufs et le premier stade larvaire. Pollard & Persad (1991) proposent de l'utiliser contre le psylle du faux mimosa *Heteropsylla cubana*.

Les relations entretenues par l'espèce avec les psylles sont cependant très variables et la résultante des observations donne une situation passablement ambiguë. Ainsi, en Nouvelle-Calédonie, *W. auropunctata* semble favoriser une espèce inféodée aux Gaïacs (*Acacia spirorbis*) dans les zones sclérophylles (Chazeau & al. 1997). De même, Grimaldi in Bruneau de Miré (1969) fait état de la protection de 2 espèces de psylles sur okoumé et cacao au Cameroun (Tableau 7.1).

Son efficacité d'auxiliaire biologique est d'ailleurs sujette à caution : Souza & al. (1998) estiment que *W. auropunctata* ne permet pas le contrôle des phytophages en plantations de cacao au Brésil, en raison de fluctuations saisonnières de ses effectifs. Sa présence forte en Nouvelle-Calédonie n'a pas enrayé la spectaculaire invasion par *Heteropsylla cubana* à la fin des années 1980 (Chazeau & al. 1990). Enfin, Cochereau & Potiaroa (1995) signalent l'interférence de *W. auropunctata* avec un programme de lutte biologique en plantations de café, par sa prédation (lors de l'émergence des adultes) envers l'hyménoptère auxiliaire *Cephalonomia stephanoderis* qui avait été introduit pour contrôler le scolyte du grain de café *Hypothenemus hampei* en Nouvelle-Calédonie

Si l'on écarte les spéculations qui non pas été suivies d'essais permettant un jugement étayé, le bilan fait donc état de peu de bienfaits et de nombreux méfaits.

Bibliographie

- Bruneau de Miré P, 1969. Une fourmi utilisée au Cameroun dans la lutte contre les Mirides du cacaoyer, *Wasmannia auropunctata* (Roger). *Café, Cacao, Thé* 13 : 209-212.
- Bueno OC, Fowler HG, 1994. Exotic ants and native ant fauna of Brazilian Hospitals: 191-198. In Williams DF (ed.) "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species". Westview Press, Boulder, CO
- Chazeau J, Bonnet de Larbogne L, Potiaroa T, 1997. Diversité faunistique et structure des peuplements d'une forêt sclérophylle et d'une formation dérivée, le fourré à *Acacia spirorbis*. In : "Impact des feux de brousse sur le milieu naturel en Nouvelle-Calédonie", Rap. CORDET- ORSTOM, Nouméa : 1-23.
- Chazeau J, Bouyé E, Bonnet de Larbogne L, 1990. Biological control of the *Leucaena* Psyllid *Heteropsylla cubana* in New Caledonia. *Leucaena Res. Rep.* 11: 9.
- Cochereau P, Potiaroa T, 1995. Caféculture et *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera, Formicidae) en Nouvelle-Calédonie. *Orstom, Nouméa*, 20 p.

- Delabie JHC, Do Nascimento IC, Pacheco P, Casimiro AB, 1995. Community structure of house-infesting ants (Hymenoptera: Formicidae) in southern Bahia, Brazil. *Fla. Entomol.* 78 (2) : 264-270.
- Deloumeau S, 1995. Etude des systèmes de production de café de la Grande-terre (Nouvelle-Calédonie). Mém. fin d'études, ENSA, Toulouse : 125 p.
- Fernald HT, 1947. The little fire ant as a house pest. *J. Econ. Entomol.* 40 (1) : 428.
- Fowler HG, Bueno OC, Sadatsune T, Montelli AC, 1993. Ants as potential vectors of pathogens in hospitals in the state of Sao Paulo, Brazil. *Insect. Sci. Appl.* 14:367-370.
- Jolivet P, 1986. Les fourmis et la télévision. *L'Entomologiste* 42: 321-323.
- Jourdan H, 1999. Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata* (Roger) 1863 (Hymenoptera: Formicidae). Thèse de Doctorat, Univ. Paul Sabatier, Toulouse. 376 p.
- Jemal ., Hugh-Jones M, 1993. A review of the red imported fire ant (*Solenopsis invicta* Buren) and its impacts on plant, animal and human health. *Prevent. Vet. Med.* 17 : 19-32.
- Klotz JH, Mangold JR, Vail KM, Davis LR Jr, Patterson RS, 1995. A survey of the urban pest ants (Hymenoptera: Formicidae) of Peninsular Florida. *Fla. Entomol.* 78 (1) : 109-118.
- Kohler JM, 1984. Pour ou contre le Pinus : les Mélanésiens face aux projets de développement. Coll. "Sillon d'igname", Institut Culturel Mélanésien (Ed.), Nouméa : 130 p.
- Little ECS, 1984. Ants in electric switches: Note. *N.Z. Entomol.* 8 : 47.
- Menozzi C, Russo G, 1929-31. Contributo alla conoscenza della mirmecofauna della Repubblica Dominicana (Antille). *Boll. Lab. Zool. Gen. Agr., Portici* 24 : 148-173.
- Muller RA, Bruneau de Miré P, Blaha G, 1970. Projet de programme de travail conjoint du laboratoire de phytopathologie et du laboratoire d'entomologie sur les relations entre la pourriture brune des cabosses du cacaoyer (*Phytophthora palmivora*) et les cochenilles associées aux fourmis *Wasmannia* dans la région de Kribi. IFCC, Yaoundé, 5 p.
- Pollard GV, Persad AB, 1991. Some ant predators of insect pests of the crops in the caribbean with particular reference to the interactions of *Wasmannia auropunctata* and the *Leucaena psyllid* *Heteropsylla cubana* : 391-403. *In* Pavis C, Kermarrec A. (eds) "Rencontres Caraïbes en lutte biologique", Paris, Coll. INRA (58).
- Smith MR, 1965. House infesting ants of the eastern United States. Their recognition, biology and economic importance. *USDA Tech. Bull.* 1326, 105 p.
- Spencer H, 1941. The small fire ant *Wasmannia* in citrus groves a preliminary report. *Fla Entomol.* 24 (1) : 6-14.
- Vinson SB, MacKay WP, 1990. Effects of the fire ant, *Solenopsis invicta*, on electrical circuits and equipment : 497-503. *In* Vander Meer RK, Jaffe K., Cedeno A. (eds.) "Applied Myrmecology: a world perspective". Westview Press Boulder, CO..
- Vinson SB, 1997. Invasion of the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae). *Am. Entomol.* : 23-39.
- Waterhouse DF, Norris KP, 1989. Biological control: Pacific prospects supplement 1. *ACIAR Monographs* 12, ACIAR, Canberra, 125 p.
- Wetterer JK, 1997. Alien ants of the Pacific islands. *Aliens* (3) : 3-4.

Nuisance perçue par l'Homme

Nora Mairouch, Hervé Jourdan & Jean Chazeau

En Nouvelle-Calédonie, les pouvoirs publics comme les particuliers témoignent volontiers de la gêne que la « fourmi électrique » *Wasmannia auropunctata* occasionne aux activités quotidiennes, aux travaux des champs ou aux loisirs. L'engagement collectif dans la lutte contre cette peste a cependant été tardif et, pour la génération des moins de 20 ans, elle fait en quelque sorte partie du paysage. On a donc cherché à évaluer plus précisément la place que cette nuisance occupe aujourd'hui dans la vie et dans l'esprit des populations.

Problématique

La recherche s'intéresse à la perception d'un phénomène d'invasion biologique par des populations océaniques, à travers l'étude des nuisances induites par *Wasmannia auropunctata* et d'autres espèces de Formicidae introduites qui interfèrent avec l'Homme en Nouvelle-Calédonie. Elle s'inscrit dans une démarche pluridisciplinaire, qui allie les approches écologique et sociale.

Cadre général

Les terrains retenus pour l'étude sont de deux types : les squats et les zones rurales. Les squats transposent dans la ville le mode de vie rurale traditionnelle. Il s'y pratique une agriculture vivrière très importante pour la population qui y réside, dont les revenus sont modestes (Dussy 1998). Les populations rurales mélanésiennes sont affectées au quotidien par ce fléau (Chazeau & al. 2000) et l'intérêt porté au problème par la municipalité de Thio a rendu possible ce travail.

L'approche écologique comprend l'inventaire objectif de la myrmécofaune native et introduite, présente au niveau des habitations et des jardins vivriers et qui interfère au quotidien avec les populations. Cet inventaire doit apporter des informations sur les modalités du partage de l'espace et des ressources par différentes espèces de fourmis pionnières ou natives. L'évaluation objective des nuisances subies par la population est faite en estimant les intensités d'infestation et les dégâts phytosanitaires induits par ces envahisseurs dans les jardins vivriers.

L'approche sociologique a pour but de rendre compte d'une perception vécue, quotidienne, du phénomène d'invasion, en élargissant l'observation à toutes les zones de l'espace, à savoir les zones habitées (habitations entourées des jardins vivriers), les champs de culture et la « brousse », c'est-à-dire le milieu naturel, anthropisé ou non.

Les jardins vivriers sont occupés, de la même manière que les champs, par des cultures à vocation d'autoconsommation ou utilisées lors des échanges coutumiers. Les champs sont également désignés par le terme de « plantations » et produisent des récoltes annuelles, tandis que les produits du jardin vivrier sont consommés quotidiennement. Le jardin vivrier abrite dans un même espace un ensemble plus diversifié d'espèces végétales que les champs, dans lesquels on observe l'association de trois ou quatre espèces végétales tout au plus.

L'étude s'est particulièrement intéressée à 3 espèces de « tramps », fourmis vagabondes déplacées par l'homme et colonisatrices très performantes :

1) *Wasmannia auropunctata*, la « fourmi électrique ».

2) *Pheidole megacephala*, la « fourmi à grosse tête ». Elle appartient à la sous-famille des myrmicinae. Cette myrmicine originaire d'Afrique développe un fort mutualisme avec les homoptères. Elle installe ses nids au niveau des racines des arbres et elle est capable de creuser l'écorce, facilitant la transmission de maladies phytosanitaires. A Hawaï, elle pose de gros problèmes aux productions d'ananas. (Jahn et Beardsley 1994).

3) *Anoplolepis gracilipes*. Cette formicine est la « yellow crazy ant » des anglo-saxons (du fait de ses mouvements erratiques), appelée communément « fourmi 4x4 » en Nouvelle-Calédonie.

Au plan écologique, ces trois espèces induisent des nuisances de même nature. Mais *P. megacephala* et *A. gracilipes* ne piquent pas l'homme ou les animaux domestiques. Elles semblent bénéficier d'une perception par la population différente de celle de *W. auropunctata*, dont le pouvoir envahissant est immédiatement remarqué du fait de sa piqûre. Dans le discours général, *P. megacephala*, semble même bénéficier d'une perception positive, car l'idée selon laquelle elle est une antagoniste potentielle de *W. auropunctata* est largement répandue. Quant à *A. gracilipes*, elle semble beaucoup moins remarquée par les populations.

Perception du phénomène invasif

Pour analyser une perception, il faut déterminer ce qui vient de l'objet qui est reçu par le sujet, ce que le sujet prend dans l'objet et ce qu'il y ajoute. Dans cette étude, les objets sont les espèces de fourmis vagabondes. Quels sont les éléments de ces objets qui sont perçus par la population mélanésienne ? On peut compartimenter l'espace en le scindant en une zone comprenant les cases d'habitation auxquelles s'annexe le jardin vivrier, ces deux portions de l'espace étant les plus anthropiques ; puis viennent les champs et enfin la brousse qui désigne le milieu « naturel » qui n'est pas exploité de manière agricole. Il s'agit de définir quand et comment le lien entre les causes (présence des espèces de fourmis) et les effets (association avec les homoptères parasites, fumagine, nuisances diverses) sont perçus par la population.

L'étude entreprise pose donc sur les questions suivantes :

- La perception des fourmis envahissantes varie-t-elle suivant la portion de l'espace considéré ? Existe-t-il une gradation dans l'intensité de la perception ou simplement une différence ? Dans quelle portion de l'espace et au cours de quelle activité les résidents se trouvent-ils le plus gênés par la présence des fourmis envahissantes ? A quel degré d'envahissement ou de nuisance prennent-ils conscience que l'envahisseur est un fléau ?
- Quels sont les critères utilisés respectivement par les scientifiques et les populations en interférence avec les fourmis envahissantes pour considérer une espèce comme effectivement nuisible ?
- Dans quelle mesure la biodiversité constitue-t-elle une valeur, une priorité ? La perception de l'environnement par les populations est-elle seulement utilitaire ? Comment pensent-elles les notions d'écosystème et de biodiversité, qui sont des concepts scientifiques ?

Contextes sociaux de l'étude

Les tribus mélanésiennes

L'organisation sociale

Il existe huit aires coutumières en Nouvelle-Calédonie qui correspondent à huit aires culturelles, directement basées sur les huit langues les plus couramment parlées. Une aire culturelle regroupe plusieurs « pays » kanak, qui se réfèrent à une notion généalogique plutôt que spatiale » (Kasarhérou, 2000). Le « pays » kanak désigne un groupe social en rapport avec un clan fondateur, lié au terroir d'origine qui donne son nom au groupe.

La société traditionnelle est une société à chefferie. Elle s'organise en communautés, les tribus, chacune ayant à sa tête un « petit chef ». Plusieurs clans cohabitent dans un même espace appartenant à la tribu et chacun d'entre eux possède sa propre position spatiale et sociale. Le clan, qui est l'élément de base de l'organisation sociale, regroupe des lignages « formellement apparentés par référence à un même terroir d'origine, à un même itinéraire, à un même ancêtre. » (Godin 1990). Chaque clan a son propre mythe générateur, qui est un récit à caractère légendaire sur l'origine d'un clan (Guiart & Tjibaou 1976) et son totem, un élément du monde naturel considéré comme un dieu, de la même manière que les ancêtres (Bensa 1990).

La structuration sociale dépend du contrôle spatial que le groupe exerce sur la terre. L'appropriation de l'espace passe par sa dénomination et par son identification. Chaque lieu, chaque élément du paysage se référant à un épisode de l'histoire des clans, a une connotation affective (Leenhardt 1937). La Grande Case ou « maison des hommes », édifée en hauteur sur un tertre sacré, centralise le pouvoir du clan. Elle se trouve au centre d'un espace sacralisé (Godin, 1990).

En tribu, tous les abris sont ouverts sur l'extérieur. Plusieurs abris appartiennent à la même aire d'habitation, chacun étant spécialisé dans une fonction particulière : un abri pour manger, un autre pour dormir, un autre pour se laver.

La terre sacrée

La terre n'a pas traditionnellement de valeur économique : elle ne peut ni s'acheter, ni se vendre. Les lieux d'origine symbolisant l'identité du groupe ne sont pas négociables. « Les hommes des îles de Mélanésie, et peut être ceux de toute les îles, ...ne portent pas leur regard vers le ciel mais vers la terre. Ils ne sont pas de plaine, mais d'île, non pas d'espace, mais de lieux. Plus qu'ils ne cherchent à planer, leur regard creuse et s'enfonçe. » (Bonnemaison 1986).

Dans la société traditionnelle kanak, la terre est sacrée. Fondement de l'organisation sociale du groupe, elle appartient au premier défricheur, à l'ancêtre fondateur. Ce droit de propriété est transmis de génération en génération. La terre joue également un rôle essentiel dans les activités de subsistance : elle est nourricière. L'espace habité, fertile, est le séjour des vivants. L'espace des morts se localise dans les zones stériles, loin des habitats (Leenhardt 1947).

Les systèmes agraires mélanésiens

Les champs sont occupés par des cultures vivrières. Ces cultures sont destinées à l'autoconsommation ou aux échanges. Le surplus peut être mis en vente sur les marchés mais, traditionnellement, les produits agricoles ne peuvent ni être achetés, ni être vendus (Bensa 1990). Les tubercules constituent les bases traditionnelles de l'alimentation. (Dussy 1998) : l'igname (*Dioscorea sp*) dont le cycle est de 8 mois, le taro (*Colocasia sp, Xanthosoma sp.*) dont le cycle est de 6 à 8 mois, la patate douce (*Ipomea batatas*) dont le cycle est de 4 à 6 mois et le manioc (*Manihot sp*) dont le cycle est de 18 à 24 mois. A ces tubercules sont associés principalement bananiers et cannes à sucre.

Pour les kanak, les plantes sont empreintes d'images et de symboles et chaque plante appartient soit au genre masculin, soit au genre féminin. Les ignames sont des plantes de culture sèche et mâle tandis que les plantes de culture humide, telles que taros, cannes à sucre et bananiers sont femelles (Kasarhérou & al. 1998). La culture de l'igname rythme la vie de la tribu. Seuls ses membres peuvent pénétrer dans les plantations, à fortiori celles abritant les plantes sacrées, l'igname et le taro, qui ont une place à part dans l'espace comme dans la symbolique : leurs champs sont installés à part.

Le couple assure le travail des parcelles. Toutes les opérations agricoles, bêchage, semis ou plantation, désherbage et récolte, se font manuellement. Les outils de culture les plus courants sont le sabre d'abattis et la barre à mine, utilisée comme telle mais aussi comme bêche. Dans le jardin vivrier, les tubercules sont associés à des arbres fruitiers : bananiers, papayers, orangers, mandariniers, citronniers, goyaviers, manguiers, litchis. Il y a quelquefois un potager, comprenant salades et tomates. Des choux de plusieurs variétés, des ananas, des cannes à sucre viennent compléter cette mosaïque. Des plantes ornementales, comme la cordyline, sont plantées en bordure de parcelle.

La coutume

La société mélanésienne est structurée selon une hiérarchie précise et régie par un ensemble de lois sociales : la coutume. La coutume est « un ensemble complexe de règles d'organisation sociale, d'usages divers, de règles de courtoisie, de bienséance, de croyances etc.» (Orfila 1991). L'échange du geste coutumier symbolise traditionnellement l'accueil et l'humilité. La coutume exprime les liens qui unissent les hommes dans une société fondée sur l'échange. (Kasarhérou 2000).

Les squats

Le début du mouvement des squats

Dussy (1998) définit les squats comme étant des quartiers d'habitats spontanés. Il s'agit d'habitations de fortune sur des terrains laissés vacants (Pastore 1994). La « cabane » désigne la construction elle-même tandis que le squat correspond au quartier de cabanes. La construction de ces cabanes est, pour leurs bâtisseurs, le seul mode d'accès possible au sol urbain.

Le phénomène des squats débute après la signature des Accords de Matignon (1988) qui prônent le rééquilibrage économique, géographique et social, marquant ainsi le début de l'insertion des mélanésiens en milieu urbain. Les raisons de venir dans le Grand Nouméa sont de 2 ordres : l'obtention d'un emploi salarié et la quête d'un refuge pour échapper aux contraintes du milieu traditionnel, à l'ordre coutumier. Les squats échappent au contrôle des institutions (Dussy 1998). L'agglomération constitue le seul marché du travail important, en d'autres termes un pôle intense d'attraction et on assiste à un véritable phénomène d'exode rural.

Les squats sont une réponse à la situation économique des populations défavorisées en milieu urbain. La multiplication de ces habitats précaires est liée à plusieurs facteurs : le coût élevé des loyers dans la capitale, les revenus faibles des familles, qui ont conditionné leur accès à la ville, l'importance des flux migratoires et la pression démographique. (Pastore 1994). Il y a une véritable crise du logement à Nouméa et le développement tardif des politiques d'urbanisme et d'habitat social ne permet pas de pallier cette situation.

Conditions de vie

La population de squats est originaire à 97% d'Océanie, dont 50% de Nouvelle-Calédonie. Les 4/5^{ème} des unités d'habitation comprennent au moins un actif ; les métiers du bâtiment et de l'entretien, qui requièrent peu de qualification, sont les secteurs d'activité les mieux représentés. Les ouvriers représentent plus de la moitié des hommes actifs et la 2/3 des femmes actives font le ménage. (Dussy 1998).

Le squat comprend des espaces collectifs, les chemins et routes. Les pistes principales sont connectées au réseau routier urbain. Les matériaux utilisés pour la construction des « cabanes » sont la tôle et le bois. Au sol, on trouve de la terre battue recouverte quelquefois par des nattes. A l'intérieur du squat, on retrouve la même structuration spatiale que dans les tribus avec un abri correspondant à une fonction particulière. La plupart des squats bénéficient d'un raccordement en eau potable.

L'horticulture occupe une place importante dans les squats et on retrouve les mêmes espèces cultivées que dans les tribus. La pratique d'activités agricoles dans le tissu urbain constitue la grande originalité des squats. De même, on observe une transposition des règles traditionnelles de l'accueil sur les terres claniques au sein même du squat (Dussy 1998). Le premier occupant est le chef coutumier du squat et les nouveaux arrivés vont fréquemment faire la coutume avec lui. Cette dérive de la coutume est parfois jugée sévèrement par les mélanésiens qui ont conservé leurs racines.

Le nakamal, endroit où on boit le kava (boisson à base de *Piper methysticum*, aux vertus stupéfiantes légères), est « le seul point de rencontre entre le quartier d'habitats spontanés et la ville formelle, plus précisément entre certains européens et certains océaniens » (Dussy 1996). Le nakamal est d'ailleurs lui-même une importation récente, liée aux expatriations qui ont suivi l'indépendance du Vanuatu.

La commune de Thio

Le contexte géographique

La commune de Thio (680 km², 2500 habitants) se situe en Province Sud, entre la commune de Canala et celle de Yaté au sud-est de la Grande Terre. L'exploitation à ciel ouvert des mines de nickel a fortement dégradé la végétation et les sols sur des surfaces considérables. Les incendies sont une autre cause majeure de dégradation du couvert végétal. Plusieurs sites miniers sont encore en exploitation,

mais le principal va bientôt cesser son activité. Les événements politiques qui ont bouleversé la brousse calédonienne ont accentué l'immigration vers le grand Nouméa : Thio a perdu le quart de ses habitants entre 1983 et 1989.

Cette commune présente trois contextes géographiques distincts (la côte, la plaine et la chaîne), qui génèrent des activités spécifiques et des modes de vie différents. On peut donc examiner dans quelle situation la fourmi électrique est la plus abondante, si l'expression des nuisances varie en fonction du lieu ou si les tribus emploient les mêmes méthodes de lutte pour la combattre. On peut aussi essayer d'établir la chronologie de l'invasion dans la commune et d'en identifier les vecteurs.

Les tribus de la commune de Thio

La commune de Thio appartient à l'aire coutumière Xârâcùù- Xârâgure. Le Xârâcùù est la langue vernaculaire dominante, le Xârâgure étant parlé seulement à Grand Borindy, Petit Borindy et Thio Mission. Treize tribus vivent dans la commune. Les 5 tribus du bord de mer appartiennent au district de Borindy : du Nord au Sud s'échelonnent la tribu de Port Bouquet (ou Saint Roc), Grand Borindy, Saint Joseph, Saint Jean-Baptiste et enfin Petit Borindy, juste avant la « côte oubliée », inhabitée, qui s'étend jusqu'à Yaté. Le district de Thio comprend 8 tribus : celles de la chaîne, Ouindo et Kouaré, situées chacune sur un versant de montagne, et celles de la plaine : Saint Paul, Saint Pierre, Saint Michel, Ouroué et Saint Philippo I (Thio Mission) et II.

Organisation du travail

L'entrée dans la tribu Petit Borindy a été permise par l'accueil de Joanes et Georgette Nonké, qui ont aussi assuré les introductions dans 2 autres tribus du bord de mer, St Jean Baptiste et St Joseph. Auguste (petit chef de la tribu) et Ela Chagniroua ont offert leur hospitalité dans la tribu de Ouindo. Trois autres tribus du district de Thio ont aussi pu être prospectées : Kouaré, St Paul et St Michel.

Dans chacune des tribus prospectée, la même organisation du travail a été suivie : après la coutume avec le petit chef, une date de rencontre ultérieure est fixée pour effectuer le travail. Le petit chef informe les membres de la tribu de la venue des enquêteurs, puis une réunion a lieu à la date fixée avec les personnes disponibles et intéressées. On retient 4 ou 5 personnes, réparties sur l'ensemble de la tribu pour avoir une vision globale de la situation, avec lesquelles se déroulent les entretiens.

En tout, 32 entretiens ont été réalisés et 96 pièges d'interception ont été posés.

Les squats de Tina et Nouville

Les squats de Tina et de Nouville sont situés en périphérie de Nouméa, à l'est et à l'ouest de la presqu'île. D. Dussy qui a mené un travail de recherche en thèse sur l'évolution de l'occupation de la ville de Nouméa depuis la colonisation jusqu'au phénomène des squats, a procuré les contacts indispensables dans le squat de Tina, puis Anastasia et Clarisse nous ont orienté dans le squat et Henri Batouerou nous a procuré des contacts dans celui de Nouville. Bien que dépourvu de légitimité traditionnelle, le geste coutumier s'est avéré nécessaire pour entrer en contact avec nos interlocuteurs des squats.

En tout, 16 entretiens ont été réalisés et 32 pièges d'interception ont été posés.

Matériel et méthodes

L'étude s'est faite dans 2 squats de Nouméa et dans 8 tribus de la commune de Thio. Le travail de terrain s'est échelonné de début avril à fin juin 2002.

Volet écologique

Inventaire de la myrmécofaune

Phase qualitative. Le but recherché n'est pas l'exhaustivité, mais la mise en évidence rapide des espèces dominantes dans le milieu. Des appâts attractifs sont déposés dans les différentes pièces de l'habitation. Ce sont des rouleaux de coton imprégnés d'eau sucrée ou d'huile de soja, réputée plus attractive pour les fourmis électriques. Ces appâts sont laissés en place sur une feuille d'aluminium ménager (pour faciliter le ramassage) pendant une ½ heure, au terme de laquelle on note les espèces de fourmis présentes autour de l'appât. La chasse à vue est pratiquée avec un aspirateur à bouche, autour des cases et dans le jardin vivrier, au sol et sur les plantes. Les fourmis récoltées sont conservées dans l'alcool et identifiées ultérieurement au laboratoire.

Phase quantitative. On utilise la technique des pièges de Barber, qui permet d'évaluer l'abondance des fourrageuses d'une espèce par le calcul d'un indice de fourragement journalier moyen (voir Chapitre 3). Ces indices ont été relevés pour *W. auropunctata* et *P. megacephala*. Deux ou 3 pièges d'interception sont posés dans chaque jardin vivrier ; dans certains cas, des pièges sont posés dans les champs de culture avec l'accord des gens de la tribu.

Etat phytosanitaire

Les problèmes phytosanitaires relevés sont ceux qui sont exprimés par la présence d'homoptères parasites et par le dépôt de fumagine réduisant la photosynthèse, ces facteurs pouvant interrompre la croissance des jeunes pousses. Les homoptères mutualistes sont prélevés et identifiés au laboratoire.

Volet sociologique

Le volet sociologique de l'opération a été réalisé à travers des entretiens dont le guide a été établi avec la collaboration de Dominique Guillaud (IRD Orléans).

Guide d'entretien pour les squats

Les thématiques suivantes sont successivement abordées lors des entretiens :

1. Perception des insectes en général : insectes observés, insectes nuisibles. Cette rubrique a été élargie à l'ensemble des animaux que les interlocuteurs jugeaient nuisibles, afin de les mettre à l'aise et de diminuer la directivité de l'entretien (éviter une focalisation artificielle sur la fourmi). Cette partie doit permettre d'établir si la fourmi électrique est considérée comme une nuisance et, si c'est le cas, de la positionner dans la liste des nuisibles évoqués.

2. Les fourmis : fourmis observées dans la maison, fourmis observées dans le jardin, traitements. Cette rubrique vise à définir si les interlocuteurs consultés ont un intérêt pour la myrmécofaune,

2.1. Quelles sont les espèces qu'ils distinguent et pour quelle(s) raisons : les espèces remarquées correspondent-elles uniquement à celles qui causent des désagréments ? On cherche également à savoir s'il existe un nom vernaculaire ou un sobriquet pour désigner les fourmis observées

2.2. Idées des interlocuteurs sur l'origine et/ou le mode de propagation, quand il s'agit d'espèces envahissantes,

2.3. Problèmes qu'elles génèrent.

2.4. Méthodes de lutte utilisées.

Guide d'entretien pour la commune de Thio

Modifié par rapport au précédent, il se focalise principalement sur la fourmi électrique, *W. auropunctata*.

1. Temps de présence de la fourmi électrique sur les lieux (la tribu, le jardin ou la maison).

2. Hypothèses sur l'origine de la fourmi électrique : nom d'une autre tribu, moyens de propagation de cette peste. Ceux qui avaient un avis sur la question ont donné l'itinéraire de la fourmi.

3. Nuisance engendrées, partie de l'espace (maison, jardin vivrier, champ, brousse) et activité(s) dans lesquelles les interlocuteurs sont le plus gênés.

4. Moyens de lutte mis en œuvre pour lutter contre cet envahisseur.
5. Précautions prises pour éviter la propagation ou pour atténuer les désagréments subis.
6. Informations sur les fourmis ou autres espèces dont ils auraient remarqué la diminution ou la disparition.
7. Lorsque *P. megacephala* ou *A. gracilipes* sont présentes sur les terrains d'étude, quelle est leur perception de ces espèces ?

Résultats obtenus dans les tribus de Thio

Volet sociologique

Bilans de l'invasion par Wasmannia

Les informations recueillies des au cours des 32 entretiens permettent de dresser plusieurs bilans à sur la commune de Thio :

- Un bilan chronologique de l'invasion de la commune par *W. auropunctata*, avec mise en évidence des divers moyens de propagation ayant contribué à son extension ;
- Un bilan des nuisances, qui distingue les zones où les habitants sont le plus incommodés par la présence de *Wasmannia* et qui inventorie les moyens de lutte mis en œuvre contre cette installation inopportune et les précautions prises quotidiennement pour minimiser la nuisance ;
- Un bilan sur la biodiversité, qui recense les espèces animales, en particulier les fourmis, dont les interlocuteurs ont observé la diminution ou la disparition depuis l'arrivée de la fourmi électrique.

Les tribus visitées sont groupées en trois sous-ensembles : les tribus du bord de mer (Petit Borindy, St Jean Baptiste et St Joseph), les tribus de montagne (Ouindo et Kouaré) et les tribus de plaine (St Paul et St Michel, auxquelles a été rajouté un vaste domaine familial qui porte le nom de Koua).

Les résultats des entretiens sont présentés sous forme de tableaux synthétiques, répondant chacun à un des axes de réflexion évoqués et respectant les sous-ensembles de tribus définis.

- Bilan chronologique : tribus du bord de mer (Tableau 7.2), tribus de montagne (Tableau 7.3), tribus de plaine (Tableau 7.4)
- Bilan des nuisances : tribus du bord de mer (Tableau 7.5), tribus de montagne (Tableau 7.6), tribus de plaine (Tableau 7.7)
- Bilan biodiversité : Tableau 7.8.

Des pourcentages sont calculés pour chaque tribu même si le nombre d'individus interrogés est faible (n = 4 le plus souvent), afin de conserver une unité de référence. Pour chaque sous-ensemble, des moyennes pondérées sont calculées et ces résultats sont comparés.

Noms vernaculaires recueillis pour quelques fourmis :

Ces noms sont donnés en Xârâcùù.

Fourmis introduites : *S. geminata* : Xaïmîâ. *A. gracilipes* : Mwi – xaï

Fourmis qui ont disparu : *Polyrachys germini* (fourmi avec l'extrémité de l'abdomen de couleur blanche) : Xaï. *Camponotus gambery* (fourmi qui niche dans le bois mort) : Xaï – nguru

Tableau 7.2. Chronologie et itinéraires de l'invasion : tribus de bord de mer

Tribu	Temps de présence	Origine de la fourmi électrique	Itinéraire de la fourmi électrique
Petit Borindy (7 entretiens)	Présence depuis 12 ans.	29% : ne savent pas 71% : par échanges ou introduction de végétaux (manioc, patates, ananas, taros, cannes à sucre, pinus, paille rapportée de la brousse) Provenances des plantes : Thio, Yaté, N'Goy	Thio ou Yaté – N'Goy – Petit Borindy.
St Jean Baptiste (4 entretiens)	Dans la brousse et les champs annexes depuis 15 ans. Dans les jardins depuis 4 à 5 ans. Les terrains du côté de St Joseph sont beaucoup plus infestés	25% : ne savent pas 50% : par échanges de boutures avec St Joseph 25% : par le café	St Joseph - St Jean Baptiste
St Joseph (4 entretiens)	Dans la brousse depuis 10 ans Zones habitées (maisons et jardins) depuis 3 ou 4 ans	25% : ne savent pas 50% par les plantes, manioc, patates, bananiers en provenance de St Pierre ou Yaté 25% par le vent	?
Moyennes pondérées n=15		27% ne savent pas 66% : échanges ou importations de végétaux 7% : par le vent	

Tableau 7.3. Chronologie et itinéraires de l'invasion : tribus de montagne

Tribu	Temps de présence	Origine de la fourmi électrique	Itinéraire de la fourmi électrique
Quindo (5 entretiens)	60% estiment son arrivée à 20 ans. 40% estiment son arrivée à 10 ans.	20% : ne savent pas 20% : par des sacs de terre 60% : par échanges de plantes venant de Thio, St Pierre ou St Michel.	Thio - St Michel - St Paul - St Pierre - - Ouindo - Kouaré.
Kouaré (4 entretiens)	Dans la brousse depuis 20 ans. Dans les jardins depuis 5 à 7 ans.	25% : ne savent pas 25% : par le café de Canala 25% : par les marchandises au sens large. 25% : citent trois vecteurs de propagation: la voiture, les sacs de pêche et les Pinus de Port Laguerre.	St Michel - St Pierre - Kouaré
Moyennes pondérées n = 15		22,2% ne savent pas 44,5% : par les plantes 33,3% : autres origines: transport par voiture, sacs de pêche	

Perception de Pheidole megacephala et d'Anoplolepis gracilipes

Les personnes qui remarquent *P. megacephala* la surnomment « la fourmi noire » et ne connaissent pas le surnom de « fourmi à grosse tête », qui désigne un caractère morphologique des soldats de cette espèce.

Dans 5 tribus sur 7 (Petit Borindy, St Jean Baptiste, St Joseph, Ouindo, St Paul), des gens ont essayé d'importer *P. megacephala* pour lutter contre *W. auropunctata*, mais sans succès. L'information concernant l'antagonisme potentiel de cette espèce contre la « fourmi électrique » a donc été largement diffusée dans la commune de Thio. L'idée d'employer *P. megacephala* comme moyen de lutte contre l'envahisseur est venue, soit d'observations faites dans la nature par les personnes âgées (généralement très influentes dans les prises de décision), soit sur des conseils reçus d'agents des eaux et forêts de Koné (siège administratif de la Province Nord). *P. megacephala* bénéficie d'une perception positive de la part des gens qui l'utilisent (ou essaient de l'utiliser) comme moyen de lutte ; pour les autres, elle passe inaperçue. Certaines personnes semblent confondre *P. megacephala* et *Paratrechina longicornis*, une espèce introduite noire elle aussi et l'utilisent pour lutter contre la « fourmi électrique ».

A. gracilipes n'est présente que dans une seule des tribus prospectées, Petit Borindy, et les gens ont d'elle une vision positive « elle est gentille, on la connaît depuis toujours ». Or, il s'agit d'une espèce introduite, dont le rôle dans la perturbation des écosystèmes est bien établi.

Tableau 7.4. Chronologie et itinéraires de l'invasion : tribus de plaine

Tribu	Temps de présence	Origine de la fourmi électrique	Itinéraire de la fourmi électrique
Koua , domaine familial (1 entretien)	Présente depuis 10 ans	Arrivée avec les Pinus de Port Laguerre	?
St Paul (4 entretiens)	Dans la brousse depuis 1975. Dans les jardins depuis 2 ou 3 ans.	25% : ne savent pas 50% : par le cyclone de 1975 + inondation d'il y a 2 ou 3 ans. 25% : transport de plantes ou de linge.	St Michel - St Pierre - Kouaré - Ouindo - St Paul
St Michel (4 entretiens)	Dans la brousse depuis 20 ans. Le cyclone Betty de 1996 a éliminé une grande partie des envahisseurs.	50% : ne savent pas 25% : par le cyclone Anne de 1987. 25% : par le café de la Foa.	St Michel - St Pierre - Ouindo - Kouaré
Moyennes pondérées n = 8 (Koua non compté)		37,5% : ne savent pas 37,5% : par un cyclone 25% : par les plantes	

Tableau 7.5. Bilan des nuisances : tribus du bord de mer

Tribu	Zones où les gens sont gênés par la fourmi électrique	Précautions prises	Méthodes de lutte utilisées
Petit Borindy	14% sont gênés dans leur maison 23% sont gênés dans le jardin vivrier 100% sont gênés dans leur champ 71% sont gênés dans la brousse	Secouer le linge, les draps et couvertures avant de dormir 1 personne inspecte ses boutures avant de les planter	43% : aucune méthode particulière 28% déclarent qu'il faut maintenir propre son jardin et son champ pour éviter d'avoir des fourmis électriques en masse. 57% utilisent le feu, dans la maison (feu de bois), dans le jardin et le champ (feu de bois vert et fumée de feuilles de cocotier) ou dans la brousse.
St Jean Baptiste	100% sont gênés dans les champs 75% sont gênés dans la brousse 50% gênés dans le jardin	Secouer les habits Attendre la pluie pour débrousser	50% utilisent des insecticides dans la maison 50% utilisent le feu dans le jardin ou le champ (action du feu ou production de fumée) Certaines personnes ont importé <i>Pheidole megacephala</i> Autre méthode citée : déverser de l'huile de moteur sur les poutres de la maison
St Joseph	75% sont gênés dans leur maison 75% sont gênés dans les champs. 50% sont gênés dans la brousse.	S'enduire d'huile avant d'aller aux champs pour éviter que les fourmis électriques s'agrippent et piquent. Secouer les draps et les vêtements Mettre des tricots d'hiver pour aller chercher du bois dans la brousse. Les jeunes enfants ne sont pas emmenés aux champs.	75% utilisent des insecticides pour la maison. La fumée et le feu sont employés par 50% des gens, la fumée dans la maison ou dans les caféries avant la récolte ; le feu dans les champs avant la récolte et dans la brousse avant de couper le bois. Essai d'importation de <i>Pheidole megacephala</i>
Moyennes pondérées n = 15	26,5% : dans la maison 33% : dans le jardin 93% : dans les champs 66,5% : dans la brousse		

Tableau 7.6. Bilan des nuisances : tribus de montagne

Tribu	Zones où les gens sont gênés par <i>Wasmannia</i>	Précautions	Méthodes de lutte utilisées
Ouindo	40% sont gênés dans leur maison 60 % sont gênés dans le jardin 100% sont gênés dans les champs 60% sont gênés dans la brousse		60% utilisent des insecticides dans la maison 20% la fumée dans les champs avant récolte et débroussage. 40% le feu (mauvaises herbes et bois vert) dans le jardin et les champs essai d'importation de <i>P. megacephala</i> , sans succès
Kouaré	75% des gens sont gênés dans leur maison. 100% sont gênés dans le jardin et les champs. 50% sont gênés dans la brousse.	secouer les draps	75% utilisent des insecticides dans la maison. 25% mettent le feu pour débrousser le champ ou dans la brousse avant de couper le bois ou d'aller à la chasse.
Moyennes pondérées n = 9	55,5% dans la maison 78% dans le jardin 100% dans les champs		66,6% : insecticides dans la maison 44,4% : utilisation du feu pour débrousser (champ et brousse) ou pour produire de la fumée (jardin et champ)

Tableau 7.7. Bilan des nuisances : tribus de plaine

Tribu	Zones où les gens sont gênés par la fourmi électrique	Précautions prises	Méthodes de lutte utilisées
Koua (domaine familial)		Ils n'importent plus de plants	Traitement au D6 il y a 2 ans Feu contrôlé au moment de la récolte pour faire tomber les fourmis
St Paul	25% sont gênés dans leur maison 50% le sont dans leur jardin 75% le sont dans la brousse Les champs sont situés dans une grande plaine où <i>W. auropunctata</i> est absente.	Secouer les habits Couvercles sur les aliments	Essai d'importation de <i>P. megacephala</i> qui a échoué. Les ¼ n'utilisent aucune méthode
St Michel	50% des gens sont gênés dans leur maison 75% le sont dans leur jardin 75% le sont dans leur champ		25% ne font rien 25% utilisent des insecticides dans leur maison
Moyennes pondérées n = 8	37,5% : maison 62,5% : jardin 75% : champ pour St Michel		50% : rien 12,5% : insecticides 25% : fumée et feu

Tableau 7.8. Bilan biodiversité

Tribu	Fourmis qui ont diminué ou disparu et % des réponses	Tribu	Fourmis qui ont diminué ou disparu et % des réponses
Petit Borindy	29% : diminution de <i>S.geminata</i> 14% : disparition de <i>T.melanocephalum</i> 14% : disparition de <i>P.longicornis</i> 14% : diminution d' <i>A.gracilipes</i>	Kouaré	50% : diminution de <i>S.geminata</i> , <i>T.melanocephalum</i> , <i>P.longicornis</i>
St Jean Baptiste	50% : diminution ou disparition de <i>S.geminata</i> et d' <i>O.simillimus</i>	Koua	Disparition de <i>S.geminata</i> . et de <i>C.gambery</i>
St Joseph	100% : diminution de <i>S.geminata</i> 25% : diminution de <i>P.longicornis</i>	St Paul	75% : disparition de <i>S.geminata</i> , <i>O.simillimus</i> et <i>P.longicornis</i> 25% : disparition de <i>P.germini</i>
Ouindo	80% : diminution voire disparition de ; <i>S.geminata</i> 40% : disparition d' <i>O.simillimus</i> 25% : diminution de <i>P.germini</i> <i>P.longicornis</i> , <i>C.gambery</i>	St Michel	Espèces qui ont disparu, puis ont réapparu après le cyclone de 1996 : <i>S.geminata</i> , <i>B.obscurior</i> , <i>P.longicornis</i>
Moyenne pondérée	53,5% des gens ont remarqué la diminution de <i>S.geminata</i>		

Tableau 7.9. Espèces de fourmis présentes dans les tribus visitées. 1 : Petit Borindy. 2 : St Jean Baptiste. 3 : St Joseph. 4 : Ouindo. 5 : Kouaré. 6 : domaine familial de Koua. 7 : St Michel. 8 : St Paul.

	Wasa	Tets.	Brao	Tapm	Monf	Care	Odos	Parl	Parf	Parv	Par.fn	Phem	Solg	Anog	S
1	1		1	1		1	1	1		1		1	1	1	10
2	1	1	1		1	1	1	1				1			8
3	1		1								1		1		4
4	1		1						1		1	1			5
5	1		1	1	1				1				1		6
6	1		1												2
7	1		1		1			1	1		1	1	1		8
8	1	1	1	1		1		1	1			1			8

Perception des problèmes phytosanitaires par la population :

Les interlocuteurs ne semblent généralement pas établir un lien entre la présence des fourmis invasives et les problèmes phytosanitaires qu'ils peuvent observer sur les végétaux, plantes ou arbres, de leur jardin vivrier ou de leur champ. En effet, ils n'en parlent pas spontanément sauf 3 personnes (sur 32 entretiens), respectivement à St Joseph, Kouaré et St Paul : « les arbres fruitiers sont en moins bon état » ; « quand on voit les traces noires, on sait que la fourmi électrique est là » ; « le noir qui se dépose, les boules blanches, le tronc noir, c'est la fourmi électrique ».

Ces interlocuteurs relativement avertis ont tendance à croire que tous les problèmes phytosanitaires sont dus à la fourmi électrique, même si celle-ci est absente de leur jardin. Ceux qui ont de gros problèmes phytosanitaires supposent une relation avec *Wasmannia*, mais ne connaissent pas le

phénomène de mutualisme avec les homoptères, qui induit l'apparition de fumagine. Par contre personne n'a pris conscience des problèmes engendrés par *P. megacephala*.

Volet écologique

Espèces de fourmis recensées

Sur les 14 espèces recensées, 2 seulement sont natives (*O. simillimus* et *P. foreli*). Les autres sont introduites (Tableaux 7.9 et 7.9 bis). Une analyse factorielle des correspondances sur la matrice présence absence des espèces pour l'ensemble des stations de la commune de Thio fournit peu d'informations mais indique la cooccurrence de *W. auropunctata* et *B. obscurior*.

Tableau 7.9 bis. Espèces recensées et abréviations utilisées dans le tableau 8

<i>Anoplolepis gracilipes</i> (Ana.g)		<i>Paratrechina longicornis</i> (Parl)
<i>Brachymyrmex obscurior</i> (Brao)		<i>Paratrechina vaga</i> (Parv)
<i>Cardiocondyla emeryi</i> (Care)		<i>Pheidole megacephala</i> (Phem)
<i>Monomorium floricola</i> (Monf)		<i>Solenopsis geminata</i> (Solg)
<i>Odontomachus simillimus</i> (Odos)	Native	<i>Tapinoma melanocephalum</i> (Tapm)
<i>Paratrechina foreli</i> (Parf)	Native	<i>Tetramorium simillimum</i> (Tets)
<i>Paratrechina foreli nigriventris</i> (Parfn)		<i>Wasmannia auropunctata</i> (Wasa)

Indices de fourragement journaliers

Au total, 96 pièges d'interception ont été posés et les moyennes des indices de fourragement If (nombres d'individus capturés par piège et par jour) ont été calculées pour chaque tribu. Ils sont récapitulés dans le Tableau 7.10.

Peu de pièges ont pu être placés dans les champs, car seuls les membres de la tribu peuvent normalement y accéder. Ces pièges ont seulement pu être posés dans les champs qui se trouvaient non loin des habitations, pas dans ceux situés plus en hauteur (dans la brousse) et considérés comme sacrés, notamment ceux où poussent les ignames et les taros.

Lorsqu'on examine les If obtenus dans les jardins, le sous-ensemble des tribus de la mer s'avère le plus infesté par *W. auropunctata* (moyenne : 156,3 fourrageuses). Vient ensuite le sous-ensemble des tribus de montagne, puis et enfin le sous-ensemble des tribus de plaine où l'infestation est faible.

Les Indices de fourragement de *P. megacephala* sont très faibles : le plus élevé est observé dans les champs de la tribu de St Paul, où on remarque l'absence de la fourmi électrique.

L'état sanitaire des jardins vivriers prospectés

Les homoptères récoltés sont en majorité des cochenilles associées aux fourmis invasives. On a ainsi recensé Ils appartiennent à la famille des Diaspididae et aux genres *Pseudococcus* (Pseudococcidae), *Icerya* (Margarodidae) et *Ceratoplastes*. Des puparium et des adultes d'aleurodes ont aussi été observés, ainsi que des pucerons, *Toxoptera* sp.

Les végétaux les plus touchés sont les arbres fruitiers, en particulier les agrumes (mandariniers, orangers, citronniers) qui sont fréquemment infestés par *Wasmannia* associée à divers homoptères parasites. Des plantes ornementales telles que la cordylone ou les rosiers semblent aussi très fréquentées par l'envahisseur. Ces problèmes phytosanitaires justifieraient une étude plus approfondie.

Tableau 7.10. Moyennes des indices de fourragement de *W.auropunctata* et *P.megacephala* par tribu (J. : Jardin et C : Champ)

Tribu		<i>W. auropunctata</i>	<i>P. megacephala</i>
Petit Borindy J. (n = 15)	1J	57,37	0,61
Petit Borindy Chp. (n = 4)	1C	87,75	1,7
St J.Baptiste (n = 7)	2	156,27	1,5
St.Joseph (n = 6)	3	119,61	0
Ouindo J. (n = 10)	4J	25,6	0
Ouindo Chp. (n = 11)	4C	105,07	0
Kouaré J. (n = 11)	5J	6,52	0
Kouaré Chp. (n = 2)	5C	19,66	0
Koua (n = 3)	6	1,89	0
St. Michel J. (n = 10)	7J	13,9	0,07
St Michel Chp. (n = 3)	7C	8,89	0
St Paul J. (n = 10)	8J	0,95	0,55
St Paul Chp. (n = 4)	8C	0	3,1

Résultats obtenus dans les squats

Volet sociologique

Seize entretiens ont été réalisés, 5 dans le squat de Tina et 11 dans le squat de Nouville.

Hierarchie des animaux nuisibles

Douze espèces animales ont été désignés comme nuisibles : rats, souris (sour), escargots (*Achatina fulica*) (esc), les cafards (caf), les scolopendres (sco), les moustiques (mous), les mouches (mouc.), les fourmis, sans focalisation sur une espèce particulière (four), les chenilles (che), les guêpes (guê), les limaces (lim.), les punaises (pun).

Tableau 7.11. Nombre des espèces nuisibles et fréquence de citation dans les squats de Nouméa

	rat	sour	esc	caf	sco	mous	mouc	four	che	guê	lim	pun
Somme	2	0	1	2	3	3	2	2	1	0	0	0
Tina												
Fréquence	0,4	0	0,2	0,4	0,6	0,6	0,4	0,4	0,2	0	0	0
Tina												
Somme	7	3	0	8	8	8	5	4	1	1	1	1
Nouville												
Fréquence	0,64	0,27	0	0,73	0,73	0,73	0,45	0,36	0,09	0,09	0,09	0,09
Nouville												
Somme	9	3	1	10	11	11	7	6	2	1	1	1
total												
Fréquence	0,56	0,19	0,06	0,62	0,69	0,69	0,44	0,38	0,12	0,06	0,06	0,06
Total												

En s'appuyant sur les fréquences de citation de chaque espèce, on peut tenter d'établir une hiérarchie dans les nuisances évoquées (Tableau 7.11) (t = Tina, n = Nouville ; T = total). Pour le squat de Tina, ce sont les scolopendres et les moustiques qui arrivent en tête de liste : 60% des interlocuteurs les

considèrent comme nuisibles. Pour le squat de Nouville, ces 2 mêmes espèces mais aussi les cafards arrivent en tête avec une fréquence de 0.73 ; les rats sont cités par 64% des interlocuteurs. Sur l'ensemble des entretiens, les scolopendres (69%), les moustiques (69%) et les cafards (62%) sont les plus cités, suivis des rats (56%), des mouches (44%) et des fourmis (38%).

Tableau 7.12. Espèces de fourmis observés par les interlocuteurs des squats

Fourmis natives	Fourmis introduites
<i>Ochetellus glaber</i> (Ochg)	<i>Brachymyrmex obscurior</i> (Brao)
<i>Odontomachus simillimus</i> (Odos.)	<i>Paratrechina longicornis</i> (Parl)
<i>Paratrechina foreli</i> (Parf)	<i>Pheidole megacephala</i> (Phem)
<i>Tetramorium pacificum</i> (Tetp)	<i>Solenopsis geminata</i> (Solg)
	<i>Tapinoma melanocephalum</i> (Tapm)
	<i>Tetramorium simillimum</i> (Tets)

Les fourmis observées

Dix espèces de fourmis ont été distinguées par nos interlocuteurs (Tableau 7.12). Les fréquences de citation de ces espèces sont données dans le Tableau 7.13.

Tableau 7.13. Fourmis les plus remarquées par les interlocuteurs des squats

	Solg	Brao	Tapm	Parl	Tets	Phem	Parf	Odos	Ochg	Tetp
St	3	3	2	1	1	1	1	1	1	1
Ft	0,6	0,6	0,4	0,2	0,2	0,2	0,2	0,1	0,2	0,2
Sn	5	3	1	6	3	1	0	1	0	1
Fn	0,45	0,27	0,09	0,54	0,27	0,09	0	0,09	0	0,09
ST	8	6	3	7	4	2	1	2	1	2
FT	0,5	0,37	0,18	0,44	0,25	0,12	0,06	0,12	0,06	0,12

A Tina, *S. geminata*. et *B. obscurior*. sont les plus observées avec une fréquence de 0,6. A Nouville, 54% des gens remarquent *P. longicornis* et 45% *S. geminata*. Pour l'ensemble des entretiens dans les squats, les fourmis distinguées le plus souvent par les habitants sont *S. geminata*, *P. longicornis* (44%) et *B. obscurior* (37%).

On a recueilli la désignation des fourmis observées le plus souvent par les interlocuteurs :

- *Brachymyrmex obscurior* : « la toute petite noire ».
- *Ondontomachus simillimus* : « la fourmi qui mord comme une guêpe ».
- *Paratrechina longicornis* : « celle qui a des grandes antennes et des grandes pattes » ou « le cheval ».
- *Solenopsis geminata* : « la grosse fourmi rouge qui pique et qui sont dehors ou ne rentrent pas dans la maison. ».
- *Tetramorium pacificum* : « la fourmi transporteur ».
- *Tetramorium simillimum*: « la petite qui ressemble à la fourmi électrique mais qui ne pique pas » ou « celle un peu plus grosse que la fourmi électrique ».

Moyens de lutte employés contre les animaux nuisibles :

La moitié des personnes interrogées utilisent des produits chimiques pour combattre les animaux nuisibles. Sont pris en compte tous les insecticides sous forme de poudre, gel, bombe ou appâts empoisonnés. Cinq techniques de lutte contre les fourmis ont été répertoriées : les insecticides contre les insectes rampants, l'eau bouillante, la fumée, l'huile de vidange, les cendres (Tableau 7.14). Au bilan, 75% des gens ne traitent pas contre les fourmis, ce qui concorde avec le rang qu'elles occupent dans la liste des animaux nuisibles.

Tableau 7.14. Moyens de lutte contre les fourmis utilisés dans les squats de Nouméa

	Insecticides	Eau bouillante	Fumée	Huile	Cendres	Rien
Nombre de citations	3	1	2	1	1	12
Fréquence	0,19	0,06	0,12	0,06	0,06	0,75

Tableau 7.15. Espèces de fourmis recensées dans les squats de Nouméa

	Fourmis natives	Fourmis introduites
Tina	<i>Ochetellus glaber</i> <i>Odontomachus simillimus</i> <i>Paratrechina foreli</i> <i>Paratrechina foreli nigriventris</i> <i>Tetramorium pacificum</i>	<i>Brachymyrmex obscurior</i> <i>Cardiocondyla emeryi</i> <i>Monomorium floricola</i> <i>Paratrechina longicornis</i> <i>Pheidole megacephala</i> <i>Solenopsis geminata</i> <i>Tapinoma melanocephalum</i> <i>Technomyrmex albipes</i> <i>Tetramorium simillimum</i> <i>Wasmannia auropunctata</i>
Nouvelle	<i>Ochetellus glaber</i> <i>Odontomachus simillimus</i> <i>Paratrechina foreli nigriventris</i> <i>Tetramorium pacificum</i>	<i>Brachymyrmex obscurior</i> <i>Cardiocondyla emeryi</i> <i>Monomorium floricola</i> <i>Monomorium sp. "de Tahiti"</i> <i>Paratrechina longicornis</i> <i>Paratrechina vaga</i> <i>Paratrechina vividula</i> <i>Pheidole megacephala</i> <i>Solenopsis geminata</i> <i>Tapinoma melanocephalum</i> <i>Technomyrmex albipes</i> <i>Tetramorium simillimum</i> <i>Wasmannia auropunctata</i>

Volet écologique

Espèces de fourmis présentes dans les squats

Quinze espèces de fourmis ont été recensées à Tina, dont 1/3 sont natives et 2/3 introduites et 17 à Nouville, dont ¼ sont natives et ¾ introduites (Tableau 7.15), soit au total 18 espèces différentes dont 5 natives.

Une analyse factorielle des correspondances sur la matrice présence/absence des espèces recensées dans les squats donne peu d'informations. La proximité des projections de *W. auropunctata*, *P. longicornis*, *T. melanocephalum* et *T. simillimum* et *B. obscurior* sur le premier plan factoriel indique une cooccurrence entre ces espèces.

Les indices de fourrageage If (nombres d'individus capturés par piège et par jour) obtenus sur les 32 pièges de Barber posés sont très faibles, tant pour *W. auropunctata* que pour *P. megacephala* (Tableau 7.16).

Tableau 7.16. Indices de fourrageage de *W. auropunctata* et de *P. megacephala* dans les squats de Nouméa

Localité : nombre de pièges	<i>W. auropunctata</i>	<i>P. megacephala</i>
Tina : n = 11	0,91	0,9
Nouville : n = 21	0,03	0,85

Discussion

Situation dans la commune de Thio

Dans la commune de Thio, la fourmi électrique est très présente. Toutes les tribus ont été envahies successivement et les populations y sont confrontées quotidiennement.

Occurrences des espèces

Les prospections dans les zones d'habitations des tribus ont permis de recenser 14 espèces (Tableaux 7.9 et 7.9 bis). Il s'agit pour 93% d'espèces introduites : *Odontomachus simillimus* et *Paratrechina foreli* sont les seules natives observées.

Les espèces dominantes dans les jardins vivriers et les champs visités sont *W. auropunctata* et *B. obscurior*. Les champs de la tribu de St Paul sont exempts de fourmis électriques, mais ils abritent par contre les plus fortes populations de *P. megacephala* observées (If de 3,1 i/p/j.).

L'AFC faite à partir de la matrice des espèces présentes montre la cooccurrence de *W. auropunctata* et *B. obscurior*. Cette dernière, originaire des Antilles est une petite fourmi noire de même taille que la fourmi électrique mais beaucoup plus vive. En présence de *W. auropunctata*, qui tend à exclure les autres espèces, *B. obscurior* agit en opportuniste et profite des espaces monopolisés par *Wasmannia* pour fourrager activement. C'est la seule espèce qui puisse maintenir de tels effectifs en présence de la fourmi électrique.

L'antagonisme entre *W. auropunctata* et *P. megacephala* apparaît nettement. A l'échelle de la commune de Thio, *W. auropunctata* domine le milieu dans 87% des cas. A l'échelle d'une zone d'habitation, *P. megacephala* est présente autour des cases dont le sol est complètement nu. On observe un front entre les 2 espèces dès que l'on rentre dans le jardin vivrier dont le sol est jonché d'herbe, de feuilles ou de pierres. Ces fronts sont très nets et l'une des deux espèces disparaît en l'espace de quelques mètres.

W. auropunctata et *P. megacephala* sont très opportuniste dans le choix des sites de nidification mais la fourmi électrique ne nidifie pas sur sol nu, car elle ne creuse pas de galeries (Jourdan et al. 2002) contrairement à *P. megacephala*. Celle-ci colonise donc facilement les zones impropres à la

nidification de *W. auropunctata*. Le résultat de la compétition entre ces espèces semble varier en fonction des conditions du milieu et son étude reste à faire.

Chronologie de l'invasion

Il semble que les tribus de plaine (présence de la fourmi électrique depuis 25 ans), qui sont situées à proximité de Thio, aient été touchées avant les tribus de montagne (présence depuis 20 ans), elles mêmes touchées avant celles de bord de mer (présence depuis 10 à 15 ans, excepté Petit Borindy, envahi depuis 20 ans) (Tableaux 7.2 à 7.4). La présence de *Wasmannia* a d'abord été détectée dans la brousse, puis dans les champs qui se situent en lisière de brousse, puis dans les zones d'habitation qui comprennent les cases et les jardins vivriers attenants.

Les estimations de dates d'arrivée de la fourmi électrique sont imprécises, sinon aléatoires. Il est cependant possible de restituer une chronologie d'invasion dans les tribus de la commune. Pour les tribus de plaine et de montagne, la fourmi électrique semble avoir transité par Thio, puis par St Michel, St Paul, St Pierre, Ouindo et Kouaré. Pour les tribus du bord de mer, l'itinéraire semble être le suivant : Thio et/ou Yaté, puis la vallée de la N'Goy, Petit Borindy, St Pierre ou Yaté, puis St Joseph, puis St Jean Baptiste.

A l'échelle de la commune, le sous-ensemble de tribus le plus touché est celui du bord de mer. Les indices de fourrage les plus élevés pour *W. auropunctata* s'observent à St Jean Baptiste (156,3 i/p/j) et St Joseph (119,6 i/p/j) (Tableau 7.10). Ces chiffres déjà élevés ont été obtenus en saison fraîche, alors que les pics de population sont observés en saison chaude, à partir des mois de Novembre ou Décembre. C'est en saison chaude qu'a lieu le renouvellement des individus sexués au sein de la colonie des fourmis, ce qui représente un coût énergétique élevé, donc une plus grande demande de ressources trophiques, avec pour conséquence le déploiement d'un plus grand nombre de fourrageuses dans le milieu. (Jourdan 1999). On peut donc estimer que la gêne induite est alors forte.

Les tribus les plus touchées semblent être celles qui ont été envahies en dernier. Les tribus de plaine, qui sont les plus anciennement envahies, semblent aujourd'hui moins souffrir de la nuisance et qu'il se soit produit une régression de la fourmi électrique. Les conditions abiotiques, les aléas climatiques influent sur l'expression de l'envahisseur dans les milieux, mais on connaît mal les fluctuations des populations de l'envahisseur dans une localité donnée.

Les interlocuteurs rencontrés affirment unanimement que la première zone touchée est la brousse, qui désigne le milieu « naturel », non exploité dans un but agricole. Dans la région étudiée, ce milieu est primitivement une forêt dense humide. Ce résultat est étonnant, compte tenu de ce que l'on sait du mode de dissémination de la fourmi électrique, principalement anthropique. Son installation s'effectue le plus souvent via des milieux modifiés ou perturbés, telles les zones agricoles. Le modèle classique des invasions évoque d'ailleurs le facteur facilitant que constitue une richesse spécifique réduite en d'autres Formicidae et souligne l'accroissement ultérieur de la capacité à dominer la myrmécofaune plus structurée des milieux moins perturbés, avec l'augmentation des effectifs installés.

Cependant, la brousse de la région de Thio est un milieu dégradé, du fait de l'action répétée des feux, qui ont très largement modelé les paysages néo-calédoniens et modifié la végétation. Une étude a montré cependant que *W. auropunctata* ne colonise pas préférentiellement les milieux récemment brûlés en domaine sclérophylle, car le feu détruit une grande majorité de substrats de nidification au sol (Jourdan & Chazeau 1997). Mais on manque de données précises sur ce processus en milieu de forêt dense humide où le recru plus rapide de la végétation après brûlis crée peut-être des conditions favorables à l'envahisseur.

Moyens de propagation à l'intérieur du territoire

Un quart des interlocuteurs dans les tribus de bord de mer et dans celles de montagne ne savent pas comment *Wasmannia* est arrivée. Dans les tribus de plaine, ce pourcentage atteint 37,5%.

Les vecteurs de sa propagation de la fourmi électrique » apparaissent multiples (Tableaux 7.2 à 7.4). Parmi ceux que l'Homme ne contrôle pas, les aléas ou catastrophes climatiques (cyclones,

inondations) et plus généralement les cours d'eau, sont perçus comme un moyen de diffusion de l'envahisseur.

Pour les tribus de plaine, ce sont les cyclones qui sont la première cause évoquée du déplacement de la fourmi (37,5%). Le vent (7%) a également été cité à Petit Borindy. Il y a eu quatre épisodes cycloniques très importants en Nouvelle-Calédonie au cours des trois dernières décennies : Cole en 1969, Alison en 1979, Anne en 1987 et enfin Betty en 1996. Dans la tribu de St Michel, c'est depuis le cyclone Betty que les habitants ont remarqué la diminution du nombre de fourmis électriques et la réapparition d'autres espèces de Formicidae qui avaient disparu.

Mais tous les matériaux, biotiques ou abiotiques qui sont déplacés volontairement par l'Homme sont susceptibles de transporter des fourmis électriques. Les échanges de végétaux, de boutures de manioc, patates douces, ananas, taros, cannes à sucre, bananiers, lors de grands rassemblements visant à célébrer une fête particulière ou lors du marché de Thio par exemple, sont évoqués comme responsables de la propagation de *W. auropunctata* par 66% des gens de bord de mer et 44,5% des gens de montagne. D'autres supports de propagation évoqués sont les sacs de terre, les sacs de pêche (qui sont laissés sur les berges des rivières puis ramenés dans les tribus), la voiture, et la paille ramenée de la brousse pour confectionner le toit des cases traditionnelles.

Trois personnes seulement sur 32 (à Petit Borindy, Kouaré et Koua) ont vu un lien entre l'importation du Pin des Caraïbes et l'arrivée de la fourmi électrique, ce qui est l'hypothèse la plus probable des on introduction sur le territoire de la Nouvelle-Calédonie (Chazeau & al. 2000). Trois personnes pensent que la fourmi vient du café (St J. Baptiste, Kouaré et St Michel). Il y a effectivement eu une relance de la caféiculture familiale mélanésienne en 1978 (Kohler & Pillon 1987) et le transport de plants de « café soleil » aurait favorisé son extension. Mais on peut aussi remarquer que la cueillette du café est une des premières activités au cours de laquelle les gens se sont aperçus de la nuisance de *W. auropunctata*.

Zones de nuisance

A l'exception de St Paul où ils sont situés dans une vaste plaine dénuée de fourmis électriques, les champs sont sans conteste la zone où les habitants disent souffrir le plus de la présence de *W. auropunctata* (93% au bord de mer, 100% en montagne, 75% à en plaine à St Michel). Le temps passé aux champs est assurément plus important que celui passé dans le jardin, du fait des superficies supérieures, ce qui accroît le temps d'interférence avec la fourmi électrique ; les champs sont aussi entretenus avec une fréquence plus faible et ils se situent à proximité de la brousse, ce qui augmente considérablement les potentialités d'invasion et de réinvasion par *W. auropunctata*. De plus, pour éviter de débrousser trop fréquemment, les kanak couvrent le sol avec des feuilles de bananier qui constituent des sites de nidification pour la fourmi électrique. Les indices de fourragement obtenus pour *W. auropunctata* à partir des pièges d'interception sont plus élevés dans les champs et confirment les discours recueillis (Tableaux 7.5 à 7.7).

Parce qu'une proportion importante des habitants des tribus ont un emploi salarié sur Thio, les travaux des champs sont réalisés surtout le week-end. Les tribus du bord de mer, éloignées de Thio, sont quasiment désertes dans la semaine, hors vacances scolaires. Parents salariés et enfants internes rentrent le week-end à la tribu et c'est seulement durant ces deux jours que s'effectuent les travaux des champs. Les fourmis électriques ont donc toute latitude pour s'installer sur les terrains cultivés. Selon une femme de Petit Borindy : « Quand on n'est pas venu depuis deux semaines, il y a plus de fourmis électriques, surtout dans les champs, on sent tout de suite la différence (...) quand on part une journée, il y en a beaucoup plus dans la maison. ». Un entretien moins régulier des champs et des jardins favorise une litière qui multiplie les sites de nidification pour *W. auropunctata* et permet une augmentation plus rapide de ses effectifs. Dans les tribus de St Joseph et St Jean Baptiste, des champs ont été abandonnés : « On est découragés de débrousser ». Ils en défrichent alors d'autres, plus loin de la brousse, plus proches des zones d'habitation. A St Joseph, la récolte de fruits a été perdue (orangers, mandariniers, goyaviers) faute de moyens pour éliminer *Wasmannia*.

L'espace du jardin vivrier apparaît plus facilement maîtrisable par sa superficie réduite (par rapport à celle des champs) et par sa localisation près des cases, qui permet un entretien plus régulier (sauf pour

la population des tribus du bord de mer) et par son éloignement de la brousse, qui est un « réservoir » de fourmis électriques. Un entretien (nettoyage) quotidien dans toutes les zones serait donc une solution efficace pour lutter contre la présence de *Wasmannia* mais il semble impossible à concilier avec les emplois du temps de travail des habitants de ces tribus.

Dans la brousse, c'est au cours de 2 activités que les gens se font piquer : quand ils vont à la chasse et quand ils vont chercher du bois.

Il est logique que la maison soit en fin de liste des zones où la « fourmi électrique » génère le plus de gêne, puisque le mode de vie des mélanésiens en tribus privilégie les activités de plein air, travaux dans les champs et les jardins vivriers, chasse, pêche, qui les amènent à passer dehors les trois-quarts de leur temps. Les cases ne servent qu'aux repas et au sommeil, ce qui réduit considérablement le temps passé à l'intérieur et donc la fréquence des piqûres. « C'est la journée qu'on se fait le plus piquer » (un enfant de Petit Borindy).

La structure des habitations, cases très ouvertes sur l'extérieur avec des fissures à tous les niveaux, n'empêche pas les intrusions de fourmis. Dans les maisons plus modernes, surélevée sur une dalle en ciment, aucune fourmi ne rentre à l'intérieur. Le type d'habitat est donc un facteur qui conditionne la présence des fourmis. C'est pendant le sommeil que la « fourmi électrique » les pique : « on sait que quand on rentre à la tribu (le week-end), on va mal dormir, (...) on dort pas tranquille. » (une femme de St Joseph). L'action de secouer les draps et les couvertures avant de dormir est devenue un réflexe, de même que secouer les vêtements avant de s'habiller. Les gens redoutent les piqûres au visage, très douloureuses, surtout au niveau des yeux quand « ça tombe des arbres ». Par précaution, les enfants en bas âge ne sont plus emmenés aux champs. Plusieurs personnes parlent d'une réaction de gonflement des yeux pouvant durer 1 mois, après piqûre. Certains réagissent plus violemment que d'autres et semblent allergiques au venin de *W. auropunctata*. Il est affirmé par certains que les personnes malades qui se font piquer voient leur état s'aggraver.

Impacts sur les plantes cultivées

Les jardins vivriers et les champs sont très fréquentés par *W. auropunctata*, qui exprime un grand opportunisme alimentaire et rapproche de la ressource ses sites de nidification. Son régime polyphage peut être constitué jusqu'à 60% par les miellats d'homoptères (Clark & al. 1982). Elle est également prédateur d'invertébrés et consomme occasionnellement des éléments végétaux : nectar, graines, fleurs (Lubin 1984). Les miellats d'homoptères fournissent les carbohydrates tandis que les proies apportent les protéines.

La fourmi électrique est une peste agricole, lorsqu'elle atteint de forts effectifs de population, parce qu'elle est nuisible à la fois aux travailleurs et à leur production. Par son comportement agressif et ses piqûres douloureuses et répétées, *W. auropunctata* gêne considérablement le travail dans les champs. Les dégâts occasionnés aux plantes ont pour origine le mutualisme avec les homoptères piqueurs principalement les cochenilles. La plante est affaiblie par le parasite et le développement de fumagine sur les miellats abondants, qui perturbe la photosynthèse, est une pénalisation supplémentaire pour le végétal. En zone envahie sur la commune de Thio, toutes les plantes étaient susceptibles d'être fumaginées, mais les arbres fruitiers, la Cordyline et les rosiers semblent être particulièrement touchés. Une évaluation phytosanitaire et économique mériterait d'être faite, car les dégâts peuvent être considérables, avec impossibilité de faire pousser de jeunes arbres fruitiers qui meurent avant la maturité. De même, les pertes vivrières n'ont pas été quantifiées.

Dans le monde kanak, les plantes ne sont pas seulement destinées à la consommation. L'autre grande utilisation des plantes s'exerce dans la médecine traditionnelle. Certaines femmes ont parlé de plantes qu'elles utilisaient jadis pour fabriquer des potions mais qu'elles n'emploient plus à cause de la fourmi électrique, qui est accusée de leur enlever leur efficacité thérapeutique. Dans un autre registre, au niveau paysager, la savane à niaoulis (*Melaleuca quinquenervia*) fumaginés est un spectacle désolant. La fourmi électrique est donc bien l'agent d'une dégradation des conditions et du cadre de vie des populations rurales.

L'importation de *P. megacephala*, qui peut dans certaines situations faire barrière à l'extension de *W. auropunctata* (Chazeau & al. 2000) a déjà été tentée sans succès par quatre tribus (St Paul, Ouindo, St J Baptiste, St Joseph). Elle résoudrait le problème de santé public, puisqu'elle ne pique pas, mais elle aggraverait les problèmes phytosanitaires déjà induits par la fourmi électrique. Cette espèce cause des problèmes majeurs à Hawaï dans les cultures d'ananas, où elle favorise la pullulation des cochenilles en les protégeant contre leurs ennemis naturels et sa nuisance est bien connue des agriculteurs australiens. *P. megacephala* est vraisemblablement une peste agricole plus redoutable que *W. auropunctata* : lors des prospections dans les jardins vivriers infestés par cette espèce (une minorité à l'heure actuelle), les nids étaient très fréquemment observés à la base du tronc des arbres ou sous l'écorce de ceux-ci. Cette espèce est en effet capable de creuser la terre et le risque de transmission de bactéries véhiculées par les fourmis, ou par les homoptères qui leur sont associés, est fortement accru. De plus, *P. megacephala* semble capable d'élever de plus fortes populations de cochenilles, avec pour conséquence des dégâts phytosanitaires plus importants. L'ampleur des dégâts causés aux plantes dépend de l'espèce végétale considérée. On observe déjà la mortalité de pieds d'agrumes (Citrus) dont la sève pourrait constituer une ressource alimentaire à cette fourmi, ce qui suppose des lésions à l'arbre.

Diminution de la biodiversité

L'espèce de fourmi dont la diminution ou la disparition a été le plus souvent citée (53,5% toute tribu confondue) est *S. geminata* (appelée Xaïmîâ en Xàràcùù). Dans les tribus du bord de mer, elle était utilisée couramment comme indicateur de contamination des poissons pêchés par la toxine de la gratte (ciguatera). Si la fourmi mangeait les boyaux du poisson, il pouvait être consommé sans risque. « Les fourmis électriques, elles viennent d'arriver, on ne peut pas leur faire confiance pour ça. ». Or *S. geminata* est, elle aussi, une espèce introduite, mais cette information est toujours reçue avec beaucoup de surprise : pour la population, il s'agit d'une « fourmi calédonienne » (un homme de St Paul). *S. geminata* construit des dômes (correspondant au nid) dans le jardin, elle est agressive et sa piqûre est douloureuse. Néanmoins, « elle ne rentre pas dans la maison et reste sur le sol » tandis que « les fourmis électriques s'infiltrèrent partout et grimpent partout. » (une femme de St Joseph). L'ubiquité de *W. auropunctata* est donc un facteur reconnu de nuisibilité.

La diminution ou disparition de cinq autres espèces a également été remarquée par la population mélanésienne. Il s'agit de *Tapinoma melanocephalum* « la fourmi blanche » (elle possède une tête noire et le reste du corps est translucide), et de *Paratrechina longicornis*, « celle à grandes pattes » pour les fourmis introduites ; d'*Odontomachus simillimus*, de *Camponotus gamberry* et de *Polyrhachys germini* qui sont des espèces natives (Tableau 7.8).

Au niveau de la faune des vertébrés, plusieurs personnes ont noté une diminution de roussettes et de leurs nids dans la brousse. Des roussettes tuées à la chasse présentent parfois des fourmis électriques dans leur pelage. Par ailleurs, il est dit que les perruches qui se trouvaient auparavant dans la brousse, se rapprochent des zones d'habitation, moins infestées par *W. auropunctata*.

Précautions et méthodes de lutte

Les gens des tribus se protègent comme ils peuvent contre ces piqûres, mais ces précautions sont loin d'avoir des résultats satisfaisants. Les baignades s'avèrent être les plus efficaces pour soulager les piqûres. Des insecticides sont utilisés dans la maison, généralement dans la chambre mais leur usage est peu fréquent.

Des données alarmantes concernent l'usage du feu pour lutter contre l'envahisseur (53.3% des gens dans les tribus du bord de mer, 44.4% dans celles de montagne, 25% dans celles de plaine). Le jardin et le champ constituent des zones où le feu est maîtrisable, mais le déclenchement d'incendies volontaires dans la brousse conduit à une altération des milieux difficilement réversible. La motivation est parfois de débusquer le gibier, mais aussi très souvent pour se débarrasser des fourmis avant de couper du bois : « dans la brousse, on met le feu pour débrousser et faire des plantations, ça fait en même temps dégager la fourmi électrique, on met le feu et ça fait dégager tout (femme de Petit Borindy) ». La technique du feu en brousse, utilisée contre *W. auropunctata*, traduit le désarroi des

populations des tribus devant la nuisance et il montre aussi un manque de sensibilisation sur les conséquences à long terme de ce comportement défensif.

Situation dans les squats

Animaux nuisibles

Une liste hiérarchisée des organismes considérés comme nuisibles est donnée dans le Tableau 7.11. Les scolopendres et les moustiques sont en tête pour les deux squats : 60% pour Tina et 73% pour Nouville. Les cafards (*Periplaneta australica*, *Blattella germanica*) et les rats représentent 73% et 64% des problèmes du squat de Nouville. Les insectes seuls représentent 75% des problèmes exprimés. Le seul mammifère nuisible est le rat. Ces animaux sont perçus comme dangereux pour la santé humaine, ou occasionnent des dégâts alimentaires.

Les scolopendres (*Scolopendra subspinipes*) et les moustiques sont considérés comme dangereux : la morsure de la scolopendre, très douloureuse, provoque des oedèmes et nécessite parfois l'hospitalisation de la victime : «le mille-pattes, c'est le plus dangereux» (un wallisien de Tina). Les moustiques peuvent véhiculer la dengue et occasionnent des désagréments quotidiens notables. Les rats (*Rattus rattus*, *Rattus exulans*) dévastent les jardins vivriers ou les garde-manger. Les cafards et les rats colonisent la cuisine et gâtent les aliments. Le rôle des rats dans la transmission de la leptospirose semble, par contre, méconnu des habitants des squats.

La proximité de la mer (mangrove) favorise les moustiques. Le type d'habitation, simple abri en tôle ouvert sur l'extérieur, permet la libre circulation des animaux nuisibles. Les services municipaux pulvérisent des insecticides (pyréthrinoides), mais seules les personnes de l'allée centrale du squat en bénéficient, le nuage traitement n'atteignant pas les « cabanes » perchées sur les hauteurs. L'évacuation des ordures ménagères est déficiente. (Dussy 1998).

Myrmécofaune des squats : nature et incidence

La myrmécofaune présente (Tableau 7.15) compte 1/3 d'espèces natives et 2/3 d'espèces introduites. Afin qu'il n'y ait pas d'erreurs dans la désignation des espèces de fourmis, les interlocuteurs qui donnaient le surnom d'une fourmi au cours des entretiens la montrait ensuite dans leur parcelle. Parmi les fourmis citées comme nuisibles, aucun interlocuteur n'inclut la fourmi électrique. La chasse à vue n'a pas permis d'en récolter, mais les pièges de Barber ont capturé des fourrageuses de *W. auropunctata*. Les indices de fourrageage (If, Tableau 7.16) obtenus à partir des pièges d'interception sont très faibles : 0.9 i/p/j pour *P. megacephala* à Tina et Nouville, 0.9 et 0.03 i/p/j pour *W. auropunctata* à Tina et Nouville. Ces 2 espèces sont cependant dominantes à Tina, les autres espèces ayant un If inférieur ou égal à 0.16 (*B. obscurior* : 0.16 i/p/j ; *O. simillimus* : 0.1 i/p/j). A Nouville, les espèces dominantes sont *P. megacephala*, *B. obscurior* (If = 0.38 i/p/j) et *P. longicornis* (If = 0.24 i/p/j). Dans le squat de Nouville, 2 personnes seulement avaient remarqué que *P. megacephala*, présente dans 5 stations, faisait dépérir certains arbres.

Les indices de fourrageage montrent que les fourmis fourrageuses sont peu abondantes, ce que l'on peut expliquer par un facteur saisonnier mais aussi par la dégradation sévère du milieu, qui était à l'origine une forêt sclérophylle. Le niveau d'infestation par *Wasmannia* dans les squats prospectés est faible : elle interfère donc peu avec la vie quotidienne des habitants. Les résultats des piégeages confirment les entretiens : dans ce milieu, les fourmis n'occasionnent qu'une nuisance secondaire.

Bien que la fourmi électrique passe inaperçue dans les squats, tous les habitants la connaissent et en parlent par référence à ce qu'ils ont connu dans leur région d'origine, où elle constitue un véritable fléau. Plusieurs localités infestées ont été citées : Yaté, Bourail (où la technique de la fumée est utilisée avant la récolte des grains de café), ou les plantations de Poindimié ; Thio semble concentrer de fortes populations de *W. auropunctata*. « C'est le nombre qui est effrayant » (un kanak de Tina). Les wallisiens évoquent sa présence depuis 20 ans à Wallis. Par contre, les tahitiens l'ignorent – et l'espèce en effet n'a pas colonisé la Polynésie française. Lorsqu'on demande comment ils vivent au

quotidien avec la fourmi électrique, la réponse est l'habitude et la résignation qui ressortent : « notre peau est habituée aux piqûres » ; « on fait avec, les gens ne savent pas comment traiter ; au départ ils sont alarmés puis ça devient une habitude » (Henri Batouerou).

Dans les 2 squats, les proportions d'interlocuteurs qui considèrent les fourmis comme nuisibles sont semblables : 40% à Tina et 36% à Nouville. Les fourmis font partie de la première moitié de liste des nuisibles cités. Cependant, elles n'ont jamais été citées spontanément par nos interlocuteurs et il a fallu demander si les fourmis posaient des problèmes pour qu'une partie acquiesce et explique pourquoi : problèmes au niveau de la cuisine, où elles sont attirées par les aliments, une gêne mineure en comparaison des problèmes cités en tête de liste.

Les fourmis remarquées sont *S. geminata* (50%), *P. longicornis* (44%) et *B. obscurior* (37%) (Tableau 7.13). Elles le sont du fait de caractères morphologiques ou comportementaux : le surnom de *S. geminata* résume ses caractéristiques ; *P. longicornis* est reconnue par son type de mouvement et *B. obscurior* est repérée parce qu'elle est le plus souvent présente dans la maison.

Méthodes de lutte

La moitié des habitants des squats interrogés utilisent des produits chimiques : il s'agit d'insecticides contre les insectes rampants, généralement au niveau de la maison. Il est apparu, de façon surprenante, que nos interlocuteurs se méfient beaucoup des produits qu'ils utilisent pour combattre les animaux nuisibles et notamment de l'impact que ceux-ci pourraient avoir sur l'environnement. Même les serpentins anti-moustiques (à base de pyréthrine ou de pyréthroides) sont utilisés avec précaution et l'abstention semble la règle dès lors qu'il y a un enfant dans l'abri.

Les $\frac{3}{4}$ ne traitent pas contre les fourmis, car elles n'occasionnent pas de nuisances notables (Tableau 7.14) ; les autres ont des problèmes phytosanitaires, notamment liés à la présence de avec *P. megacephala*, et pulvérisent alors avec réticence des insecticides sur leurs plantes, ou déversent de l'eau bouillante sur les nids de fourmis aux pieds des arbres, ou encore produisent de la fumée. Si toutes ces méthodes s'avèrent inefficaces certains vont jusqu'à verser de l'huile de vidange sur le tronc de leurs arbres, bien qu'ils se doutent de la nocivité du procédé.

Des prédateurs naturels sont quelquefois préconisés, comme les chats contre les rats ou encore les poules qui s'avèrent efficaces pour chasser les scolopendres.

Il y a clairement une forte demande pour une information sur les produits utilisables, susceptibles de d'assurer une meilleure hygiène de vie et efficaces contre les animaux nuisibles. Une information sur l'action de ces produits et sur leur impact sur l'environnement sont également demandés. Cette demande est intéressante quand on la rapproche de l'attitude des populations des tribus : elle montre l'influence d'une certaine circulation de l'information sanitaire et écologique, par un échange direct sur les lieux de travail ou de scolarisation, ou via les media. Rappelons aussi que les populations qui vivent dans ces habitats précaires sont socialement défavorisées : 87% des familles ont des revenus inférieurs à 100 000 F CFP par mois (Dussy 1998). L'achat des produits nécessaires aux traitements n'est donc pas une préoccupation économique secondaire.

Appréhension et compréhension des phénomènes invasifs par les populations

Il existe une latence entre l'introduction de l'espèce envahissante et le moment où elle est remarquée par la population. Il entre aussi grande part de subjectivité dans la qualification d'une invasion : la perception des phénomènes invasifs est étroitement liée aux intérêts humains. Lorsque l'implantation d'une espèce bénéficie à l'homme, ou est neutre vis à vis de ses intérêts, on parle d'acclimatation et non d'invasion, de ressource ou d'auxiliaire et non de nuisance ou de peste. L'agressivité de *Wasmannia*, exprimée par ses piqûres, est la première nuisance perçue par la population, mais cette perception d'une nuisance est disjointe de la perception d'un impact sur les milieux naturels.

Lors d'une invasion biologique, la baisse de la biodiversité des écosystèmes envahis est un signal d'alerte majeur pour l'écologiste. Mais la fourmi électrique n'est pas seulement un problème d'ordre écologique, elle est aussi un problème de société, et l'impact social occulte visiblement l'impact sur les milieux naturels dans les milieux ruraux de la commune de Thio. Quant à la population périurbaine

des squats, il apparaît assez clairement que le déracinement et les difficultés de subsistance laissent peu de place à l'observation et à la gestion de problèmes qui ne sont pas immédiats et essentiels. Or, dans les 2 cas, la population est involontairement responsable de sa diffusion, et par la même des nuisances générées, puisque le mode de propagation de cette fourmi est principalement anthropique.

Il apparaît aussi que des carences d'information et des représentations collectives peuvent orienter la perception du phénomène et influencer la conduite des acteurs aux dépens de leurs intérêts. La diffusion de *P. megacephala* comme auxiliaire contre *W. auropunctata* en est un bon exemple.

Dans la zone d'étude, la brousse est constituée par de la forêt dense humide et se trouve dans les territoires des tribus. Il s'avère donc nécessaire d'avoir une participation des personnes de la tribu pour maintenir cet écosystème dans un équilibre dynamique.

Une définition de l'environnement est « l'ensemble des éléments objectifs et subjectifs constituant le cadre de vie d'un individu ». La perception culturelle de l'environnement, propre à chaque société, fait partie de ces éléments subjectifs. La variable culturelle représente un élément important de détermination de l'utilisation de l'environnement et de sa conservation. Or, le lien qui unit les sociétés mélanésiennes à leur environnement est traditionnellement important : la communion avec le monde végétal, associé à toute une symbolique, dans lequel elles puisent leur alimentation et leur pharmacopée secrète, est très forte, au moins dans le discours. Elle est bien exprimée par Georgette Nonké de Petit Borindy : « nous on sort de terre, donc on s'intéresse à tout ce qui sort de terre ».

Les pratiques de dégradation de l'environnement, en particulier des milieux génériquement désignés comme « la brousse » constatées en milieu rural ne peuvent donc pas être attribuées à la négligence ou à l'indifférence quand elles sont le fait d'adultes concernés. Il existe bien une agression d'une espèce envahissante, génératrice d'un désarroi qui suscite des comportements et des pratiques, pénalisants à terme pour les populations qui les mettent en œuvre. Enrayer la dégradation des milieux de forêt humide ou de leurs milieux dérivés par dégradation, qui sont le cadre de vie des tribus de la commune de Thio, suppose une information et une campagne d'action très volontaires, pour que la participation des populations en tribu au maintien des écosystèmes puisse être acquise.

Conclusion

Ce travail sur la perception et l'importance d'un phénomène invasif en Nouvelle-Calédonie s'est adressé à 2 contextes sociaux différents : les squats, abritant une population déracinée, défavorisée et pluriethnique (mélanésien de Nouvelle-Calédonie et du Vanuatu, wallisiens et tahitiens), et les tribus de la commune de Thio, qui abritent une population mélanésienne rurale bien installée sur son terroir. Les contextes écologiques sont aussi différents : les squats périurbains occupent un milieu sclérophylle très dégradé ; les tribus de Thio jouxtent un milieu primitivement formé de forêt dense humide, diversement dégradé par l'action anthropique.

L'étude s'est particulièrement intéressée aux rapports de la population avec 2 espèces de fourmis vagabondes : la fourmi électrique *Wasmannia auropunctata*, originaire d'Amérique tropicale et *Pheidole megacephala*, originaire d'Afrique. Les pièges de Barber indiquent une présence très discrète de *W. auropunctata* et de *P. megacephala* dans les squats, la seconde occasionnant quelques dégâts au niveau des arbres fruitiers de Nouville. Les habitants ne se plaignent pas de la présence de *Wasmannia*, qui n'occasionne qu'une gêne anecdotique en comparaison de celle d'autres animaux nuisibles, scolopendres, moustiques et cafards. Mais tous les interlocuteurs connaissent la nuisance de la fourmi électrique, par référence à leur région d'origine.

La situation dans les tribus de Thio est très différente, car la fourmi électrique interfère avec la vie quotidienne de la population mélanésienne rurale. *P. megacephala*, par contre, passe inaperçue la plupart du temps quand elle est présente. Le calcul d'indices de fourrage fournis par les pièges d'interception permet de quantifier le degré d'infestation de chaque tribu. Les tribus du bord de mer sont les plus infestées. Les informations recueillies ont permis d'établir la chronologie d'invasion de la commune de Thio. Les tribus les plus touchées, St Joseph et St Jean Baptiste sont celles qui ont été envahies en dernier. Il semble qu'il y ait eu un retrait de la fourmi électrique dans les tribus de montagne et de plaine, qui ont été les plus anciennement touchées. Mais on ne domine pas

actuellement la connaissance des facteurs abiotiques, en particulier les aléas climatiques, qui influent sur l'expression de l'envahisseur

Le volet sociologique de l'étude permet de préciser les modalités de l'interférence de la fourmi électrique avec la population rurale. La première des nuisances perçues par la population est la piqûre infligée, notamment lors des travaux au niveau des champs, qui sont être la première zone de nuisance citée. Au delà d'un seuil de tolérance, correspondant à un fort niveau d'infestation, ces champs sont abandonnés. La piqûre au niveau des yeux est particulièrement redoutée. Le lien entre la présence de cochenilles et de fumagine sur les plantes et celle de *W. auropunctata*, n'est pas clairement perçu par la population. Au niveau du jardin vivrier et de la brousse, le degré de perception de la nuisance induite est du même ordre. Dans la brousse, les gens se trouvent importunés par la fourmi électrique lors de la chasse et du ramassage de bois. Le mode de vie des mélanésiens privilégiant les activités de plein air, la maison se trouve en fin de liste des zones de nuisance : c'est principalement la nuit qu'ils sont piqués dans leurs habitations.

Au niveau des moyens de lutte employés par la population rurale, on observe l'utilisation d'insecticides, mais elle est restreinte au niveau de la maison et plus précisément de la chambre. Le feu est utilisé par un pourcentage impressionnant de personnes pour lutter contre la fourmi électrique. Des feux de bois vert ou de cocotier sont allumés très fréquemment au niveau du jardin vivrier et dans les champs : ils génèrent une fumée qui ne nuit pas à l'environnement. Par contre, les incendies volontairement déclenchés au niveau de la brousse, qui semblent pour une grande part directement liés à la présence de la fourmi électrique, sont un phénomène très préoccupant. Non seulement le milieu brûlé est fortement dégradé mais cette dégradation de l'environnement joue aussi en faveur de *W. auropunctata*.

Pour ce qui est des vecteurs de l'invasion, on retient que la fourmi électrique envahit les jardins et les champs principalement par l'intermédiaire d'échanges de boutures (manioc, patates douces, bananiers).

Un impact sur la biodiversité est perçu par les populations, puisque la diminution ou la disparition de *Solenopsis geminata* a été citée dans toutes les tribus. Il est intéressant de noter que cette espèce était utilisée par les tribus du bord de mer en tant qu'indicateur de la gratte (ciguatera). Au niveau des vertébrés, les populations de roussettes semblent avoir diminué et les perruches se seraient rapprochées des zones d'habitation, moins infestées que la brousse par *W. auropunctata*.

L'invasion biologique par *W. auropunctata* de la Nouvelle-Calédonie est un problème complexe, toujours d'actualité. Le spectre des nuisances induites est très large. Au plan de la conservation des milieux, cette fourmi menace l'équilibre des communautés insulaires. Au plan social, elle perturbe nombre d'activités, en particulier les activités agricoles en milieu rural mélanésien. Cette perturbation engendre des pertes vivrières et économiques dans les zones très infestées, qui ont été nettement perçues lors de ce travail de recherche mais n'ont pas pu être quantifiées. Au plan sanitaire, il semble que sa piqûre puisse dans certains cas provoquer des allergies et les populations redoutent particulièrement ses effets au niveau des yeux.

Un effort de sensibilisation paraît nécessaire pour éviter de perpétuer la propagation de *Wasmannia auropunctata* par les gestes quotidiens. Il faut aussi largement diffuser l'information que l'introduction de *Pheidole megacephala* entraînera, à terme, de grandes difficultés phytosanitaires et qu'elle doit être absolument proscrite, dans l'intérêt de la population mélanésienne rurale. Sur ces deux plans, une collaboration suivie de cette population avec les services publics est indispensable si on veut obtenir des résultats.

Bibliographie

- Bensa A, 1990. Nouvelle- Calédonie : un paradis dans la tourmente. Découvertes Gallimard Histoire, Paris, 192 p.
- Bonnemaison J, 1986. La dernière île, Paris, Ed. Arléa / ORSTOM, 379 p.
- Chazeau J, Potiaroa T, Bonnet De Larbogne L, Konghouleux D, Jourdan H, 2000. Etude de la « fourmi électrique » *Wasmannia auropunctata* (Roger) en Nouvelle- Calédonie : expressions de l'invasion, moyens d'une maîtrise de la nuisance en milieu agricole, praticabilité d'une préservation des milieux naturels. IRD Nouméa, 27 p.
- Clark DB, Guayasamín C, Pazmiño O, Donoso C, Páez de Villacís Y, 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica* 14 : 196-207.
- Dussy D, 1996. Les squats de Nouméa, des occupations océaniques spontanées à la conquête symbolique de la ville en Nouvelle-Calédonie. *J. Soc. Océanistes* : 275-287.
- Dussy D, 1998. Nouméa et les squats, de la construction urbaine coloniale aux occupations océaniques spontanées : vers le partage spatial et symbolique de la ville. Thèse de doctorat, Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales, 492p.
- Godin P, 1990. Maisons, chemins et autels. *In* De jade et de nacre, Réunion des musées nationaux, Paris, 249 p.
- Guiart J, Tjibaou JM, 1976. Recherche d'identité mélanésienne et société traditionnelle. *J. Soc. Océanistes*, 32 : 281-292.
- Jahn GC, Beardsley JW, 1994. Big-headed ants, *Pheidole megacephala* : interference with the biological control of gray pineapple mealybugs" : 199-205. *In* Williams DF, ed. Exotic Ants, Biology, impact, and control of introduced species. Westview Press, Boulder, CO.
- Jourdan H, 1999. Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo- calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata* (Roger), 1863 (hymenoptera : Formicidae). Thèse de doctorat, Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 376 p.
- Jourdan H, Chazeau J, 1997. Feux de brousse et invasion des milieux du domaine sclérophylle par la fourmi pionnière *Wasmannia auropunctata*. *In* Impact des feux de brousse sur le milieu naturel en Nouvelle-Calédonie, ORSTOM : 41- 60.
- Kasarherou E, Wedoye B, 1998. Guide des plantes du chemin kanak. Centre culturel JM Tjibaou, Agence de développement de la culture kanak, Nouméa, 78 p.
- Kasarherou E, 2000. Guide Mwakaa, les sentiers de la coutume kanak. Centre culturel J.M. Tjibaou, Agence de développement de la culture kanak, Nouméa, 79 p.
- Leenhardt M, 1937. Gens de la Grande-Terre. Ed. Gallimard, Paris.
- Leenhardt M, 1947. Do kamo : la personne et le mythe dans le monde mélanésien. Ed. Gallimard, Paris, 314 p.
- Lubin YD. 1984. Changes in the native fauna of the Galapagos Islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biol. J. Linn. Soc.*, 21 : 229-242.
- Orfila G, 1991. Réflexions sur la coutume mélanésienne. *Soc. Etudes historiques Nouvelle-Calédonie*, 86 : 37-49.
- Pastore M, 1994. L'urbanisation « spontanée » à Nouméa, approche anthropologique d'une population de squatters. *Mém. DEA, Univ. Française du Pacifique, Nouméa*, 63 p.

Maison rurale tribu de Ouindo et préparation des appâts tribu de Kouaré



Jardin et feu de jardin : tribu de Petit Borindy



Intérieur de maison rurale à Petit Borindy et case traditionnelle à Kouaré



8 - Contrôle de *Wasmannia auropunctata*

Jean Chazeau, Lydia Bonnet de Larbogne, Djoël Konghouleux & Tana Potiaroa

Quel que soit l'intérêt scientifique des questions suscitées par les phénomènes d'invasions et par l'analyse des caractères qui entrent en jeu pour assurer le succès des espèces invasives, le contrôle de leurs populations est le seul point qui intéresse réellement les populations et les pouvoirs publics. Quels que soient le bien fondé du scepticisme et de la méfiance des experts en environnement envers une approche du contrôle par l'usage de pesticides, ces voies ne peuvent être écartées par les pouvoirs publics que si leur inefficacité est établi, ou si des alternatives écologiques crédibles peuvent être proposées.

On traitera dans ce chapitre des techniques utilisées pour lutter contre *Wasmannia auropunctata* et des résultats connus des tentatives d'éradication. On donnera les résultats d'une expérience de contrôle conduite en Nouvelle-Calédonie au début du programme INWASCAL et des essais que ces résultats ont amené à conduire en 2001 et 2002. On conclura enfin sur les perspectives « réalistes » que suggèrent ces résultats.

Contrôle de *Wasmannia* : les techniques mises en oeuvre

Techniques utilisées hors de Nouvelle-Calédonie

La Nouvelle-Calédonie n'est pas le seul territoire à souffrir de l'invasion de *W. auropunctata*. Les tentatives de contrôle de l'envahisseur fournissent une base de réflexion sur ce qui est à faire et ce qu'il est préférable d'éviter, parce qu'inefficace ou nuisible à l'environnement.

Dans sa zone d'origine même (Amérique tropicale), *Wasmannia* peut proliférer quand le milieu est perturbé : on la remarque en particulier dans les zones mises en culture. Une large gamme d'insecticides a été utilisée contre cette fourmi, avec entre autres des toxiques aussi nuisibles à l'environnement que le DDT, le Malathion ou le Mirex. L'espèce est localement une nuisance sérieuse dans certaines cacaoyères du Brésil. Parallèlement aux pulvérisations d'insecticide, une méthode de contrôle de sa présence sur les plants utilise des anneaux de glu, avec une certaine efficacité (Delabie 1988, 1989).

L'invasion de l'archipel des Galápagos vers la fin des années 60 et les tentatives d'éradication qui ont suivi sa détection dans cette zone, permettent de faire le point sur l'efficacité des moyens mécaniques et chimiques utilisés pour lutter contre cette peste. Un programme de lutte intensif visant à l'éradication a été conduit en 1975 et 1976 sur l'île de Santa-Fé, incluant l'arrachage de la strate herbacée, le retournement des pierres susceptibles d'abriter des nids, le brûlage de la zone et des traitements à base de pyréthrinés et de DDT. Ces méthodes, particulièrement énergiques et pénalisantes pour l'environnement, se sont cependant avérées inefficaces puisque *Wasmannia* était de nouveau détectée 6 ans plus tard. (Abdrabbo 1994).

Aux Iles Banks (Vanuatu), envahies vers 1995, les faibles revenus des populations n'ont pas permis l'usage d'insecticides. Les habitants des zones envahies ont tenté de brûler les fourmis, de les ébouillanter, de protéger les abords des habitations en aspergeant d'huile de vidange ou de pétrole, parfois de les appâter pour en détruire de plus grands nombres par l'une ou l'autre de ces méthodes. Comme on peut s'y attendre quand on connaît l'échec des actions brutales menées sur Santa-Fé, ces mesures « de fortune » n'ont pas permis un contrôle efficace et les zones ainsi traitées ont été très rapidement réenvahies (Tumukon 1999, Chazeau & Bonnet de Larbogne 1999).

Divers essais de contrôle en Nouvelle-Calédonie

Le brûlis a été fortement déconseillé en Nouvelle-Calédonie, mais quelques tentatives de lutte par traitement du sol au DiazinonTM ont été faites par (ou en liaison avec) la Direction de l'Economie Rurale (R. Amice, com. pers.). Les zones traitées ont toujours été réenvahies rapidement et les insecticides de contact ne sont utilisés qu'occasionnellement contre cette peste sur les cultures.

Une méthode assez simple, ciblée sur le blocage de l'accès des *Wasmannia* au feuillage des caféiers par la mise en place d'un bourrelet de chiffons imbibé périodiquement d'huile de coco additionnée d'un insecticide (comme le Diazinon), a été préconisée par Cochereau & Potiaroa (1994). Cette méthode a été de nouveau testée en caférie et comparée à un témoin non traité : quelle que soit son utilité pratique pour atténuer la nuisance au niveau du feuillage, sa mise en œuvre n'a pas d'impact sur l'évolution des populations de *Wasmannia* des parcelles infestées (Chazeau & al. 2000).

Techniques d'empoisonnement des colonies

Un contrôle efficace de populations de fourmis n'est jamais obtenu par l'usage d'insecticides de contact. La raison tient à l'organisation sociale de ces insectes : les femelles fertiles (les « reines ») pondent à l'abri dans le nid pendant que les fourrageurs (les « ouvrières ») prennent tous les risques à l'extérieur. Tuer beaucoup de fourrageurs ne signifie pas les tuer tous, ni détruire les reines et le couvain dans les nids. C'est pourquoi la pulvérisation d'insecticides de contact ne peut procurer, au mieux, qu'un bref répit.

Le contrôle des populations envahissantes implique la destruction des colonies par l'empoisonnement des sexués et des larves, ce qui nécessite l'usage d'appâts empoisonnés que les fourrageurs ramèneront au nid avant d'être tués par leur ingestion. La nécessité de leur collaboration active explique pourquoi il ne faut jamais utiliser simultanément insecticides de contact et appâts empoisonnés. Les espèces polygynes (présence dans chaque nid de plusieurs femelles fertiles ou reines) comme *Wasmannia auropuntata* sont plus difficiles à contrôler que les espèces monogynes. En outre, aucun appât n'a été spécialement mis au point contre notre envahisseur. On en est donc réduit à utiliser des produits ciblés contre d'autres espèces, comme l'Amdro™

L'Amdro™ (American Cyanamid Co., Princeton New Jersey, USA) est un appât toxique à base de trifluorométhyl-amino-hydrazone (hydraméthylon), développé contre d'autres fourmis pestes : *Monomorium destructor*, *Pheidole megacephala*, *Solenopsis geminata*. L'Amdro est largement utilisé contre ces pestes par les américains et les australiens. Deux de ces fourmis sont d'ailleurs présentes en Nouvelle-Calédonie.

L'appât se présente sous forme de maïs concassé (le support), additionné d'huile de soja raffinée (l'attractif), contenant de l'hydraméthylon en solution au taux de 0,88% (la matière active toxique, AC217.300 de formule : tetrahydro - 5,5 - diméthyl - 2 (1H) - pyrimidinone [2 - [4 - (trifluorométhyl) éthenyl] - 2 - propénylidène] - 2 - propénylidène] hydrazone) .

Comparé à 3 autres appâts empoisonnés et à 5 types de nourriture par Williams et Whelan (1992), l'Amdro s'est avéré le plus attractif. Son efficacité est démontrée contre *Pheidole megacephala* dans différents milieux tels que les plantations d'ananas à Hawaii (Reimer & Beardsley 1990) et Zanzibar (Zerhusen & Rashid 1992), les cocoteraies (Oswald 1991) et les vergers de citrus en Afrique du Sud (Samways 1985). Ce produit de traitement s'est aussi avéré efficace contre *Solenopsis invicta* en Caroline du Nord (Apperson & al. 1984).

Peu de résultats sont disponibles (publiés ou figurant dans des rapports accessibles) concernant la lutte contre *Wasmannia* par utilisation de l'Amdro. Le choix de ce produit s'est fondé sur les essais en laboratoire de Williams et Whelan (1992), qui ont obtenu 100% de mortalité dans toutes les colonies testées en 20 jours (colonies de 350 à 1000 ouvrières). Préalablement à sa première mise en œuvre sur le terrain en Nouvelle-Calédonie, on a vérifié en laboratoire sa capacité à détruire une colonie de *Wasmannia* dans les conditions confinées du laboratoire. Cet appât toxique a montré son efficacité contre *Wasmannia* en conditions sèches de terrain aux Galápagos (Abedrabbo 1994) et dans des habitations (donc en conditions abritées) aux Iles Banks (Chazeau & Bonnet de Larbogne 1999).

Premier essai de contrôle en caférie

La situation de la caférie familiale est perçue par certains comme une urgence pour les tribus en Nouvelle-Calédonie. Il est notoire que l'invasion des caféries par la fourmi électrique a été une cause de désaffection pour cette caféiculture, que les pouvoirs publics avaient tenté de développer à la fin des années 70 comme culture de rente en milieu mélanésien. La présence de *Wasmannia* sur le

feuillage rend en effet extrêmement pénible la récolte des fruits (nuisance immédiate), ce qui décourage à terme le producteur, mais favorise aussi le développement de cochenilles nuisibles à la production (notamment *Coccus viridis*). La destruction durable des fourmilières dans ce milieu, par l'utilisation périodique d'un produit qui ne nécessiterait pas d'appareil pour son application, est donc une perspective attrayante qui justifie l'essai d'appâts empoisonnés.

Matériel et méthode

Matériel

L'échantillonnage s'est fait au moyen de pièges de Barber, qui sont décrits et discutés pour l'étude de l'expression de *Wasmannia* en caféerie.

Stations retenues et conditions de l'échantillonnage

L'étude s'est effectuée dans une caféerie située dans la tribu de Bangou (Côte Ouest, Province Sud, Commune de Païta) entre avril 1998 et mai 1999. Cette caféerie est représentative des petites parcelles cultivées en café en milieu mélanésien. Au début de l'étude, la récolte du café était pratiquement délaissée du fait de la nuisance causée par *Wasmannia* et la caféerie était envahie par des adventices (surtout des graminées) de taille supérieure à 1 m. Une bonne approximation de la pluviométrie de la station de Bangou est donnée par la station du Mt Mou (F. Pellegrin, com. pers.).

Trois blocs de 3 placettes de 7 x 7 m ont été délimités dans la parcelle et leurs coins repérés par des piquets numérotés. Les blocs ont été nommés A, B et C. Les placettes de chaque bloc ont été respectivement nommées A1, A2, A3 ; B1, B2, B3 ; C1, C2, C3

La distance entre les placettes varie entre 3 et 5 m, la taille modeste de la parcelle ne permettant pas un espacement supérieur. Les placettes servant à l'étude ont été débroussaillées et entretenues pendant toute la durée de l'expérimentation, le reste de la caféerie restant en l'état.

Sur une diagonale de chaque placette, 2 pièges de Barber distants d'environ 5 m ont été installés tous les 2 mois et relevés après une semaine. Les emplacements de ces pièges, fixes pendant toute l'étude, ont été repérés par des piquets numérotés (A11, A12, A21, A22, A31, A32, ...etc... C31, C32).

Un échantillonnage préliminaire a montré que les placettes voisines A1 et C3 étaient occupées par *Pheidole megacephala*, dont l'activité antagoniste de celle de *Wasmannia auropunctata* est assez souvent remarquée. Ces placettes ont donc été exemptes de traitement, mais elles ont fait l'objet d'un suivi identique à celui des placettes traitées. Outre *P. megacephala*, très dominante, on a observé la présence de *Brachymyrmex obscurior* et de rares individus de *Cardiocondyla nuda* et de *Paratrechina sp.* Toutes ces espèces sont des « tramp », espèces vagabondes, pionnières, introduites.

Seule la placette A2, dominée par *Wasmannia*, a servi de témoin pour l'évolution des populations de l'envahisseur. Les 6 autres placettes dominées par l'envahisseur ont été traitées au Diazinon et à l'Amdro.

Neuf campagnes d'échantillonnage ont été faites à raison de 18 échantillons par campagne, soit un total de 162 échantillons.

Traitements insecticides

Deux types de traitements ont été effectués sur les placettes :

- soit la mise en place autour du tronc, à 20-40 cm du sol, d'un lien en chiffon saturé d'huile de coco additionnée de Diazinon, à raison de 25 ml de Diazinon à 20% de matière active par litre d'huile (Diazinon 20P – Greenseal (NZ) Ltd) ; le chiffon est ré imbibé à saturation tous les 2 mois et l'huile est badigeonnée sur une largeur d'environ 10 cm autour du chiffon, qui limite le lessivage par la pluie;

- soit le dépôt tous les 2 mois, au pied de chaque caféier, de granulés d'Amdro (Hydramethylnon à 7,3 g/kg sur support de maïs concassé ; attractif : huile de soja) à raison de 16 g par placette de 7 x 7 m

(environ 50 ml de granulés) ; cette dose est un peu supérieure à la dose de 5 g pour 20 m² préconisée par le fabricant (Cyanamid Agriculture Pty) pour les traitements au sol contre les *Solenopsis*.

Le premier traitement, qui a pour but d'interdire l'accès des fourrageurs au feuillage des caféiers, a été utilisé avec des résultats pratiques satisfaisants (Cochereau & Potiaroa 1994), mais son impact sur l'évolution des peuplements de *Wasmannia* dans la caférie n'a pas été étudié.

Le second traitement, qui a pour but un empoisonnement sélectif des nids, a été testé avec succès en laboratoire et il a été utilisé sur le terrain avec des résultats probants aux Galápagos (Abedrabbo 1994).

Pour la présente étude, les traitements à l'Amdro et au Diazinon ont été appliqués une semaine avant la date du début de l'échantillonnage, soit 2 semaines avant la date du relevé des pièges qui figure dans le tableau donnant les indices de fourrageur observés pendant l'étude (Tableau 8.1).

Le relevé du 17.04.1998, a été fait pour fournir le point zéro pour chaque placette de la station : il n'a donc pas été précédé d'un traitement. Le relevé du 26.05.1998 a constitué un contrôle intercalaire exceptionnel en début d'étude et, de même, il n'a pas été précédé d'un traitement.

Traitement des échantillons, indices retenus et traitement des données

Les échantillons provenant des relevés de pièges sont lavés à l'éthanol et triés au laboratoire sous microscope binoculaire. Les *Wasmannia*, les autres Formicidae et les Aranea sont extraits pour dénombrement et identification ultérieure.

Pour uniformiser la présentation des données et pour faciliter les comparaisons avec les résultats des études antérieures (et particulièrement celles sur l'expression de *Wasmannia*, sont exposées dans ce rapport), on utilise un indice de fourrageur If égal au nombre d'ouvrières capturées par piège de Barber et par jour d'échantillonnage.

Les calculs statistiques ont été effectués sur un tableur (Excel 97) et avec le logiciel Systat.

Résultats

Abondances et saisonnalité

Les fluctuations d'abondances sont traduites par les indices de fourrageur If mesurées par les pièges posés dans le témoin, les placettes traitées à l'Amdro et les placettes traitées au Diazinon. Les indices de fourrageur moyens sont présentés dans le Tableau 8.1.

Tableau 8.1. Indices de fourrageur moyens observés pour *Wasmannia auropunctata* (nb.i/piège/j.) dans les placettes soumises aux 2 traitements insecticides et dans le témoin

Date du relevé	Témoin	Amdro	Diazinon
1998.04.17	172,43	480,36	413,02
1998.05.01	57,00	78,26	110,29
1998.05.26	13,21	21,05	11,88
1998.07.16	25,57	90,88	27,45
1998.09.21	50,14	133,02	157,36
1998.11.20	7,21	24,67	53,90
1999.01.12	30,43	92,26	38,26
1999.03.09	64,64	140,31	159,52
1999.05.12	89,21	216,90	119,26

Les fluctuations saisonnières sont marquées : de 1 à 25 dans le témoin, 1 à 23 pour les placettes traitées à l'Amdro, 1 à 35 pour les parcelles traitées au Diazinon. Les pics d'abondance sont observés en avril 1998, septembre 1998 et entre mars et mai 1999 pour l'ensemble des pièges de la station. Les minima sont accusés en mai 1998 et entre novembre 1998 et le début de janvier 1999.

On observe de fortes différences liées à la saison, mais aussi à la placette ou à l'emplacement du piège. Cette hétérogénéité a dû être prise en compte pour la comparaison des abondances entre le témoin et les placettes traitées.

Comparaison des traitements

La répartition très inégale de *Wasmannia* dans la caférie, couplée à la grande amplitude des variations saisonnières des populations, est susceptible de masquer l'effet des traitements et en complique l'analyse.

Pour pallier cette difficulté, on a calculé pour chaque période de relevé un indice de fourrage relatif, défini comme le rapport de l'indice de fourrage observé à l'indice de fourrage mesuré avant le début des traitements. Le calcul se fait sur la moyenne des indices fournis par les pièges dans les situations Amdro (A3, B2, C2), Diazinon (B1, B3, C1) et Témoin (A2).

Les résultats sont présentés dans le Tableau 8.2. Une représentation graphique souligne la similarité de l'évolution avec le temps des indices de peuplement relatifs ainsi pondérés.

La comparaison des indices est faite par un test de Friedman, la population cible de *Wasmannia* de Bangou recevant simultanément 3 traitements différents : Amdro, Diazinon, pas de traitement. Bien que la distribution des différences satisfasse aux tests de normalité, le faible nombre de données dans la série incite à ne pas utiliser un test paramétrique.

Il n'y a pas de différence significative entre les indices observés pour le témoin non traité et les indices observés sur les parcelles traitées ; les faibles différences observées peuvent être imputées aux aléas de l'échantillonnage ($\chi^2 r = 0,750$ avec 2 degrés de liberté ; $P(\text{est.}) = 0,687$; $P(\text{exacte}) = 0,794$).

Tableau 8.2. Indices de fourrage relatifs (rapports des indices de fourrage observés en cours d'étude aux indices observés avant traitement)

Date relevé	Témoin	Amdro	Diazinon
1998.05.01	0,33	0,16	0,27
1998.05.26	0,08	0,04	0,03
1998.07.16	0,15	0,19	0,07
1998.09.21	0,29	0,28	0,38
1998.11.20	0,04	0,05	0,13
1999.01.12	0,18	0,19	0,09
1999.03.09	0,37	0,29	0,39
1999.05.12	0,52	0,45	0,29

Discussion

L'examen des données de l'échantillonnage et les résultats des tests statistiques de comparaison nous ont tout d'abord laissés perplexes quant à la signification des évolutions constatées pour les indices de fourrage dans les parcelles traitées et dans le témoin.

La première hypothèse est que les traitements n'ont aucun résultat sensible sur les populations de *Wasmannia* qui exploitent les placettes traitées. Mais l'observation de l'effondrement brutal des indices après le premier traitement et l'évaluation des niveaux ultérieurs au cours du cycle annuel, toujours très inférieurs au niveau initial, permet une seconde hypothèse : compte tenu de la proximité

des placettes (liée à la taille réduite de la caférie), cet effondrement général peut-il indiquer un empoisonnement de l'ensemble des fourmilières présentes sur la parcelle ?

En effet, si le Diazinon est un insecticide de contact dont l'effet à distance peut être immédiatement exclu, l'Amdro est un poison à action différée que les ouvrières rapportent au nid. La structure en réseau des nids de *Wasmannia*, due au mode de reproduction par bourgeonnement et à l'absence d'antagonisme intra spécifique, pourraient donc permettre une diffusion de l'appât hors des limites des placettes traitées. Le sous dosage du traitement (par rapport à la surface totale concernée) expliquerait alors les médiocres résultats d'ensemble, traduisant une pression insecticide détectable mais insuffisante.

Des éléments de réponse nous sont donnés par l'analyse de l'évolution des indices de fourrageage sur les stations qui ont été suivies pendant la même période pour l'étude des facteurs de l'expression de l'envahisseur (voir Chapitre 3). Pour les 2 autres stations de la Côte Ouest où *Wasmannia* exprime de fortes populations (Sarraméa et Paouta), la période de mars-avril 1998 a constitué un pic de pullulation qui n'a jamais été égalé dans l'année qui a suivi. L'effondrement des populations observé après le premier traitement à Bangou est explicable par un facteur climatique.

Conclusion

Les résultats de cette étude indiquent que le contrôle des populations de *Wasmannia auropunctata* dans la caférie de Bangou n'a pas été obtenu par les méthodes de traitement mises en œuvre. Quand on tient compte de la variation saisonnière et de l'hétérogénéité spatiale, les placettes traitées à l'Amdro et au Diazinon ne montrent pas de différences significatives avec le témoin non traité.

L'absence de résultats probants pour le traitement au Diazinon ne surprend pas. La méthode vise en effet à interdire aux fourrageurs l'accès au feuillage du caféier, non à les détruire. Mais cette limitation de l'accès aux ressources aurait pu se traduire par un effet dépressif sur les populations. Il est donc clair que l'opportunisme de *Wasmannia* lui permet de compenser cette perte, en utilisant la diversité des ressources disponibles dans ces caféries sous ombrage peu ou pas entretenues.

Le manque de résultats probants pour l'Amdro amène par contre à s'interroger, puisque le produit est efficace en conditions de laboratoire et qu'il a été utilisé sur le terrain aux Galápagos avec une conclusion optimiste (REF !). Ce sont ces résultats positifs qui nous ont amenés à entreprendre les tests d'empoisonnement en caférie.

Les causes de cet échec peuvent tenir à :

- des conditions climatiques défavorables, en particulier la pluviométrie forte de la localité de Bangou qui détruit rapidement les appâts empoisonnés (par opposition aux conditions sèches des Galápagos) ;
- une pression de traitement insuffisante compte tenu de ces conditions ;
- une inadaptation relative du produit à l'espèce cible *Wasmannia auropunctata*, liée à la granulométrie, et/ou au dosage de la matière active ; en effet, l'Amdro a été développé contre des espèces de taille beaucoup plus grande (*Solenopsis*, *Pheidole*) et cette inadaptation pourrait diminuer son efficacité en dehors des conditions optimum que sont les milieux artificiels ou les milieux naturels secs, où l'appât n'est pas très rapidement dégradé.

Second essai de contrôle en caférie

Les essais conduits en 1998 et 1999 sur la caférie de Bangou (Chazeau & al. 2000) visaient à comparer la méthode des appâts empoisonnés (utilisant l'Amdro) et celle de limitation d'accès à la ressource cochenille (utilisant le procédé des barrières imprégnées d'huile au Diazinon). Les résultats peu probants de cette étude ont cependant permis de réfléchir aux limites de validité de la procédure standard recommandée pour l'application de l'Amdro et à ce que pourraient être des conditions optimales d'utilisation de cet appât, qui a été développé contre d'autres espèces de fourmis nuisibles, pour qu'il soit plus efficace contre la fourmi électrique. Son coût élevé à l'importation incite d'ailleurs

à en mesurer précisément l'efficacité, avant de conclure sur son intérêt dans les conditions de terrain de la Nouvelle-Calédonie.

Objectifs et conditions choisies pour le traitement

On teste donc ici l'efficacité d'un traitement intensif (applications hebdomadaires), effectué pendant la saison sèche et mis en œuvre en tenant compte des résultats de l'expérimentation antérieure. Il s'agit de tenter une éradication locale de l'envahisseur.

L'étude s'est déroulée :

- pendant la saison sèche pour limiter les dégradations immédiates liées aux pluies et pour bénéficier d'une faible hygrométrie générale, qui limite la moisissure de l'appât ;
- en utilisant une concentration d'Amdro plus élevée que celle préconisée par le fabricant ;
- avec une périodicité d'application forte (hebdomadaire) ;
- en adoptant une granulométrie plus fine du produit (mouture des granulés) pour prendre en compte la petitesse relative des ouvrières et favoriser le transport de l'Amdro vers les nids.

Tableau 8.3 Calendrier des campagnes d'échantillonnage et des applications d'Amdro sur les parcelles de Paouta et de Pindaï et dates de contrôle du front d'invasion de Pindaï (S : échantillonnages suivis de traitements ; C : contrôles du 1^{er} semestre suivant l'arrêt des traitements ; a, b, c : layons du front)

Codes	Dates d'échantillonnage	Dates de traitement	Dates de contrôle du front
S1	12-14.09.2001	Pas de traitement	-
S2	19-21.09.2001	21.09.2001	-
S3	26-28.09.2001	28.09.2001	-
S4	03-05.10.2001	05.10.2001	-
S5	10-12.10.2001	12.10.2001	-
S6	17-19.10.2001	19.10.2001	18.10.2001 : a b c
S7	24-26.10.2001	26.10.2001	25.10.2001 : c
S8	31.10-2.11.2001	02.11.2001	01.11.2001 : c
S9	07-09.11.2001	09.11.2001	08.11.2001 : c
S10	14-16-11.2001	16-11.2001	15.11.2001 : c
S11	21-23-11.2001	23-11.2001	22.11.2001 : c
S12	28-30-11.2001	30-11.2001	29.11.2001 : c
S13	05-07.12.2001	07.12.2001	-
S14	12-14.12.2001	14.12.2001	-
S15	19-21.12.2001	21.12.2001	-
C1	30.01-01.02.2002	Pas de traitement	03.01.2002 : b c
C2	19-21.03.2002	Pas de traitement	21.03.2002 : b c
C3	21-23.05.2002	Pas de traitement	23.05.2002 : b c
C4	16-18.07.02	Pas de traitement	30.07.2002 : a b c

Quinze campagnes hebdomadaires ont été conduites entre septembre 2001 et décembre 2001. Elles ont été suivies par une phase de contrôle de l'infestation résiduelle sur les parcelles. Les températures moyennes journalières et les pluviométries journalières relevées pendant la période de l'étude sur les stations de Pouembout (à proximité de la tribu de Paouta) sont présentées dans les graphiques de l'annexe 8.

Matériel et méthode

Milieu retenu pour l'essai

La station en caférie proposée est une parcelle familiale située dans la tribu de Paouta. Les raisons de choix sont : la taille de la parcelle, qui permet les répliques de traitements et de témoins, l'existence de données antérieures sur cette caférie, l'accord et l'intérêt des propriétaires pour cette expérimentation.

Travaux de terrain

Ils ont consisté en :

- une phase de préparation de la caférie en début d'étude ; la caférie, délaissée en raison de la présence de la fourmi, était envahie par de nombreux adventices et quasiment en friche ; elle a été nettoyée et les caféiers ont été recépés fin août 2001 ; aucune autre opération d'entretien n'a été pratiquée jusqu'à fin décembre 2001, quand la caférie a été sommairement nettoyée, au sabre d'abattis, des adventices les plus envahissantes ;
- une phase de traitements hebdomadaires, accompagnés de contrôles hebdomadaires du niveau des populations sur les parcelles traitées et sur les témoins ; cette phase a comporté 15 campagnes d'échantillonnage aux pièges de Barber et s'est étendue du 12 septembre au 21 décembre 2001 ;
- une phase de contrôle à périodicité bimestrielle pendant le 1^{er} semestre 2002, pour évaluer les conditions de réinfestation des parcelles dans l'hypothèse d'un traitement efficace ; ces contrôles ont été effectués aussi au moyen de pièges de Barber, afin de quantifier les effectifs détectés.

Les dates des campagnes, des traitements et des contrôles subséquents sont récapitulées dans le Tableau 8.3.

Echantillonnage

Dans la caférie, 8 placettes de 7 m x 7 m sont délimitées à l'aide de cordelette et de piquets. Les 8 placettes couvrent une superficie de 392 m². Elles sont repérées et numérotées A1, A2, A3... A8, avec du ruban bicolore de chantier.

Les placettes sont disposées de manière à ce quelles soient les plus distantes possible dans les limites de l'espace offert par la caférie (Figure 8.2). Elles sont espacées de 5 à 10 m. Ce choix n'est qu'un pis-aller puisque, malgré sa taille, cette caférie familiale ne permet pas un plus grand nombre de placettes, ni un plus grand espacement. Les expérimentations en caférie se heurtent en effet au problème de la petite taille des parcelles encore en culture dans les tribus. On a cependant préféré mener l'essai dans une seule station pour éviter les différences d'infestation, de sol et de conditions climatiques qui auraient pu résulter d'une expérimentation dans plusieurs caféries distantes.

Deux pièges de Barber distants d'environ 5m sont posés sur les diagonales de chaque placette et sont relevés 2 jours plus tard. Chaque piège est à poste fixe et numéroté A11, A12, A21, A22... A81, A82. On dispose donc pour la caférie de 16 échantillons par semaine. Six placettes (soit 294m²) sont traitées et 2 placettes (soit 98 m²), assez éloignées l'une de l'autre (A3 et A8) servent de témoin.

Les relevés hebdomadaires ont été au départ planifiés jusqu'à l'arrivée des pluies de la saison chaude humide, prévue fin décembre ou début janvier. L'objectif fixé était d'effectuer 10 campagnes de piégeage hebdomadaires. La campagne 2001 a donné lieu, en définitive, à 15 relevés hebdomadaires.

Traitement

La granulométrie du produit commercial est réduite par mouture au robot ménager pendant un temps d'environ 30 s pour chaque dose de 50 ml, mesurée avant mouture. Cette opération a pour but de faciliter le transport de l'appât par *Wasmannia auropunctata*, qui est une fourmi plus petite que les espèces visées par le produit commercial (*Solenopsis*, *Pheidole*).

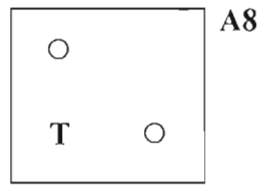
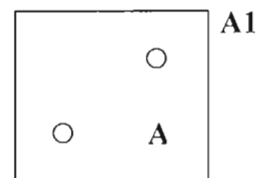
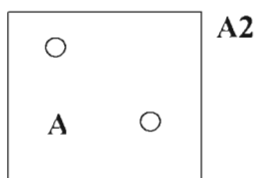
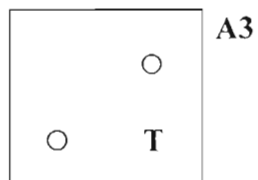
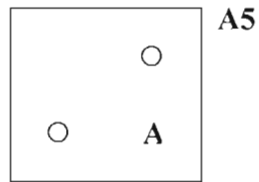
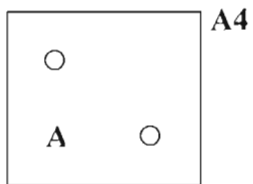
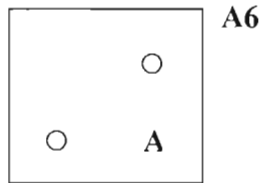
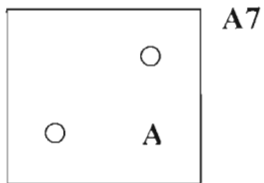


Figure 8.2- Implantation des placettes en caf erie familiale(Paouta)

T : placette t moin
 A : placette trait e
 O : pi ge de Barber



L'Amdro ainsi moulu est appliqué à raison de 16 g (50 ml) par placette de 49 m². Cette dose est supérieure d'environ un tiers à celle préconisée par le fabricant en épandage au champ (5 g pour 20 m² soit 12,25 g / 49 m²). Elle est répartie chaque semaine au pied des plants de café de chaque placette, après le relevé des pièges de Barber qui avaient été mis en place 48 h auparavant.

Chaque placette compte une douzaine de plants de caféiers (6 plants seulement sur la placette A8 mais 13 sur les placettes A4 et A6). Pour A4 et A6, tous les plants sont traités. Pour A8 (6 plants), A7 (9), A5 (11), et A3 (10), on matérialise l'emplacement des plants manquants à l'aide de carreaux de couleur (repérage), en se basant sur un nombre théorique de 12 plants.

Les six placettes traitées sont réparties en 2 groupes de 3 placettes. Pour A1, A2 et A6 on dispose le produit directement au pied de chaque plant (ou à l'emplacement des carreaux qui les représentent) en prenant soin qu'il soit à l'ombre (couverture de feuilles ou de débris végétaux, le soleil dégradant la matière active : Vander Meer & al. 1982). Pour le deuxième groupe A4, A5 et A7, on rajoute systématiquement un carreau au pied de chaque plant, en surélevant un côté par des petits cailloux, et le produit est déposé sous le carreau. Cette manipulation supplémentaire a pour but d'éviter la consommation éventuelle de la semoule de maïs par les poules et poussins en semi-liberté dans la caférie.

Résultats

Données

Le volume des données traitées est de 240 échantillons pour la durée de la campagne de traitement de la saison sèche 2001 (2 échantillons pour chacune des 8 placettes, prélevés pendant 15 semaines S1 à S15). Le nombre des ouvrières de *Wasmannia* capturées pendant ces échantillonnages s'élève à 313241.

S'y ajoutent 64 échantillons correspondant aux contrôles du 1^{er} semestre 2002 (C1 à C4), contrôles effectués tous les 2 mois selon le même protocole (50411 ouvrières de *Wasmannia*).

Tableau 8.4. Caférie de Paouta : moyenne, médiane et dispersion des indices de fourragement absolus (i/p/j) de *Wasmannia* observés sur les placettes au cours des 2 échantillonnages avant traitement (i/p/j : nombres d'individus par piège et par jour, indices arrondis à l'unité)

	Moyenne	Ecart-type	Maximum	Minimum	Médiane
S1	1315	1141,7	3875	90	1046
S2	1240	856,3	2972	161	1212

Populations initiales sur les placettes

Les populations initiales de *Wasmannia* sont fortes sur les 8 placettes de Paouta. La moyenne et la médiane des indices de fourragement sont supérieures à 1000 i/p/j et la moitié des placettes comptent entre 700 et 1500 i/p/j. La distribution entre les placettes est très irrégulière (Tableau 8.4 et Annexe 8.1).

Les indices de l'ensemble des autres fourmis ne montrent pas de tendance générale à la baisse pendant la période de traitement. Trois pics sont remarqués en 3^{ème}, 8^{ème} et 12^{ème} semaine.

Comparaison des placettes traitées et non traitées

Une représentation graphique de l'évolution de ces indices relatifs moyens des placettes traitées et non traitées est donnée figure 8.4. Bien que les données satisfassent aux conditions de normalité, le faible nombre de couples conduit à préférer l'utilisation d'un test non paramétrique.

Les résultats du test de Wilcoxon pour séries appariées effectué sur les données des colonnes « Amdro » et « Témoin » du Tableau 8.5 indiquent une différence significative. L'indice relatif moyen des placettes traitées est inférieur à celui des placettes non traitées (effectifs = 14 W= 91,000 T+ = 91,000 T- = 0,000 P<0,001).

Tableau 8.5. Caférie de Paouta : évolution des indices de fourrage relatifs de *Wasmannia* (S2 à S15 : échantillonnages hebdomadaires en 2001 ; C1 à C4 : contrôles bimestriels en 2002 ; A1 à A8 : indices relatifs de chaque placette ; *Amdro* : indices moyens des placettes traitées ; *Témoin* : indices moyens des placettes témoins)

	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	<i>Amdro</i>	<i>Témoin</i>
S2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
S3	0,869	0,454	0,809	0,228	0,206	0,273	0,709	0,769	0,457	0,789
S4	0,479	0,676	0,721	0,129	0,093	0,211	0,209	0,754	0,299	0,737
S5	0,828	0,664	0,650	0,112	0,107	0,196	0,481	0,630	0,398	0,640
S6	0,733	0,506	0,529	0,102	0,056	0,112	0,491	0,785	0,333	0,657
S7	0,813	0,634	0,671	0,102	0,008	0,122	0,286	1,315	0,327	0,993
S8	0,557	0,286	0,643	0,028	0,006	0,035	0,231	0,805	0,190	0,724
S9	0,624	0,867	0,374	0,409	0,065	0,072	0,490	0,557	0,421	0,465
S10	0,779	0,437	0,451	0,200	0,040	0,041	0,367	0,779	0,311	0,615
S11	0,340	0,303	0,403	0,167	0,009	0,016	0,284	0,415	0,186	0,409
S12	0,327	0,307	0,324	0,399	0,178	0,040	0,178	0,502	0,238	0,413
S13	0,276	0,263	0,483	0,393	0,285	0,051	0,199	0,215	0,245	0,349
S14	0,218	0,175	0,178	0,293	0,200	0,029	0,136	0,200	0,175	0,189
S15	0,129	0,263	0,493	0,030	0,081	0,008	0,118	0,468	0,105	0,481
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C1	0,124	0,159	0,109	0,363	0,732	0,052	0,170	0,191	0,267	0,150
C2	0,159	0,253	0,163	0,418	0,495	0,072	0,307	0,318	0,284	0,241
C3	0,123	0,133	0,180	0,479	1,000	0,098	0,935	0,325	0,461	0,252
C4	0,479	0,504	0,456	1,601	0,606	0,376	1,179	0,282	0,791	0,369

Suivi des populations après traitement

L'évolution des populations de *Wasmannia* après l'arrêt des traitements a été suivie par contrôle bimestriel, au moyen des mêmes pièges, placés exactement aux mêmes sites, afin d'évaluer les modalités de repeuplement des placettes. Les résultats sont donnés dans le Tableau 8.5.

On observe que, pendant tout le premier semestre 2002, l'indice de fourrage relatif de la moyenne des témoins est inférieur à celle des placettes traitées.

Discussion

Place de Wasmannia dans la myrmécofaune des placettes

Les effectifs des ouvrières capturées au cours des 15 semaines d'échantillonnage de la campagne 2001 sont éloquentes : 313241 pour *Wasmannia* contre 1184 pour l'ensemble des autres espèces, soit 265 fois plus. La dominance numérique de *Wasmannia* est écrasante.

Bien que cette dominance soit générale, les effectifs qui la traduisent ne sont cependant pas également répartis sur les placettes échantillonnées. La forte hétérogénéité spatiale des populations de l'envahisseur impose le type d'analyse adopté (comparaison des indices relatifs, c'est à dire rapportés à l'indice initial de la placette).

Figure 8.3. Evolution des indices de fourragement relatifs de *Wasmannia auropunctata* observés sur les placettes traitées (*Amdro*) et non traitées (*Témoin*) dans la caférie de Paouta pendant les 14 semaines d'échantillonnage correspondant à l'application des appâts.

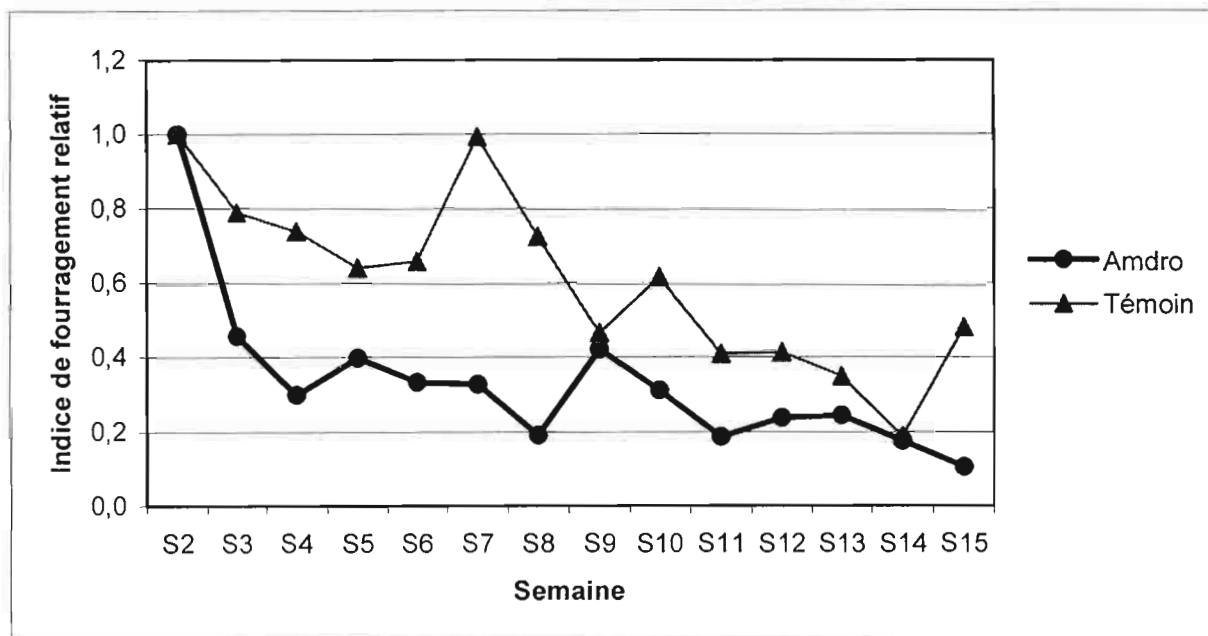
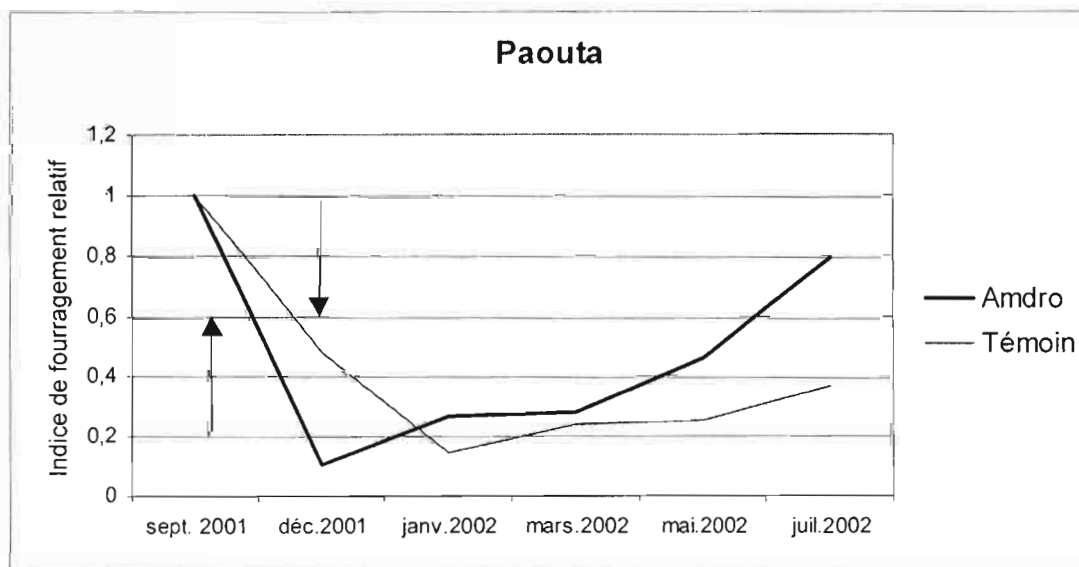


Figure 8.4. Evolution des indice de fourragement relatifs moyens de *Wasmannia auropunctata* observés sur les placettes traitées et témoins de la caférie de Paouta (les flèches indiquent le début et la fin de l'application d'Amdro)



Effet des traitements

La baisse des indices relatifs moyens des placettes traitées est plus marquée que celle des placettes non traitées et la courbe de ces indices reste toujours au-dessous de celle des témoins. Ceci peut être interprété comme un effet antagoniste significatif du traitement. Cependant, *Wasmannia* n'a disparu d'aucune des placettes traitées, même si les effectifs capturés les dernières semaines sont parfois très faibles.

L'évolution des populations après l'arrêt des traitements est surprenante (Figure 8.4). Le pic de population normalement attendu en mars-avril n'apparaît pas, ce qui peut être encore porté au crédit du traitement. Mais les indices de fourrage relatifs sont plus élevés sur les placettes traitées que sur les témoins et 2 d'entre elles retrouvent, dès le mois de mai, les indices observés en début d'expérience.

Si on rapproche ces observations de l'absence d'éradication localisée, on peut s'interroger sur la diffusion du produit de traitement, par une exportation active bien au-delà des limites des placettes. Cette diffusion biaiserait la comparaison des situations traité/témoin, d'une part parce qu'elle agirait sur les populations des placettes non traitées, d'autre part parce qu'elle équivaldrait à une dilution de la dose appliquée sur les placettes.

Essai de contrôle en forêt sclérophylle envahie

La forêt sclérophylle est une priorité pour la conservation (Jaffré & Veillon 1994). Or la « fourmi électrique » prospère particulièrement dans les reliques de forêt sclérophylle, où elle envahit massivement la litière et où elle monopolise les ressources présentes jusque dans la canopée forestière. La saturation du milieu a ces conséquences très sérieuses pour la faune de ces zones à haute valeur de conservation, alors même qu'elles sont relativement intactes au plan floristique. Les perturbations les plus sensibles intéressent la faune de la litière (fourmis, pseudo-scorpions, araignées, collembolés...), mais l'impact est sensible jusqu'au niveau des vertébrés endémiques comme les geckos (Jourdan 1999, Jourdan & al. 2001). L'observation d'une prédation sur des insectes visitant les fleurs en milieu envahi fait aussi craindre des conséquences pour la pollinisation des essences endémiques.

Le consensus acquis pour la conservation de la forêt sclérophylle, qui est le milieu naturel le plus menacé de Nouvelle-Calédonie, incite donc à s'intéresser activement aux possibilités d'un contrôle de l'envahisseur dans ce milieu. Parallèlement au second essai en caféerie familiale, on a donc testé l'efficacité de la technique d'appâts toxiques.

La zone de forêt sclérophylle étudiée est la forêt sclérophylle de Pindaï. Les raisons de ce choix sont : l'importance de Pindaï pour la conservation de la forêt sclérophylle, l'existence de travaux antérieurs sur l'invasion de la forêt, l'existence d'une zone non encore envahie pour laquelle il est nécessaire d'entreprendre des actions de protection et une situation qui se prête bien à un essai de stabilisation d'un front d'invasion.

Objectif

Comme pour le second essai en caféerie, on teste l'efficacité d'un traitement intensif au moyen d'un appât toxique du commerce (AmdroTM) en applications hebdomadaires, traitement effectué pendant la saison sèche et mis en œuvre en tenant compte des résultats de l'essai antérieur de cet appât en Nouvelle-Calédonie. Il s'agit, là encore de tenter une éradication locale de l'envahisseur.

Matériel et méthode

Travaux de terrain

Ils ont comporté des opérations symétriques de celles effectuées en caféerie de Paouta (voir ci-dessus) :

- la délimitation des parcelles de traitement et des parcelles témoins dans la zone envahie (août-septembre 2001) ;

- des traitements hebdomadaires accompagnés de contrôles hebdomadaires du niveau des populations de *Wasmannia* sur les parcelles traitées et sur les témoins, de septembre à décembre 2001 ;
- le contrôle bimestriel de l'évolution des populations de *Wasmannia* au 1^{er} semestre 2002.

Les dates des campagnes, des traitements et des contrôles subséquents sont dans le Tableau 8.3.

Echantillonnage

L'échantillonnage est réalisé simultanément à celui qui est fait en caférie : les poses et les relevés des pièges ont lieu les mêmes jours.

Huit placettes de 7 m x 7 m (superficie totale : 392 m²) sont délimitées à l'aide de cordelette et de piquets, puis numérotées I1, I2, I3, ... I8, avec des rubans de chantier. Les placettes sont disposées sur deux lignes parallèles de 4 placettes et leurs limites sont distantes d'environ 7 m. L'espace disponible en forêt n'est pas limité comme en caférie : le choix du même nombre de placettes et d'un espacement du même ordre procède d'un souci d'homogénéité de l'expérimentation dans les 2 milieux.

Comme pour l'essai en caférie, 2 pièges de Barber distants d'environ 5 m sont placés sur la diagonale de chaque placette, posés chaque semaine et relevés 2 jours plus tard. Ils sont aussi à poste fixe et numérotés : I11, I12, I21, I22, ... I81, I82.

Avec 8 placettes, on dispose de 16 échantillons par semaine. Six placettes (soit 294 m²) sont traitées et 2 placettes (soit 98 m²) assez éloignées l'une de l'autre (I4 et I7) servent de témoin (Figure 8.5).

Traitement

La quantité d'appâts et la périodicité du traitement sont identiques à celles de l'essai en culture de café (16 g de granulés, soit 50 ml par placette, en application hebdomadaire), mais la densité et l'irrégularité naturelle de la végétation forestière ne permettent pas de traiter au pied de chaque arbre.

Des carreaux de couleur sont donc utilisés pour matérialiser 12 points de traitement régulièrement espacés sur la placette, afin que la dispersion du produit soit homogène et que son application soit systématique. L'altération de la matière active des appâts par le rayonnement solaire direct est limitée en prenant soin de disposer l'appât sous des feuilles sèches.

Résultats

Données

Le volume des données traitées est de 240 échantillons pour la durée de la campagne de traitement de la saison sèche 2001 (2 échantillons pour chacune des 8 placettes, prélevés pendant 15 semaines, S1 à S15). Un total de 33629 ouvrières de *Wasmannia* a été capturé pendant ces échantillonnages.

S'y ajoutent 64 échantillons correspondant aux contrôles du 1^{er} semestre 2002 (C1 à C4), effectués tous les 2 mois selon le même protocole (5435 ouvrières de *Wasmannia*) et 21 échantillons de Barber (7 par contrôle), prélevés à l'extérieur du périmètre de l'expérimentation lors des contrôles C2, C3 et C4 pour obtenir une information sur le niveau des populations de l'envahisseur autour de cette zone (2659 ouvrières de *Wasmannia*).

Populations initiales sur les placettes

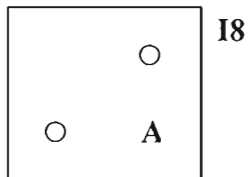
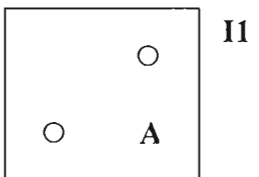
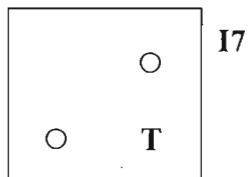
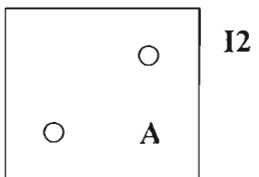
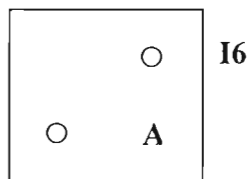
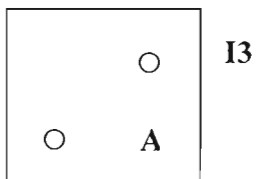
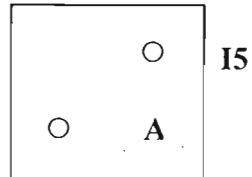
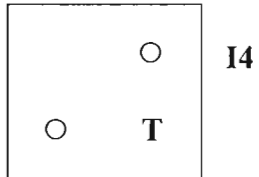
Les populations de *Wasmannia* observées sur les 8 placettes de Pindaï sont modérées. La moyenne et la médiane des indices de fourragement sont cependant supérieures à 100 i/p/j et la moitié des placettes environ comptent entre 100 et 200 i/p/j. La distribution entre les placettes est très irrégulière (Tableau 8.6 et Annexe 8.).

**Figure 8.5 - Implantation des placettes
en forêt sèche de Pindäi**

T : placette témoin

A : placette traitée

○ : piège de Barder



Les populations des autres espèces de fourmis sont extrêmement faibles : l'indice de fourragement est généralement inférieur à 1 i/p/j et le maximum observé n'atteint pas 3 i/p/j (Annexe du chapitre). Leur distribution entre les placettes est aussi irrégulière.

Tableau 8.6. Forêt de Pindaï : moyenne, médiane et dispersion des indices de fourragement (i/p/j) de *Wasmannia* observés sur les placettes au cours des 2 échantillonnages avant traitement (I/p/j : nombres d'individus par piège et par jour, indices arrondis à l'unité)

	Moyenne	Ecart-type	Maximum	Minimum	Médiane
S1	115	49,3	206	36	113
S2	154	78,0	270	44	141

Evolution des populations

Les effectifs des captures d'ouvrières de *Wasmannia* et les indices de fourragement absolus observés sur chaque placette pendant les 15 semaines d'échantillonnage de la campagne de traitement 2001 sont donnés en Annexe 8. . Les données relatives aux autres espèces de la myrmécofaune sont en Annexe 8..

Une représentation graphique de l'évolution des indices de fourragement moyens, sur les placettes traitées et non traitées, est donnée en Annexe 6 pour *Wasmannia* et en Annexe 8. pour l'ensemble des autres espèces de fourmis présentes

Sur les placettes traitées, les indices de fourragement de *Wasmannia* montrent une tendance à la baisse pendant la période d'observation de 2001, avec 2 rebonds en 5^e et 12^e semaine. La position de la courbe du témoin est nettement au dessus de la courbe des placettes traitées jusqu'en 11^e semaine, où les effectifs capturés sont partout très faibles. Comme pour Paouta, cette observation doit être interprétée et corrigée en fonction des effectifs des populations initiales sur les placettes (voir traitement des indices relatifs). On remarque un double rebond de la courbe du témoin en 7^{ème} et 10^{ème} semaines.

Les indices de l'ensemble des autres fourmis restent voisins de zéro pendant toute la période, mais on remarque un pic très marqué dans les témoins, moins marqué dans les placettes traitées, en 9^e et 10^e semaines.

Comparaison des placettes traitées et non traitées

Une représentation graphique de l'évolution de ces indices relatifs moyens est donnée figure 8.6. Le faible effectif des séries conduit à utiliser un test non paramétrique.

Les résultats du test de Wilcoxon pour séries appariées effectué sur les données des colonnes « Amdro » et « Témoin » du Tableau 8.7 n'indiquent pas de différence significative. L'indice relatif moyen des placettes traitées n'est pas significativement inférieur à celui des placettes non traitées (effectifs = 14 W= 14,000 T+ = 52,500 T- = -38,500 P= 0,635).

Suivi des populations après traitement

Comme pour Paouta, le suivi de l'évolution des populations par contrôle bimestriel après l'arrêt des traitements a adopté le même protocole qu'en 2001. Les résultats sont donnés dans le Tableau 8.7.

Jusqu'à la fin mai 2002, l'indice de fourragement relatif de la moyenne des témoins équivaut à celui des placettes traitées. Il lui est supérieur à la fin de juillet. Les indices absolus moyens sont constamment inférieurs à l'indice de référence observé en septembre 2001, avant le début des traitements. Un seul indice de placette a dépassé la référence initiale (placette 8, en mai 2002) ; cette placette fait partie du groupe des placettes traitées.

Tableau 8.7 - Forêt de Pindaï : évolution des indices de fourragement relatifs de *Wasmannia* (S2 à S15 : échantillonnages hebdomadaires en 2001 ; C1 à C4 : échantillonnages bimestriels en 2002; I1 à I8 : indices relatifs de chaque placette ; Amdro : indices moyens des placettes traitées ; Témoin : indices moyens de placettes témoins)

	I1	I2	I3	I4	I5	I6	I7	I8	Amdro	Témoin
S2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
S3	0,717	0,101	0,398	1,548	0,848	0,856	2,908	0,938	0,643	2,228
S4	1,008	0,166	0,178	0,688	0,463	0,524	1,090	4,333	1,112	0,889
S5	1,451	0,150	0,386	1,419	0,996	1,073	1,041	5,712	1,628	1,230
S6	2,252	0,090	0,349	1,500	0,479	0,558	1,254	3,198	1,154	1,377
S7	0,751	0,065	0,088	1,281	0,306	0,148	1,057	1,559	0,486	1,169
S8	0,711	0,034	0,051	0,312	0,074	0,005	0,270	1,644	0,420	0,291
S9	0,115	0,021	0,015	0,509	0,028	0,014	0,193	0,192	0,064	0,351
S10	0,352	0,024	0,013	0,372	0,009	0,023	0,152	0,147	0,095	0,262
S11	0,215	0,016	0,003	0,023	0,009	0,000	0,014	0,079	0,054	0,018
S12	1,661	0,062	0,252	0,338	0,085	0,016	0,043	0,305	0,397	0,191
S13	0,084	0,019	0,008	0,045	0,004	0,004	0,023	0,034	0,025	0,034
S14	0,005	0,005	0,010	0,025	0,002	0,000	0,000	0,011	0,005	0,012
S15	0,223	0,025	0,031	0,061	0,005	0,005	0,006	0,034	0,054	0,034
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C1	0,273	0,13	0,126	0,228	0,067	0,005	0,002	0,226	0,138	0,115
C2	0,265	0,062	0,128	0,253	0,055	0,002	0,018	0,367	0,146	0,136
C3	0,612	0,257	0,424	0,614	0,426	0,476	0,898	1,582	0,629	0,756
C4	0,304	0,126	0,444	0,506	0,164	0,198	0,342	0,525	0,294	0,424

Discussion

Place de Wasmannia dans la myrmécofaune des placettes

Les effectifs des ouvrières capturées au cours des 15 semaines d'échantillonnage de la campagne 2001 sont de 33629 pour *Wasmannia* contre 570 pour l'ensemble des autres espèces, soit 60 fois plus. La dominance numérique de *Wasmannia* est encore très forte. Comme à Paouta, la forte hétérogénéité spatiale des populations de l'envahisseur a imposé le type d'analyse adopté (comparaison des indices relatifs, c'est à dire rapportés à l'indice initial de la placette).

Effet des traitements

Les courbes des indices relatifs moyens des placettes traitées et témoins se chevauchent tout au long de la période d'échantillonnage : l'absence de différence significative n'est donc pas surprenante. Il faut cependant remarquer que les effectifs capturés sont faibles ou très faibles, ce qui accroît fortement la dispersion relative des observations (et une variation du nombre d'individus de 1 à 2 n'a pas la même signification qu'une variation de 500 à 1000). Enfin, bien qu'à des niveaux beaucoup plus faibles qu'à Paouta, *Wasmannia* est constamment détectée sur les placettes, à l'exception des placettes 6 et 7 où elle n'est pas capturée en 14^e semaine mais où elle est de nouveau détectée la semaine suivante.

Figure 8.6. Evolution des indices de fourrage relatifs de *Wasmannia auropunctata* observés sur les placettes traitées (*Amdro*) et non traitées (*Témoin*) dans la forêt de Pindaï pendant les 14 semaines d'échantillonnage correspondant à l'application des appâts.

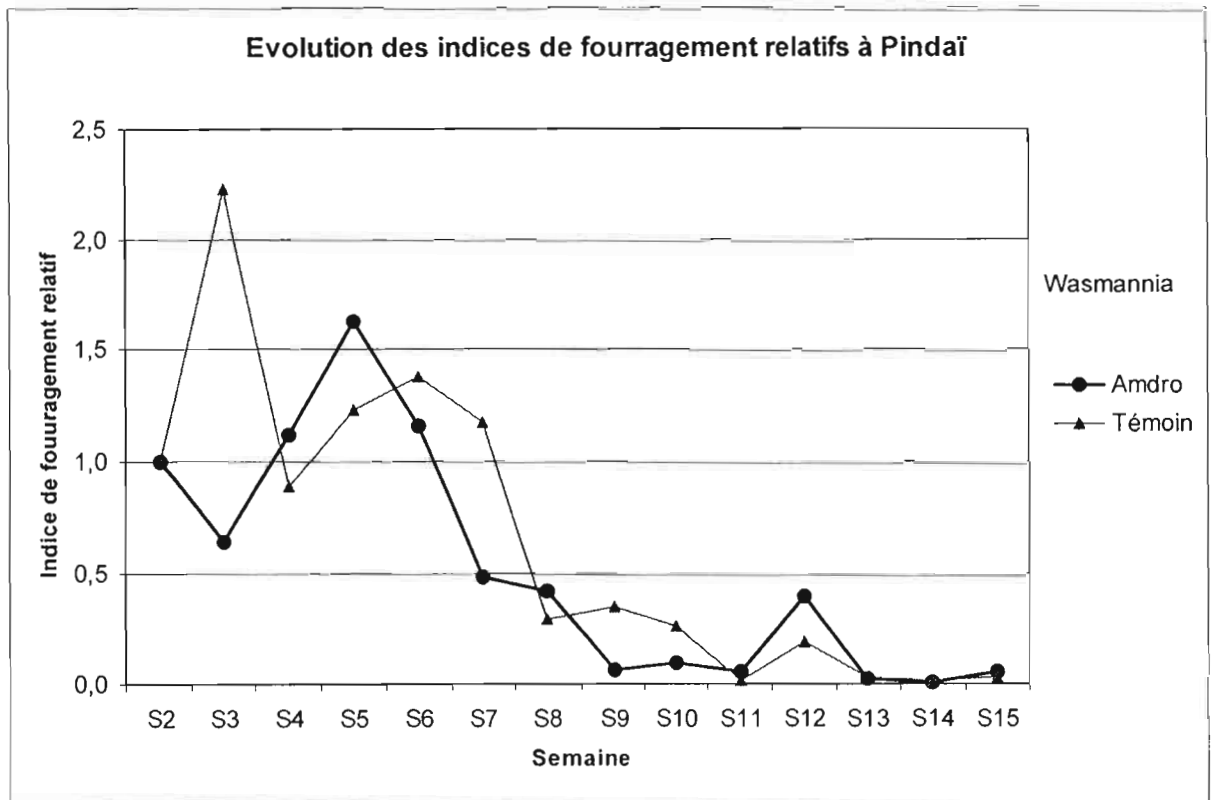
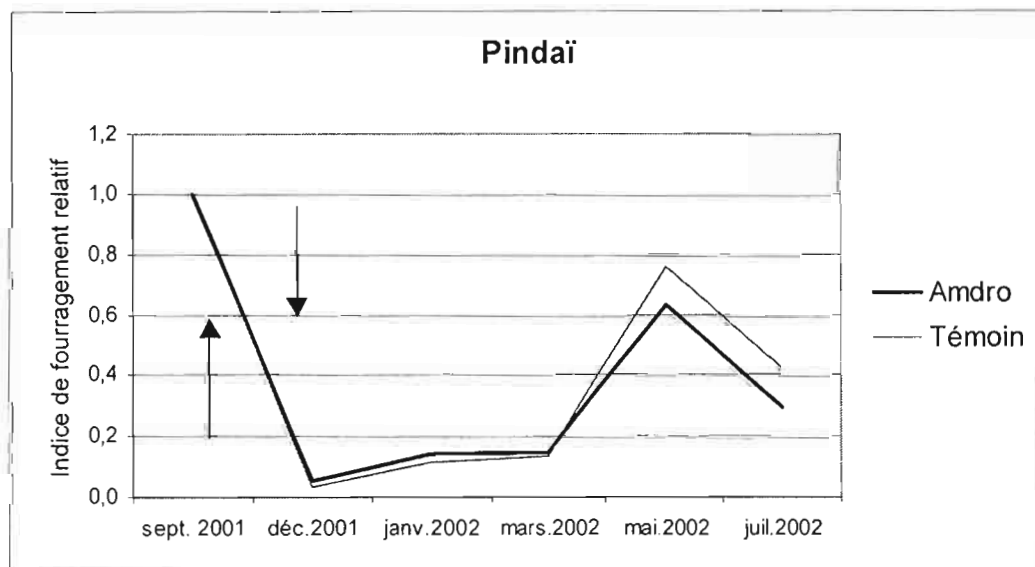


Figure 8.7. Evolution des indices de fourrage relatifs moyens de *Wasmannia auropunctata* observés sur les placettes traitées et témoins de la forêt de Pindaï (les flèches indiquent le début et la fin de l'application d'Amdro)



Compte tenu de l'évolution des témoins non traités, rapprochée de nos connaissances sur le cycle des populations de *Wasmannia* en Nouvelle-Calédonie, la tendance à la baisse observée sur l'ensemble des placettes pendant le traitement peut être, en partie, liée à un facteur général saisonnier.

Le pic de population attendu en mars-avril n'est pas observé et ce maximum se manifeste fin mai (Figure 8.7). Pendant le 1^{er} semestre 2002, on n'observe pas, comme à Paouta, un fourragement supérieur de *Wasmannia* dans les placettes traitées : le fourragement de la moyenne des témoins équivaut à celui des placettes traitées jusqu'à la fin juillet où il lui est supérieur. Ici encore, on n'observe pas d'éradication et on peut se demander si l'absence de démarcation sensible entre les résultats des traités et des témoins ne traduit pas, pour une part, une diffusion du produit au-delà des limites des placettes.

Essai de contention de *Wasmannia* sur un front d'invasion en forêt sclérophylle

Objectif

Le but de l'expérimentation est de vérifier s'il est possible, en utilisant cet appât toxique, de contenir l'envahisseur, ou même de le faire reculer, tout en appréciant l'impact du traitement sur les autres espèces de la myrmécofaune forestière.

L'emplacement de la zone de front entre *Wasmannia auropunctata* et les autres espèces de la myrmécofaune présentes dans cette zone de forêt sèche n'était connu qu'approximativement, par la localisation d'une extrémité de ce front sur la lisière d'un chemin forestier traversant la zone envahie.

L'opération a donc nécessité la détection et la délimitation précise du front d'invasion. On a ensuite cherché à savoir s'il était possible de stabiliser ce front par des traitements à l'Amdro, voire de le faire reculer. Parallèlement, on a recherché l'impact potentiel de tels traitements sur la myrmécofaune établie dans ce milieu forestier avant l'arrivée de l'envahisseur.

Matériel et méthode

Méthode des pièges attractifs

La méthode des pièges de Barber impose un effort très important d'échantillonnage (temps de pose et de relevé, attente, dénombrement). Cet effort doit être adapté à une étude où il n'est pas nécessaire d'estimer avec précision la densité des populations de *Wasmannia*. Pour l'étude du front, on a donc choisi d'utiliser des pièges attractifs, dont la mise en œuvre et l'exploitation sont beaucoup moins contraignantes.

Ces pièges (de détection et non d'interception) permettent de repérer la présence éventuelle de *Wasmannia* et, avec certaines limitations, de recenser les autres espèces de la litière en un point donné. Ils sont constitués par des supports cylindriques denses de coton (rouleaux dentaires : L 37 mm x D 8 mm) imbibés d'huile de soja (attractif) et placés pendant 2 heures sur un rectangle de papier d'aluminium (6 cm x 4 cm). Lors de la pose, la litière est écartée sur une surface d'environ 10 cm de diamètre afin de faciliter la détection des espèces qui ne seraient pas sur le piège au moment de l'observation, en particulier les plus timides qui seraient chassées par l'approche de l'observateur. Après 2 heures d'attente, toutes les espèces présentes sur les pièges ou à côté sont notées. Les espèces dont l'identification à vue est difficile sont récoltées pour vérification au laboratoire.

Cette méthode de détection comporte de nombreux biais : attirance variable des espèces par l'huile de soja, mode de recrutement des fourrageurs, capacité de certaines espèces à monopoliser la ressource, donc à masquer la présence des autres, probabilité faible de détecter des espèces qui ne seraient pas terrioles, difficulté de mettre en évidence les espèces cryptiques de ce compartiment. Mais elle est bien adaptée à la détection de *Wasmannia* (Le Breton 1999) et suffisamment sensible pour révéler la présence des principales fourmis actives sur le site.

Travaux de terrain

La première étape a été la délimitation (forme et position) du front, qui n'est pas rectiligne. Pour cela, plusieurs layons approximativement orthogonaux sont tracés en s'aidant d'un compas de relèvement, afin de délimiter un réseau de lignes perpendiculaires espacées de 10 m. La détection de *Wasmannia* est entreprise aux mailles de ce réseau. La maille est ensuite resserrée à 5 m dans la zone de front identifiée.

Cette détection a permis de matérialiser 3 layons de 120 m en ligne brisée (notés A, B et C) qui recouvrent cette zone de front. Sur chacun d'eux sont marqués 24 points, distants de 5 m. Ces 72 points servent de repère pour l'application du traitement et le suivi des populations (Figure 8.8).

Echantillonnage

La première semaine, la détection a été faite systématiquement à chacune des 72 mailles du réseau (layons A, B et C). Les résultats obtenus les semaines suivantes ont conduit à effectuer cette détection uniquement sur la ligne la plus en arrière du front (layon C). Les contrôles de janvier, mars et mai 2002 ont porté sur les layons B et C. Celui de juillet 2002 a porté, comme le premier contrôle, sur l'ensemble des 3 layons.

Traitement

A partir du 18 octobre 2001, les appâts sont déposés systématiquement aux 72 points de la grille, à la dose de 1,8 g d'Amdro par point. La concentration moyenne correspondante est de 1,07 kg/ha. On rappelle qu'on a traité les placette de la zone envahie à la dose de 3,2 kg/ha et que celle préconisée par le fabricant est de 2,5 kg/ha. Ce traitement hebdomadaire, couvrant une superficie d'environ 1200 m², a été fait pendant 4 semaines consécutives (S6 à S9).

Données analysées

On ne dispose pas d'un autre front pouvant servir de témoin. Cette expérimentation vise donc, pragmatiquement, à acquérir des informations sur le nombre de traitements nécessaires avant la disparition de *Wasmannia* de la zone de front, sur l'incidence des traitements sur la myrmécophage locale et sur la persistance de l'effet du traitement.

Les données recueillies concernent la fréquence (occurrence) de l'envahisseur et des autres espèces de fourmis, observée sur les appâts de tout ou partie des layons constituant le maillage du front. Les 3 layons ont été étudiés en début et en fin d'expérience. Le layon le plus proche de la zone envahie (layon C), qui était la zone la plus fréquentée par *Wasmannia*, a été suivi toutes les semaines entre le 18 octobre et les 29 novembre 2001. Le layon B a été réexploré dès le contrôle de janvier 2002, puis le layon A après la réapparition de *Wasmannia* sur le layon B.

Résultats

Les fréquences observées sont résumées dans le Tableau 8.8. Les tableaux donnant l'identité et la position des espèces relevées sur les appâts sont donnés dans l'annexe du chapitre.

Présence de *Wasmannia*

En début d'expérience, *Wasmannia* occupe pratiquement tous les appâts du layon le plus proche de la zone envahie (layon C), les trois-quarts de ceux disposés à 5 m de distance (layon B) et le tiers de ceux disposés à 10 m (layon A). Après le 3^e traitement, sa présence n'est plus décelée sur le layon le plus exposé à l'invasion.

Wasmannia est à nouveau détectée (5% des appâts) sur ce layon à partir de mars 2002, mais n'est pas détectée sur le layon suivant. Elle réapparaît sur le layon B en mai 2002 (8% des appâts). Elle est réinstallée sur les 3 layons en juillet. Elle occupe alors moins de la moitié des appâts du layon C et moins de 20% de ceux des layons B et A.

Tableau 8.8. Fréquence des occurrences de *Wasmannia* et des autres espèces de la myrmécofaune observées sur le front d'invasion de la forêt de Pindaï (les dates des contrôles S6 à S12 et C1 à C4 sont données dans le Tableau 8.1)

	Layon A			Layon B			Layon C		
	<i>Wasmannia</i>	Autres fourmis	Appâts visités	<i>Wasmannia</i>	Autres fourmis	Appâts visités	<i>Wasmannia</i>	Autres fourmis	Appâts visités
S6	0,33	0,88	0,92	0,75	0,75	1,00	0,96	0,50	0,96
S7	-	-	-	-	-	-	0,46	0,46	0,71
S8	-	-	-	-	-	-	0,08	0,17	0,21
S9	-	-	-	-	-	-	0,00	0,66	0,66
S10	-	-	-	-	-	-	0,00	0,74	0,74
S11	-	-	-	-	-	-	0,00	0,78	0,78
S12	-	-	-	-	-	-	0,00	0,79	0,79
C1	-	-	-	0,00	0,92	0,92	0,00	0,79	0,79
C2	-	-	-	0,00	0,66	0,66	0,05	0,62	0,62
C3	-	-	-	0,08	0,58	0,63	0,46	0,50	0,71
C4	0,17	0,29	0,46	0,17	0,33	0,50	0,42	0,50	0,75

Présence d'autres espèces de la myrmécofaune

Dix espèces de fourmis ont été observées sur les appâts, ou à proximité immédiate des appâts. Ce sont les Formicinae *Brachymyrmex obscurior*, *Plagiolepis alluaudi*, *Anoplolepis gracilipes* et *Paratrechina sp. (minutula ?)*; les Myrmicinae *Cardiocondyla emeryi*, *Tetramorium simillimum* et *Solenopsis geminata*; les Dolichoderinae *Tapinoma melanocephalum* et *Ochetellus glaber*. On remarque que ces espèces sont toutes introduites, sauf *Ochetellus glaber* qui est native. Ces observations confirment le caractère dégradé des reliques forestières sclérophylles au plan faunistique et, indirectement, leur grande fragilité.

On observe une forte antinomie entre la présence de *Wasmannia* sur les appâts et celle de l'ensemble des autres espèces de la myrmécofaune. Le calcul du coefficient de corrélation de rang de Spearman sur les couples des données d'occurrence sur les appâts de *Wasmannia* et des autres fourmis (tableau 6) donne une corrélation négative significative ($r = -0,505$, $P=0,03$).

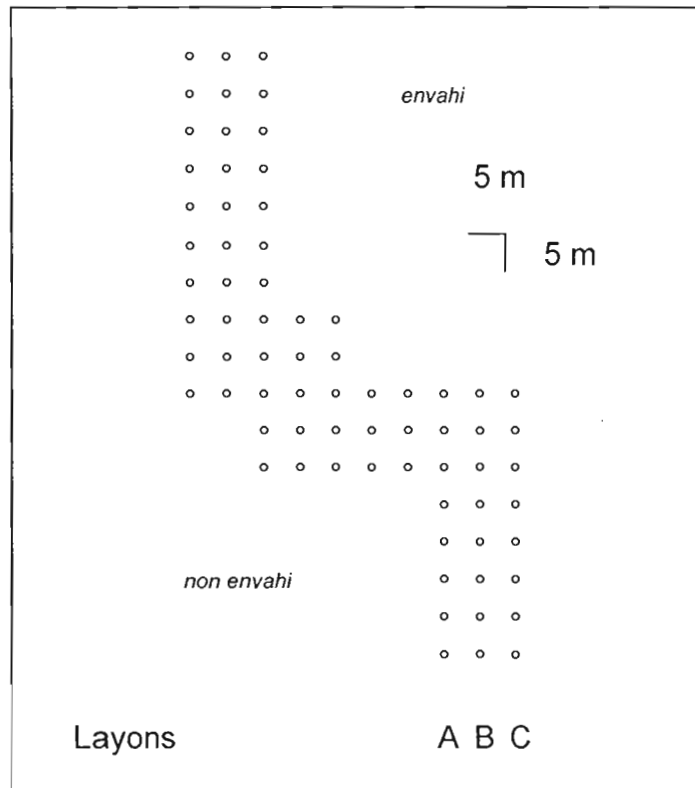
Discussion

La disparition de *Wasmannia* de la zone de front après 3 semaines de traitement est un résultat positif notable. La sensibilité de la technique des appâts à l'huile de soja dans la détection de *Wasmannia* n'est pas une cause artificielle de cette absence. Il est en effet démontré que la sensibilité de ces appâts équivaut à celle des pièges de Barber qui ont été utilisés pour le suivi des placettes (Le Breton 1999).

Parallèlement, il est intéressant de constater que la baisse dans la fréquentation des appâts par les autres espèces, observée après les 2 premiers traitements, est suivie d'un accroissement régulier et très marqué, qui persiste jusqu'en janvier 2002. On peut admettre que l'influence du traitement est beaucoup plus marquée sur l'envahisseur que sur la faune pré-établie et que l'élimination relativement sélective de *Wasmannia* se fait au bénéfice du reste de la myrmécofaune détectée dans cette zone. Il s'agit toutefois d'une myrmécofaune déjà altérée : ainsi, *Ochetellus glaber* (seule espèce native identifiée avec certitude sur les appâts) est une opportuniste, capable de la même façon d'exploiter des appâts dans les zones de front d'invasion de *Pheidole megacephala* au Queensland (Vanderwoode & al. 2000).

On peut cependant conclure que, dans les conditions de l'essai, l'application d'Amdro a un effet positif significatif sur la contention du front d'invasion dans un milieu particulièrement pénétrable par les populations de la fourmi électrique.

Figure 8.8. Détection de *Wasmannia* sur le front d'invasion en forêt de Pindaï
(° : sites des appâts sur les 3 layons prospectés en limite des zones envahies et non envahies)



Discussion de l'effet des traitements appliqués

On discutera ici plus particulièrement les résultats observés lors du second essai en caférie et des essais en forêt sèche, en placettes comme sur le front d'invasion. On tentera de dégager une conclusion quant à l'intérêt et la praticabilité de cette approche du contrôle de *Wasmannia auropunctata* et on discutera des alternatives envisageables.

Connaissances antérieures sur l'invasion des milieux traités

On ne dispose pas d'information précise sur la date de l'invasion de la caférie de Paouta et de la forêt de Pindaï. L'une et l'autre sont très largement antérieures au début de l'étude.

La caférie était partiellement infestée en 1998 « depuis quelques années », quand la station a été comprise dans une étude visant à identifier des facteurs généraux de l'environnement susceptibles d'expliquer les fortes différences d'expression de l'envahisseur en Nouvelle-Calédonie (Chazeau & al. 2000). Les indices de fourrage relevés à cette occasion sont résumés dans le Tableau 8.9.

Les indices de fourrage de *Wasmannia* relevés sur l'ensemble des placettes, lors des 2 premiers contrôles hebdomadaires en septembre 2001 (avant le début de l'application d'Amdro), donnent une

valeur moyenne de 1277,4 i/p/j pour la parcelle. Cet indice équivaut à l'indice observé le même mois en 1998. On considère donc que l'expérience s'est déroulée dans des conditions d'infestation « normales » pour cette caférie.

Tableau 8.9. Indices de fourragement absolus (i/p/j) de *Wasmannia auropunctata* et des autres fourmis, observés dans la caférie de Paouta entre mars 1998 et mars 1999

	Mars 1998	Mai 1998	Juil 1998	Sept 1998	Nov. 1998	Janv. 1999	Mars 1999
<i>Wasmannia</i>	3136,59	298,14	399,25	1175,34	368,77	397,52	524,84
Autres fourmis	0,64	0,04	0,04	1,04	1,21	0,68	0,14

Tableau 8.10. Indices de fourragement absolus (i/p/j) de *Wasmannia auropunctata* et des autres fourmis, observés dans la forêt de Pindaï entre novembre 1994 et juillet 1995

	Novembre 1994	Janvier 1995	Avril 1995	Juillet 1995
<i>Wasmannia</i>	516,46	3019,63	3134,86	2157,74
Autres fourmis	0,01	0,03	0,00	0,01

La forêt de Pindaï était largement et fortement infestée avant 1995. Jourdan (1999) a observé des populations très denses dans une parcelle située à environ 150 m de celle de l'étude (Tableau 8.10), les plus faibles (en novembre) étant encore 4 fois supérieures à nos données. Andres (2001) a étudié, en avril et mai 2001, les structures de nidification de *Wasmannia* à proximité immédiate de la zone de l'étude actuelle : les dénombrements effectués sur 40 quadrats d'1 m² fournissent une moyenne de 19,6 agrégats ou « nids » par m², pour une population d'ouvrières de 2045 i/m². Ces données indiquent que l'étude s'est déroulée dans une zone encore densément colonisée par *Wasmannia*, même si l'indice de fourragement mesuré aux pièges de Barber est inférieur à ce qui a pu être observé antérieurement dans la même forêt.

Effet du traitement des placettes

Le tableau 8.11 résume les indices de fourragement absolus (i/p/j) relevés au cours de l'étude en caférie (moyennes mensuelles des indices relevés à chaque contrôle hebdomadaire). Rapprochées des indices mesurés avant le début des traitements, ces données devraient conduire à porter un jugement positif sur l'effet des traitements. Il faut, en fait, les relativiser en fonction de l'hétérogénéité de la répartition de *Wasmannia* dans la caférie. Cette correction effectuée, on constate que la courbe des indices relatifs moyens des placettes traitées est bien toujours au-dessous de celle des témoins, illustrant une différence qui est statistiquement significative. Ceci peut être interprété comme la traduction d'un effet réel du traitement appliqué.

Tableau 8.11. Indices de fourragement absolus (i/p/j) de *Wasmannia* observés dans la caférie de Paouta entre septembre 2001 et juillet 2002 (période de traitement en grisé)

	Sept. 2001	Oct. 2001	Nov. 2001	Déc. 2001	Janv. 2002	Mars 2002	Mai 2002	Juil. 2002
Amdro	472,46	361,43	267,33	138,60	141,92	194,21	322,88	629,75
Témoin	1834,13	1843,75	1283,53	765,96	377,63	612,38	636,50	808,63

En forêt sclérophylle par contre, la différence induite par le traitement n'est pas statistiquement significative. Cette différence avec Paouta est peut être une conséquence du niveau beaucoup plus faible des populations de *Wasmannia*, couplé avec la permanence de l'envahisseur sur l'ensemble de la zone d'expérience. L'effondrement des populations, dans les témoins comme dans les placettes traitées, biaise l'analyse.

Dans les 2 cas, le niveau final des populations est très bas. Ce résultat positif doit être aussi attribué, pour une part, aux variations saisonnières. Il importe donc de le remettre en perspective avec l'objectif fixé : l'éradication de l'envahisseur sur une surface limitée. C'est la recherche de cette éradication qui a motivé le choix de la saison du traitement, afin que la pression de l'empoisonnement s'applique à des populations saisonnièrement réduites, subissant simultanément le stress des conditions naturelles. Or, il est clair que cette éradication n'a pas été obtenue.

L'effet du traitement appliqué doit aussi être évalué en analysant l'évolution du niveau des populations de *Wasmannia* au premier semestre 2002, après l'arrêt des traitements. En caférie comme en forêt sèche, les populations n'ont pas retrouvé leur niveau initial à la fin des observations (juillet 2002), mais se sont reconstituées lentement à un niveau variant entre 60% et 80% du niveau initial de septembre 2001 (Figure 8.4 et 8.7). Le jeu des facteurs saisonniers (hiver austral) laisse prévoir que ce niveau ne devrait plus augmenter significativement, mais au contraire régresser jusqu'à la reprise de saison chaude, soit de novembre à décembre 2002.

Effet du traitement sur le front d'invasion en forêt sèche

La disparition de *Wasmannia auropunctata* de la zone du front d'invasion, immédiatement après le début des traitements, et la période de latence de 6 mois avant que soit observée une réinfestation appréciable, sont des éléments positifs dans la recherche de techniques de préservation des milieux fragiles menacés en Nouvelle-Calédonie.

Au crédit d'une utilisation de l'Amdro dans cette situation, il faut aussi inscrire son influence modérée sur la plupart des autres espèces de fourmis présentes sur le front d'invasion étudié. Les populations de ces espèces bénéficient du recul de l'envahisseur. Cette action relativement ciblée de l'Amdro est confirmée par d'autres études : Samways (1985) observe son absence d'impact sur *Anoplolepis custodiens* (Smith) dans les vergers de citrus d'Afrique du Sud ; dans les pâturages de Caroline du Nord où cet appât est employé pour le contrôle de *Solenopsis invicta* Buren, Apperson & al. (1984) ne détectent pas d'effet sur des espèces des genres *Lasius*, *Hypoconer*, *Formica*, *Paratrechina*, *Diplorhoptrum* et sur *Pheidole tysoni* Forel.

Une autre qualité, à prendre nécessairement en compte pour son utilisation dans les milieux naturels, est son absence de toxicité pour les oiseaux et les abeilles et sa faible toxicité pour les mammifères (selon l'Animal Poison Control Center : DL 50 supérieure à 1100 mg/kg ; consommation de 3 mg/kg/j pendant 26 semaines sans effet nocif perceptible chez le chien).

Efficacité de l'Amdro : quels sont les facteurs limitants ?

Influence des conditions météorologiques pendant l'étude

Les conditions de température et de pluviométrie moyennes calculées pour la période de traitement et pour la période de suivi, d'après les données des stations Météo-France situées au voisinage des stations traitées (Annexes 8. et 8.) sont rapprochées dans le Tableau 8.12 des conditions moyennes sur 30 ans (ces données normales n'existant pas pour Népoui, elles sont remplacées par celles de la station proche de Poya). Pendant la période de traitement, les conditions ont été plus chaudes et plus sèches que la normale, sur Népoui comme sur Pouembout. La pluviométrie a été un peu supérieure à la normale pendant la période de suivi.

Le choix *a priori* d'une période sèche, après la saison hivernale, pour entreprendre l'éradication de *Wasmannia*, n'a donc pas été remis en cause par des anomalies climatiques : aucun phénomène de cet ordre ne peut avoir été la cause d'une perte d'efficacité du traitement. On observe d'ailleurs que, en

proportion des populations de *Wasmannia* présentes, Pindaï, plus sec que Paouta, n'a pas bénéficié de résultats plus concluants.

Tableau 8.12. Comparaison des conditions météorologiques observées pendant la période de l'étude et des conditions normales observées sur 30 ans (Sources : Météo France).

Période d'étude	Pluie (mm)	T. moy.(°C)	Normales	Pluie (mm)	T. moy.(°C)
Népoui 09/12 2001	114,8	24,0	Poya 09/12	249,4	22,0
Népoui 01/07 2002	878,2	23,8	Poya 01/07	826,8	24,2
Pouembout 09/12 2001	126,2	24,4	Pouembout 09/12	244,5	21,7
Pouembout 01/07 2002	991,2	24,2	Pouembout 01/07	739,6	23,4

Densité des populations cibles

Dans les vergers de citrus d'Afrique du Sud, Samways (1985) conclut à l'efficacité de l'Amdro (appliqué 2 fois aux doses de 6 g et 9 g par arbre (soit une dose totale nettement inférieure à celle qui résulte de nos applications hebdomadaires répétées) contre *Pheidole megacephala* quand ses populations sont modérées, mais une action moins satisfaisante à de hauts niveaux d'infestation.

Cette observation peut éclairer la contradiction entre les résultats « mitigés » observés à Paouta et à Pindaï et l'éradication de *Wasmannia auropunctata* obtenue aux Galápagos (Abedrabbo, 1994). L'infestation de Santa Fé était très inférieure à celle de nos parcelles, puisqu'il était nécessaire de localiser les fourmilières avant d'appliquer l'Amdro – ce qui est (malheureusement) inutile dans la grande majorité des zones infestées de Nouvelle-Calédonie. Cette observation permet aussi d'interpréter les résultats positifs obtenus sur le front d'invasion de Pindaï par rapport aux placettes plus fortement infestées de cette même localité, d'où l'envahisseur n'a jamais disparu.

Influence des conditions d'application : horaire du traitement

Samways (1985) remarque aussi une différence d'efficacité suivant l'heure d'application et l'interprète en fonction d'une part du cycle d'activité de sa cible *P. megacephala*, qui est peu ou pas active aux heures chaudes de la matinée et active en soirée, d'autre part de la photolyse de la matière active. Le premier facteur ne vaut pas pour *Wasmannia*, qui est active 24 h sur 24. Le second doit être relativisé, puisque 55% du toxique est encore actif au bout de 24 heures (Vander Meer & al. 1982). Il a été pris en compte dans l'étude en caférie (milieu équivalent à un verger ou plus couvert) où l'on a pris soin d'abriter les appâts, comme d'ailleurs en forêt sèche où les conditions générales d'ombrage sont supérieures.

On doit remarquer, à ce propos, qu'il est nécessaire d'intégrer les conditions pratiques de l'application dans l'évaluation d'un appât. Il serait peu réaliste de conclure à l'activité pratique d'un produit qui imposerait des conditions d'application trop éloignées des comportements et de la technicité que l'on peut raisonnablement attendre de la plupart des cultivateurs en Nouvelle-Calédonie.

Influence des conditions d'application : surface traitée

Samways (1985), qui répartit l'Amdro sous le couvert de chaque citrus au moyen d'un épandeur à main, remarque une extension de l'influence de l'Amdro à plusieurs mètres de la zone d'application. Cette observation vient donc confirmer l'hypothèse d'une diffusion bien au-delà de la zone traitée dans notre étude, dispersion que l'on met en relation directe avec la structure unicoloniale et polydomique des sociétés de *Wasmannia auropunctata* (nids en réseau). Cet échange constant de nourriture et d'individus entre les agrégats du réseau facilite aussi la recolonisation rapide de toute zone partiellement vidée de sa population. Ce phénomène a certainement été sous-estimé en début

d'expérience pour *Wasmannia auropunctata*, dont la taille et la lenteur des déplacements ne paraissent pas nécessiter des distances supérieures à quelques mètres entre les placettes du dispositif.

Ceci remet en cause la stratégie d'un traitement limité et renvoie au mode d'application pratiqué à Hawaii : un épandage généralisé à toute la zone envahie. Dans le cas de la Nouvelle-Calédonie, 30 ans après l'invasion, une telle stratégie est matériellement et financièrement impossible à mettre en œuvre sur l'ensemble du territoire. On peut cependant en tirer une leçon : toute action locale de « nettoyage », pour avoir une rémanence justifiant l'effort de traitement, devrait intéresser une surface très largement supérieure à la zone effectivement ciblée.

Perspectives de contrôle de l'envahisseur

Perspectives d'utilisation de l'Amdro en Nouvelle-Calédonie

Une utilisation de l'Amdro dans des zones fortement infestées, en milieu cultivé en particulier, devrait être repensée en fonction des informations réunies pendant l'étude, éclairées par les observations réunies par d'autres utilisateurs de l'Amdro contre *Wasmannia* ou d'autres fourmis pestes. En présence de densités fortes de l'envahisseur (les densités de Pindaï et de Paouta sont communément observées en Nouvelle-Calédonie et peuvent être largement dépassées), l'éradication de *Wasmannia* sur une zone délimitée de faible surface, par un traitement localisé de cette zone à base d'Amdro, paraît impossible à obtenir. Les traitements, qui diffusent probablement en dehors de la zone d'application, dépriment temporairement les populations de l'envahisseur. Mais l'effet de ce type de traitement n'excède sans doute pas les quelques mois qui suivent le traitement.

Pour des résultats plus durables, le traitement devrait donc intéresser des zones beaucoup plus larges que les zones-cibles, idéalement la totalité de la zone infestée. Ceci ne peut être envisagé en Nouvelle-Calédonie que dans certaines situations ponctuelles (îlots infestés dans des zones indemnes). Dans le cas le plus communément rencontré d'une zone cible contiguë à des zones infestées trop vastes pour être entièrement traitées, le traitement devrait largement déborder la cible pour en retarder la réinfestation. Il semble donc exclu de pratiquer des applications très localisées, au pied de chaque caféier d'une petite parcelle comme il en existe généralement en tribu, par exemple. Il faudrait s'orienter vers un épandage mécanique au moyen de semoirs à main ou d'épandeurs à soufflerie, selon la surface à traiter.

Le traitement expérimenté dans la dernière étude semble par contre donner des résultats intéressants pour la stabilisation des fronts d'invasion dans les zones en cours d'envahissement, lorsque les densités de *Wasmannia* sont encore modérées. On y observe en effet une régression sensible de l'envahisseur, sans effet notable sur les espèces préexistantes de la myrmécofaune. Ces espèces sont alors susceptibles de réoccuper rapidement le milieu. Pour une mise en œuvre de ces traitements en milieu naturel, il est clair que l'application sur une grille semblable à celle qui a été définie dans l'étude n'est pas appropriée : une fois le front approximativement délimité, il faudra se tourner vers les techniques d'épandage préconisées au paragraphe précédent.

Il faut enfin prendre en compte dans cette démarche le coût de ce produit en Nouvelle-Calédonie : le prix au détail actuellement observé (supérieur à 10000 F CFP pour 450 g) est prohibitif pour toute action d'une certaine envergure.

Autres voies pour le contrôle de *Wasmannia* en Nouvelle-Calédonie

Contrôle biologique

Les possibilités de lutte biologique sont souvent évoquées, quelques actions positives menées sur d'autres pestes en Nouvelle-Calédonie ayant montré l'intérêt que peuvent présenter ces méthodes pour obtenir un contrôle durable à un coût d'intervention raisonnable. Mais les fourmis sont un cas particulier. L'évolution vers la socialité s'est accompagnée d'un renforcement des capacités à faire face aux agressions de tous ordres. Les fourmis savent se défendre, mais pas seulement au moyen de leur appareil à venin, qui dissuade de nombreux prédateurs. L'équipement antibactérien et

antifongique des insectes sociaux est aussi très efficace : aucun agent pathogène n'est actuellement préconisé contre des fourmis.

Il existe cependant, dans sa zone d'origine, un parasite identifié de *Wasmannia auropunctata*, le micro hyménoptère Eucharitidae *Orasema minutissima* Howard, qui parasite aussi l'espèce voisine *Wasmannia sigmoides* (Heraty 1994). L'espèce est connue de Cuba et Puerto Rico. Son cycle est complexe, puisque la ponte nécessite un hôte végétal. Le premier stade larvaire (planidium) s'attache à une ouvrière qui le ramène jusqu'au couvain. Il est parasite interne de l'hôte jusqu'à sa nymphose, puis achève son cycle comme un parasite externe, très bien accepté par les fourmis jusqu'à quelques jours après l'éclosion de l'adulte, qui quitte alors la colonie. La restriction du parasite au seul genre *Wasmannia* n'est cependant pas assurée et il existe beaucoup d'autres inconnues dans la biologie complexe des *Orasema*. On sait peu de choses, en particulier, sur les plantes-hôtes nécessaires à la ponte d'*O. minutissima*. Les genres hôtes de la zone d'origine (*Gynerium*, Poacées et *Chamissoa*, Amaranthacées) sont absents en Nouvelle-Calédonie. Enfin, l'impact de ce parasite sur *Wasmannia* est encore inconnu.

On admet, en fait, que la régulation des populations de fourmis résulte essentiellement de l'action compétitive ou antagoniste d'autres fourmis. Mais la myrmécofaune néo-calédonienne est mal armée pour résister à *Wasmannia auropunctata* (Le Breton, en préparation) et on ne sait encore rien de précis sur les relations antagonistes qui pourraient expliquer, au moins en partie, la discrétion généralement observée pour l'espèce dans sa zone d'origine (travaux de J. Le Breton, programmés fin 2002 et en 2003).

Une autre voie théorique est actuellement explorée. Elle se fonde sur la reconnaissance de l'avantage compétitif que donne à *Wasmannia* son unicolonialité hors de sa zone d'origine. Cette unicolonialité peut être directement reliée au «bottle neck» génétique de l'introduction (forte réduction de la diversité génétique des populations du fait du très petit nombre de fondatrices). On recherche donc actuellement à préciser cette variabilité génétique, avec pour objectif – encore très théorique – de pouvoir ultérieurement intervenir pour rétablir dans les populations envahissantes une diversité génétique capable de rompre le phénomène d'unicolonialité. Il s'agit, en quelque sorte, de remettre *Wasmannia* en concurrence avec elle-même.

Les voies autres que le contrôle par appâts sont donc encore hypothétiques. Leur développement n'est pas assuré et, à la fin 2002, elles sont donc pratiquement inapplicables en Nouvelle-Calédonie.

Autres appâts utilisables

L'Amdro semble être à ce jour l'appât le plus largement utilisé actuellement dans le monde contre *Wasmannia auropunctata*. Mais, hormis l'opération menée à Santa-Fé et mentionnée plus haut, on manque de documents publiés pour apprécier l'impact et la rémanence d'une utilisation à grande échelle, comme celle qui est pratiquée actuellement à Hawaï. Il faut noter aussi que le coût du produit mis à la disposition des équipes traitant les zones envahies aux Etats-Unis est très inférieur à celui annoncé pour la Nouvelle-Calédonie.

D'autres matières actives potentiellement utilisables sont les régulateurs de croissance. Ces substances ont très peu ou aucun effet sur les ouvrières. Mais elles perturbent la régulation endocrine, avec pour conséquences la stérilisation progressive des reines et l'arrêt du développement du couvain.

Une de ces substances, le méthoprène, qui est utilisée contre une autre fourmi peste (*Monomorium pharaonis*) sous le nom de PharoridTM, a été expérimentée contre *Wasmannia auropunctata* sur l'île de Santa-Cruz aux Galápagos (Ulloa-Chacon & al 1990). Les densités de *Wasmannia* dans la zone traitée étaient élevées (9 nids /m²). Dans les conditions de l'expérience (application localisée et répétée pendant 4 semaines, populations évaluées pendant 7 semaines), aucune différence n'a été observée quant au nombre de nids, de reines ou d'ouvrières présentes sur les zones traitées et non traitées. Mais une diminution significative de la fécondité des reines a été constatée après 4 semaines et les auteurs ont évalué la réduction des populations traitées à plus de 50% après un délai de 3 mois.

Une difficulté était jusqu'ici l'obtention de ces insecticides dans des formulations adaptées au problème qui se pose en Nouvelle-Calédonie. Mais l'invasion du Queensland (région de Brisbane) par

la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, détectée en 2001, a modifié les données du problème dans le Pacifique occidental. Cette invasion a stimulé l'intérêt régional pour le développement d'appâts adaptés aux besoins locaux. Leur production près de la zone d'utilisation est un atout, car la fraîcheur du produit influe fortement sur ses qualités attractives, donc sur l'acceptation de la substance active par la fourmi cible.

Des appâts à base de S-méthoprène à 0,5% ou d'un autre régulateur de croissance (le pyriproxifen à 0,5%) sont donc disponibles depuis peu sur le marché voisin. Ils sont préparés selon des formulations (attractif huile de soja, support semoule de blé) qui devraient *a priori* être facilement utilisables pour la lutte contre *Wasmannia* et revenir à des coûts très inférieurs à ceux observés actuellement pour l'Amdro. Des contacts avec un industriel australien (Queensland Ant Technologies), qui conditionne des appâts au pyriproxifen et au S-méthoprène dans le cadre de la lutte contre la fourmi de feu, permettent de penser que des modifications du dosage de la matière active dans l'appât pourrait être obtenues, s'il ne convenait pas à la lutte contre la fourmi électrique qui est beaucoup plus petite que la *Solenopsis* combattue au Queensland. Les prix annoncés sont très inférieurs à ceux obtenus jusqu'ici pour l'Amdro importé

Perspectives réalistes dans la lutte contre Wasmannia en Nouvelle-Calédonie

Dans l'état actuel des connaissances, des perspectives de lutte biologique contre *Wasmannia auropunctata*, soit par l'action de parasites, soit par l'interférence d'espèces de fourmis antagonistes, soit par une intervention sur la diversité génétique des populations envahissantes, sont encore trop hypothétiques pour être intégrées dans un plan de lutte réaliste.

L'Amdro reste un appât très largement utilisé à Hawaii. Sa mise en œuvre devra être repensée pour des applications à tout le périmètre envahi, dans le cas d'infestations localisées au sein d'une zone indemne, ou à des surfaces débordant largement les zones cibles, pour assurer au traitement une certaine rémanence. Il est clair que cette option ne deviendra réaliste que si le prix de revient de l'appât en Nouvelle-Calédonie est fortement diminué.

Les régulateurs de croissance sont de nouvelles molécules utilisables contre *Wasmannia auropunctata*. Leur efficacité a été testée lors de la lutte contre la fourmi de feu au Queensland, mais on a encore peu d'informations de terrain sur leur impact contre *Wasmannia*. Point positif, ces appâts sont maintenant disponibles dans la région à un coût compétitif, ce qui pourrait permettre d'envisager le traitement large des zones cibles. Il est douteux cependant qu'on soit en mesure d'entreprendre localement des actions de contrôle sur des surfaces supérieures à quelques hectares.

On ne saurait conclure sans rappeler que, sans la collaboration active de l'Homme, *Wasmannia auropunctata* ne serait pas la nuisance majeure qu'elle est devenue en Nouvelle-Calédonie. Il est regrettable de constater que rien n'est fait pour prévenir les micros introductions que l'on observe encore actuellement, en particulier dans les milieux naturels. Dans une situation où l'éradication de l'envahisseur est une opération très difficile et très coûteuse, prévention et précaution restent les meilleures stratégies.

Bibliographie

- Abedrabbo S, 1994. Control of the little fire ant *Wasmannia auropunctata* on Santa Fe Island in the Galapagos Islands: 219-227. In Williams DF (ed.) Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species. Westview Press, Boulder, CO. 332 p.
- Apperson CS, Leidy RB, Powell EE, 1984. Effects of Amdro on the red imported fire ant (Hymenoptera : Formicidae) and some nontarget ant species and persistence of Amdro on a pasture habitat in North Carolina. J. Econ. Entomol. 77 : 1012-1018.
- Chazeau J, Bonnet De Larbogne L, 1999. The invasion of the little fire ant *Wasmannia auropunctata* in Vanuatu. IRD Report to the Pacific Community, 10 p.
- Chazeau J, Potiaroa T, Bonnet De Larbogne L, Konghouleux D, Jourdan H, 2000 Etude de la "fourmi électrique" *Wasmannia auropunctata* (Roger) en Nouvelle-Calédonie : expressions de

l'invasion, moyens d'une maîtrise de la nuisance en milieu agricole, praticabilité d'une préservation des milieux naturels. IRD Conventions Sciences de la vie, Zoologie appliquée n°10.

- Cochereau P, Potiaroa T, 1994. Caféculture et *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera, Formicidae) en Nouvelle-Calédonie. IRD Nouméa, 20p.
- Delabie JH, 1988. Ocorrência de *Wasmannia auropunctata* (Roger, 1863) (Hymenoptera Formicidae, Myrmicinae), em cacauais na Bahia, Brasil. Rev. Theobroma 18: 29-37.
- Delabie JH, 1989. Avaliação preliminar de técnica alternativa de controle da formiga "pixixica" *Wasmannia auropunctata* em cacauais. Agrotropica 1 : 75-78.
- Heraty JM, 1994. Biology and importance of two Eucharitid parasites of *Wasmannia* and *Solenopsis* : 104-119. In Williams DF (ed.) Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species. Westview Press, Boulder, CO. 332 p.
- Jaffré T, Veillon J, 1994. Les principales formations végétales autochtones en Nouvelle-Calédonie : caractéristiques, vulnérabilité, mesures de sauvegarde. IRD Nouméa, 7p.
- Jourdan H, 1999. Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata* (Roger), 1863 (Hymenoptera : Formicidae). Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier, Toulouse, 376 p.
- Jourdan H, Sadlier RA, Bauer AM, 2001. Little fire ant invasion (*Wasmannia auropunctata*) as a threat to New Caledonian lizards : evidences from a sclerophyll forest. Sociobiology 32 (2) : 1-19.
- Le Breton J, 1999. Etude de l'invasion d'une forêt dense humide de Nouvelle-Calédonie par la fourmi électrique *Wasmannia auropunctata* (Roger). IRD, Rapport de stage, 14 p., annexes.
- Oswald S, 1991. Application of the selective fire ant bait Amdro against the harmful brown house ant, *Pheidole megacephala*, for the improvement of the biological control of the coconut bug, *Pseudotheraptus wayi*, by the beneficial red weaver ant, *Oecophylla longinoda*. Z. Pflanzenkr. Pflansenschutz 98 : 358-363.
- Reimer NJ, Beardsley JW, 1990. Effectiveness of hydroamethylnon and fenoxycarb for control of bigheaded ant (Hymenoptera : Formicidae), an ant associated with mealybug wilt of pineapple in Hawaii. J. Econ. Entomol. 83 : 74-80.
- Samways MJ, 1985. Appraisal of the proprietary bait 'Amdro' for control of ants in southern African citrus. Citrus Subtrop. Fr. J. 621 : 14-17.
- Tumukon T, 1999. Report on ant incursion on Vanua lava, Torba Province. Report to Vanuatu Quarantine & Inspection Service, Port-Vila, Vanuatu, 3 p.
- Ulloa Chacón P, Cherix D, 1990. Perspectives de contrôle chimique de la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* au moyen d'analogues de l'hormone juvénile. Actes Coll. Insect. Soc. 6 : 187-194.
- Vander Meer RK, Williams DF, Lofgren CS, 1982. Degradation of the toxicant AC 217,300 in Amdro imported fire ant bait under field conditions. J. Agric. Food. Chem. 30 : 1045-1048.
- Vanderwoude C, Lobry De Bruyn LA, House APN, 2000. Response of an open-forest ant community to invasion by the introduced ant, *Pheidole megacephala*. Aust. Ecol. 25 : 253-259.
- Williams DF, Whelan PM, 1992. Bait attraction of the introduced pest ant, *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera : Formicidae) in the Galapagos Islands. J. Entomol. Sci. 27 : 29-34.
- Zerhusen D, Rashid M, 1992. Control of the bigheaded ant *Pheidole megacephala* Mayr (Hymenoptera : Formicidae) with fire ant bait Amdro and its secondary effect on the population of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* Latreille (Hymenoptera : Formicidae). J. Appl. Entomol. 113 : 258-264.

9 – Etudes en cours

Les chapitres précédents ont tenté de faire le point des connaissances acquises sur *Wasmannia auropunctata* et ils ont exposé, plus particulièrement, les résultats des travaux que notre équipe lui a consacrés dans le cadre du programme INWASCAL. Les points d'ombre sur son écologie ou sur son comportement n'ont certes pas tous été éclaircis et leur étude se poursuit. On expose dans ce chapitre la nature de ces recherches et leur état d'avancement à la fin du cycle qui a bénéficié du soutien financier du GIP ECOFOR dans le cadre du programme ECOSYSTEMES TROPICAUX.

Le premier travail s'inscrit dans le cadre de la thèse de J. Le Breton auprès de l'Université de Toulouse 3. Le comportement unicolonial de *W. auropunctata* ayant été démontré en Nouvelle-Calédonie, il s'agit d'étudier en détail ses interactions antagonistes avec des espèces de la myrmécophage néo-calédonienne, native ou introduite. *W. auropunctata* n'utilise pas de marquage répulsif, mais son succès dans la monopolisation des ressources est cependant remarquable (Chapitre 6). Quelles sont donc les modalités du déroulement des rencontres antagonistes interspécifiques sur les ressources ? Quel est précisément le résultat des rencontres « un contre un » et des rencontres de groupes ? Quelles sont les armes utilisées par chaque espèce et quelles sont les réponses comportementales réciproques ? Ces questions sont posées en Nouvelle-Calédonie et dans la zone d'origine de l'envahisseur (Guyane-Amazone).

Le second travail tente de répondre aux questions que soulève la diversité de l'expression de l'envahisseur dans les milieux naturels. Le hasard des interventions anthropiques n'explique pas certaines absences, en particulier celles qui se traduisent par l'existence de fronts d'invasion bien délimités dans les forêts et les fourrés sclérophylles, un domaine écologique reconnu très perméable à la pénétration de *W. auropunctata*. Il existe donc dans ce domaine des zones d'exclusion, au moins temporaires, de *W. auropunctata* (Chapitre 4 et Chapitre 6). On s'attache à identifier et à hiérarchiser les facteurs clés de ces exclusions : conditions micro climatologiques commandées par le couvert végétal, disponibilité en abris de nidification convenables ou disponibilité en ressources alimentaires.

Le troisième travail en cours procède d'un questionnement semblable au second, puisqu'il s'intéresse à la diversité de l'expression de *W. auropunctata* dans plusieurs maquis miniers. On sait que ces milieux, résistants à de nombreuses espèces introduites, peuvent être envahis par cette fourmi pionnière. Certains résultats ont même laissé croire qu'ils constituaient le domaine le plus propice à l'invasion dans le domaine ultrabasique, les forêts sur ces substrats étant moins perméables (Jourdan 1999 – voir aussi Chapitres 4 et 5). A la demande de la Direction des Ressources naturelles / Environnement de la Province Sud, on a donc entrepris une étude du succès de *W. auropunctata* et plus généralement, de la myrmécophage des maquis miniers de basse altitude comme indicateur de l'état de la conservation de ces milieux dans le Sud calédonien.

Interactions de Wasmannia auropunctata et des espèces de la myrmécophage néo-calédonienne : modalités de l'agression

Julien Le Breton

On a réuni des éléments qui indiquent que *W. auropunctata* se comporte en Nouvelle-Calédonie comme une seule supercolonie, à une très grande échelle spatiale : toute l'île, longue d'environ 450 km (Chapitre 5). Cette unicolonialité a pour conséquence une compétition intraspécifique très faible ou nulle.

A l'opposé, l'extrême agressivité de *W. auropunctata* envers les autres espèces de fourmis et sa capacité de les exclure des milieux qu'elle colonise ont été observées dans plusieurs situations écologiques en Nouvelle-Calédonie. *W. auropunctata* partage ces caractéristiques avec plusieurs autres fourmis envahissantes du groupe fonctionnel des fourmis vagabondes (les « tramps »), mais ces espèces diffèrent en terme de taille, armement, capacité de recrutement ou vitesse de déplacement et ces disparités vont conditionner l'issue de leurs interférences. Pour une meilleure compréhension des succès invasifs, il importe donc de savoir comment chaque espèce opère.

On étudie les modalités de l'agression de *W. auropunctata* dans le cas de compétitions un contre un et dans celui d'interactions de groupe sur des appâts.

Matériel et méthode

Compétitions un contre un

Le protocole (suivi des interactions en arène fluonée, sous binoculaire) est détaillé au Chapitre 5. Chaque interaction reçoit une note, selon l'échelle définie par Suarez & al. (1999) : 0 = ignore, 1 = touche, 2 = évite, 3 = agresse et 4 = attaque. La durée de l'antennation a été relevée dans chaque cas.

Interactions de groupes sur appâts

Pour cette étude, on utilise les interactions entre des colonies transportées (originaires du Parc Provincial de Rivière Bleue) et les fourrageuses de colonies résidentes d'autres fourmis. Chaque colonie transférée comprend plusieurs reines, du couvain et plus de 1000 ouvrières. Elle est conservée dans une boîte de matière plastique pourvue d'un nid artificiel et elle sera connectée à l'arène trophobiotique par un tube souple (tube à perfusion), qui est obturé avec du coton pendant le transport.

Figure 9.1. Interactions de groupe : les ouvrières d'un nid transporté de *W. auropunctata* sont connectées à une ressource artificielle en cours d'exploitation par les ouvrières des espèces résidentes.



Pour évaluer les conditions de la compétition et éventuellement du déplacement des fourmis natives par *W. auropunctata*, on se sert d'appâts couramment utilisés pour l'étude de la compétition d'exploitation et d'interférence chez les fourmis (Hölldobler and Wilson 1990). Afin d'attirer la plus grande diversité d'espèces, on dépose un mélange de thon à l'huile, miettes de biscuits et miel sur un disque de plastique blanc ($\varnothing = 12$ cm). La dynamique du comportement de la communauté des fourmis résidentes est observée pendant 45 minutes avec une périodicité de 5 minutes. Les résultats notés portent sur l'identité des espèces qui exploitent l'appât, les nombres d'individus des différentes espèces présentes, la fréquence et la nature des interactions de comportement entre individus. *W.*

auropunctata est alors introduite pendant 20 minutes (1er comptage des résidentes). Ses ouvrières sont ensuite retirées (2^{ème} comptage) et les observations poursuivies pendant 30 minutes (3^{ème} comptage).

Résultats préliminaires résumés

L'étude a été conduite dans 2 localités : la forêt dense humide sur roches ultramafiques du parc Provincial de Rivière Bleue et la forêt sclérophylle de Pindaï. Ces 2 milieux ont été décrits dans les chapitres précédents.

Myrmécofaune de la forêt dense humide

L'éviction totale de la myrmécofaune native par l'envahisseur *W. auropunctata* a été exposée précédemment (Chapitre 4). Quels sont les mécanismes de cette éviction ? L'étude porte sur les 18 espèces du Tableau 9.1.

Tableau 9.1. Interférence entre *W. auropunctata* et la faune résidente : espèces testées de la forêt dense humide (toutes sont endémiques ou indigènes).

Ponerinae	Myrmicinae
<i>Hypoponera</i> sp. Hy	<i>Lordomyrma</i> sp.1 Lo1
<i>Leptogenys</i> sp. Leptg	<i>Lordomyrma</i> sp.2 Lo2
<i>Rhytidoponera</i> sp. Rh	<i>Lordomyrma</i> sp.3 Lo3
	<i>Monomorium</i> sp.1 Mo1
Dolichoderinae	<i>Monomorium</i> sp.2 Mo2
<i>Leptomyrme</i> sp. Leptm	<i>Monomorium</i> sp.3 Mo3
	<i>Oligomyrmex</i> sp. OI
Formicinae	<i>Pheidole</i> sp.1 P1
<i>Paratrechina</i> sp.1 Pa1	<i>Pheidole</i> sp.2 P2
<i>Paratrechina</i> sp.2 Pa2	<i>Solenopsis</i> sp. So
	<i>Tetramorium</i> sp. Te
	<i>Vollenhovia</i> sp. Vo
	<i>Wasmannia auropunctata</i> Wa

Les résultats sur l'utilisation d'une substance répulsive par *W. auropunctata* ont été exposés (Chapitre 6). Dans les limites de l'expérience, il n'apparaît pas que *W. auropunctata* utilise ces substances pour dominer la ressource alimentaire.

Confrontées entre elles, les espèces locales utilisent des substances répulsives et non leur aiguillon ; l'espèce qui a le dessous prend la fuite ; le vainqueur monopolise la ressource lors des interactions de groupe.

Lorsque *W. auropunctata* est confrontée à ces espèces, elle utilise son aiguillon ; l'adversaire est tué ; *W. auropunctata* domine la ressource lors des interactions de groupe. Une seule espèce fait exception : *Solenopsis* sp. (très probablement *Solenopsis papuana*, espèce indigène), plus petite que *W. auropunctata*, utilise une substance répulsive efficace contre l'envahisseur. Mais son recrutement est très discret sur les appâts déjà occupés.

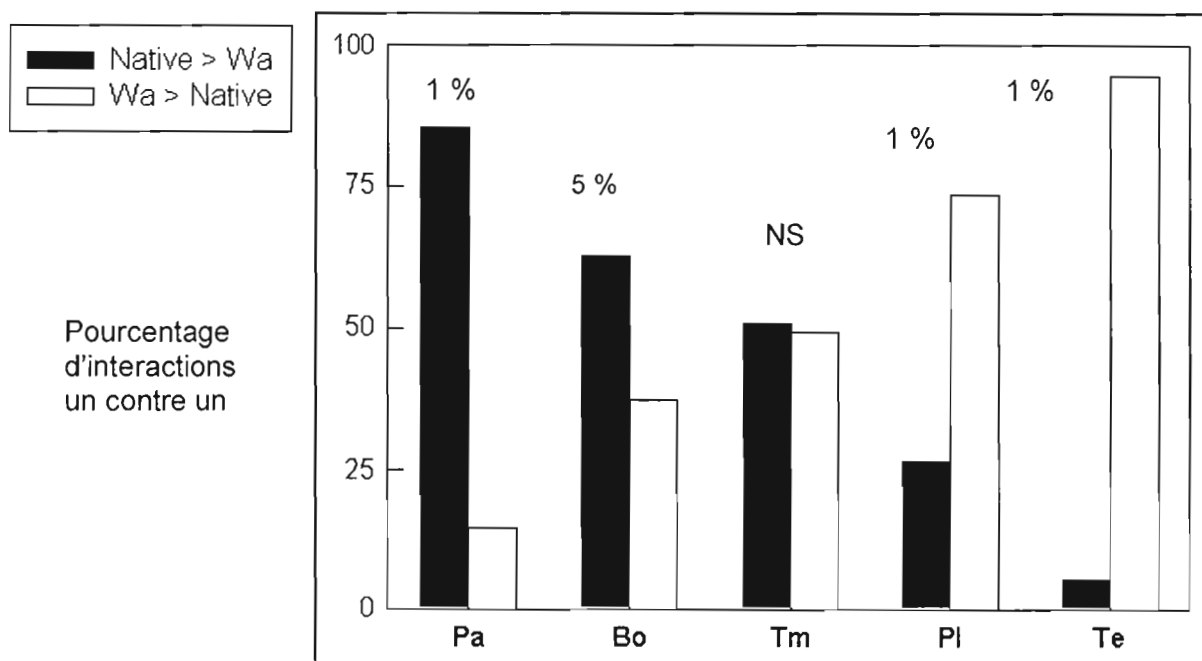
Myrmécofaune de la forêt sclérophylle

Les espèces en présence sont données dans le Tableau 9.2. On présente ici, schématisés dans les figures 9.2 et 9.3, quelques résultats sur 5 des espèces testées (repérées par un astérisque) face à *W. auropunctata*.

Tableau 9.2. Interférence entre *W. auropunctata* et la faune résidente : espèces présentes dans la forêt sclérophylle (* espèces testées).

Formicinae	Myrmicinae
<i>Anoplolepis gracilipes</i> An	<i>Cardiocondyla emeryi</i> Ca
<i>Brachymyrmex obscurior</i> Bo*	<i>Pheidole luteipes</i> Phl
<i>Camponotus</i> sp.1 C1	<i>Solenopsis geminata</i> Sog
<i>Camponotus</i> sp.2 C2	<i>Solenopsis papuana</i> Sop
<i>Paratrechina longicornis</i> Pl*	<i>Strumygenis</i> sp. St
<i>Paratrechina vaga</i> Pav	<i>Tetramorium simillimum</i> Te*
<i>Plagiolepis alluaudi</i> Pa*	<i>Wasmannia auropunctata</i> Wa*
<i>Polyrhachis guerini</i> Po	
	Dolichoderinae
Ponerinae	<i>Leptomyrmex pallens</i> Le
<i>Odontomachus simillimus</i> Od	<i>Tapinoma melanocephalum</i> Tm*

Figure 9.2. Résultats des interactions un contre un entre *W. auropunctata* et la faune résidente de la forêt sclérophylle (code des espèces dans le Tableau 9.2, seuil de signification en %)



Brachymyrmex obscurior : les ouvrières de cette espèce très répandue dans la zone Pacifique montrent de grandes différences entre les plans individuel et collectif ; elles gagnent 70% des rencontres mais abandonnent l'appât le plus souvent (-64%).

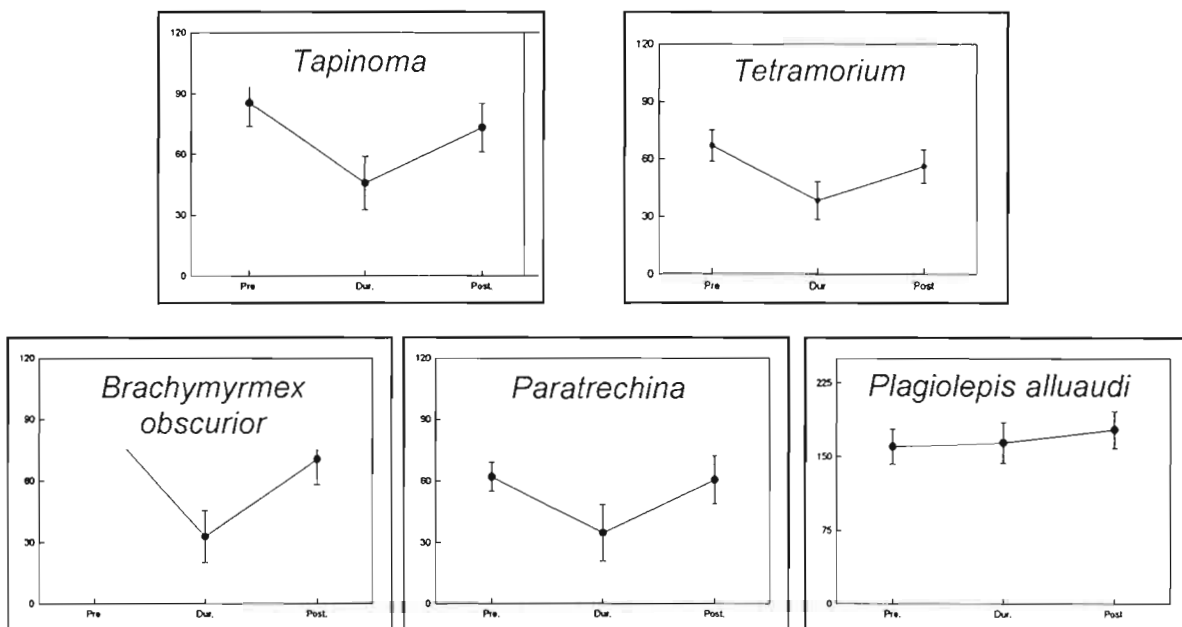
Tapinoma melanocephalum : ses ouvrières sont rapides, mais très sensibles au venin ; leur arme est peu efficace contre *W. auropunctata* (ne meurent pas)

Paratrechina longicornis : succès dans 25 % des rencontres ; ses ouvrières rapides, de taille assez grande, à fort recrutement, peuvent éviter le contact mais sont très sensibles au venin de *W. auropunctata*.

Tetramorium simillimum : succès dans 5 % des rencontres ; ses ouvrières aux mouvements lents ne peuvent éviter le contact ; elles se maintiennent pourtant convenablement sur les appâts (-42%), ce qui paraît lié à son recrutement.

Plagiolepis alluaudi : succès dans 85% des rencontres ; ses ouvrières de petite taille sont très agressives, leur temps de réaction est très court, au plan individuel comme au plan collectif et leurs projections d'acide formique sont très vulnérantes.

Figure 9.3. Interactions de groupes entre *W. auropunctata* et la myrmécophage de la forêt sclérophylle
Evolution du maintien sur l'appât en pourcentage de l'effectif initial



Discussion

Les résultats obtenus pour les 2 myrmécophages testées sont contrastés. Certaines espèces de Pindaï montrent une capacité de résistance à *W. auropunctata*, ce qui n'est pas le cas en forêt de Rivière Bleue, à l'exception de la très discrète *S. papuana*. En fait, la myrmécophage de la forêt sclérophylle de Pindaï est largement modifiée et composée de fourmis envahissantes, plus compétitives que la faune originale de la forêt dense humide de Rivière Bleue.

Les limites de cette expérimentation tiennent au temps d'introduction limité de *Wasmannia*, aux effectifs modestes des colonies déplacées et au dispositif lui-même qui prévoit un seul point d'arrivée, donc un seul front d'attaque. Malgré ces restrictions, le succès de *W. auropunctata* face à cette faune reste impressionnant. Un facteur de ce succès pourrait tenir à la non reconnaissance des odeurs de *W. auropunctata* par la faune native ou résidente, la rendant ainsi très sensible aux attaques vulnérantes quasi immédiates de l'envahisseur.

Etude de trois facteurs écologiques susceptibles d'expliquer la progression de *Wasmannia auropunctata* dans un milieu forestier sclérophylle néo-calédonien

Julien Foucaud, Hervé Jourdan, Lydia Bonnet de Larbogne, Djoël Konghouleux, Tana Potiaroa & Jean Chazeau

Cette étude est conduite dans la forêt sclérophylle de Tiéa – Pouembout (voir Chapitres 4 et 6) . Elle a pour point de départ l'observation de fronts nettement délimités (moins de 5 m) séparant des zones fortement envahies par *Wasmannia* de zones dont elle est totalement exclue. Ces zones d'évitement, où d'autres espèces de la myrmécofaune dominant le milieu, correspondent régulièrement à des zones de chablis. La recherche a pour objectif de cerner, par des manipulations du milieu, les facteurs écologiques qui contrôlent l'avancée des fronts de *Wasmannia auropunctata* en forêt sclérophylle. Les travaux ont débuté en juillet 2002.

Le milieu

L'étude porte sur le faciès ouvert du groupement forestier sclérophylle. La strate arborescente de ce groupement, haute au maximum de 8 à 10 m, est très discontinue dans ce faciès. On y remarque *Diospyros minimifolia*, *Maytenus furnieri*, *Arytera arcuata*, *Gardenia urvellei*, ... et quelques espèces rares comme *Leptostylis* sp., *Planchonella* sp. et *Santalum austrocaledonicum*. La strate arbustive est composée des mêmes individus hauts de 1 à 5 m, avec une forte présence d'*Omocarpum orientale* et une majorité d'espèces héliophiles dans les nombreux chablis, qui occupent la moitié de la surface le milieu. La strate herbacée recouvre environ 30% à 50% du sol et les lianes sont bien représentées. La secondarisation se traduit par des espèces introduites comme *Leucaena leucocephala*.

La myrmécofaune a été étudiée au moyen de pièges de Barber et d'appâts standardisés (voir Chapitres 4 et 6). La présente étude a permis d'ajouter 2 espèces supplémentaires aux 19 espèces recensées en 2001 sur l'ensemble du domaine. Le pourcentage d'introduites est élevé (11 sur 19, soit 58%) et celui des endémiques est faible (2 sur 19, soit moins de 11%). Les 4 sous-familles de fourmis se répartissent ainsi : Myrmicinae 42%, Formicinae 37%, Dolichoderinae 10,5%, Ponerinae 10,5%. Compte tenu des espèces présentes, la qualité de la myrmécofaune est faible (seule endémique observée : une Rhytidoponera. La répartition des espèces n'est pas uniforme et la discrétion de *W. auropunctata* dans ces zones ouvertes a conduit à retenir le site pour cette étude.

Tableau 9.3. Espèces de Formicidae recensées à Tiéa pendant la mise en place du dispositif

Famille	Espèce	Statut et Biologie
Dolichoderinae	<i>Tapinoma melanocephalum</i> (Fabricius), 1793	Introduite - Terricole
Formicinae	<i>Brachymyrmex obscurior</i> (Forel), 1893	Introduite - Terricole
	<i>Paratrechina vaga</i> (Forel), 1901	Introduite (?) - Terricole
	<i>Plagiolepis alluaudi</i> (Emery), 1894	Introduite - Terricole
	<i>Polyrhachis guerini</i> (Roger), 1863	Native - Arboricole
Myrmicinae	<i>Cardiocondyla emeryi</i> (Forel), 1881	Introduite - Terricole
	<i>Monomorium floricola</i> (Jerdon), 1851	Introduite - Terricole
	<i>Solenopsis papuana</i> ?	Introduite - Terricole
	<i>Tetramorium simillimum</i> (F. Smith), 1851	Introduite - Terricole
	<i>Tetramorium</i> sp.	Native (?) - Nocturne - Terricole
	<i>Tetramorium aspersum</i>	?
	<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger), 1863	Introduite - Terricole
Ponerinae	<i>Odontomachus simillimus</i> (F. Smith), 1858	Native - Terricole

Phase de localisation des fronts

Objectif

La délimitation topographique et la cartographie précise du front d'invasion sont un préalable nécessaire à l'expérimentation. La sélection de zones de front nettes doit permettre de définir les points de départ de plusieurs « espaces-couloirs » aménagés pour l'expérience. La zone cartographiée doit avoir un large recouvrement pour éviter les îlots de *Wasmannia* isolés dans la zone réputée non envahie.

Matériel et méthode

Appâts utilisés

Les appâts sont des rouleaux standardisés de coton, placés au sol sur un rectangle de 30 x 50 mm de papier d'aluminium et imbibés d'huile de soja (voir Chapitre 8). La durée standardisée de chaque pose est de 2 heures. Chaque appât fournit une information présence/absence et une indication de l'abondance de *Wasmannia* au point testé.

Quadrillage du terrain

Le quadrillage s'est appuyé sur un layon nord-sud préalablement tracé, à partir d'une zone précédemment identifiée comme un front (Chapitre 6). Un appât a été posé à chaque maille et, par l'exploration d'une série de layons parallèles, le maillage initial de 20 x 10 m a été progressivement resserré à 5 x 5 m dans les zones intéressantes. Au final, une zone de 75 x 170 m a été soigneusement criblée, avec une précision du mètre localement. Tous les points ont été appâtés 2 fois et les points douteux 3 fois. Cette mise en place a été contraignante, car le milieu est bien pour vu en épineux et parfois envahi par des lianes.

Résultats

La cartographie du site de l'expérience est achevée (Figure 9.4). La limite du front est très complexe et des îlots peu actifs isolés en zone non envahie témoignent d'une extension antérieure plus large de *Wasmannia*, peut être liée à des variations climatiques à l'échelle de quelques années.

Phase expérimentale

Objectif

L'expérience consiste à suivre les conditions de la progression de *W. auropunctata* le long de zones modifiées pour 3 facteurs qui pourraient être des facteurs proximaux du succès dans l'envahissement : les conditions d'ombrage (le couvert), la disponibilité en abris de nidification convenables, la disponibilité des ressources alimentaires dans le milieu. La première hypothèse à tester est que *W. auropunctata* progresse de manière préférentielle, ou progresse plus rapidement, dans des micro milieux ombragés (facteur microclimatique) car, du fait de sa petite taille et de sa faible vitesse de déplacement, elle se dessèche vite dans les zones ensoleillées. La deuxième hypothèse est que (bien que les sites de nidification possibles pour cette fourmi opportuniste soient théoriquement très nombreux), les sites de bonne qualité sont rares : un enrichissement pourrait lui permettre de coloniser le milieu de manière plus rapide et définitive. La troisième hypothèse est que la disponibilité des ressources alimentaires est le facteur qui détermine *W. auropunctata* à déplacer ses sites de nidification dans une zone donnée, donc à l'envahir, parce que ce déplacement des nids améliore le rendement énergétique de la ressource.

Matériel et méthode

Dispositif

Chaque essai comporte 4 « couloirs d'avancée » qui sont mis en place de façon synchrone. Ces couloirs sont des espaces perpendiculaires au front identifié, partant du côté envahi par *W. auropunctata* et s'avancant en direction des zones où elle n'a jamais été détectée. Les couloirs mis en place mesurent 0,7 m de large et, dans un premier temps, 6 m de long. La largeur des couloirs est conditionnée par le dispositif matériel retenu pour le couvert artificiel. Ils sont jalonnés par des piquets repérés espacés d'1 m.

On met en place, en limite d'un front et vers la zone non envahie, un couloir témoin non modifié (à l'exception des jalons), un couloir enrichi en abris de nidification, un couloir enrichi en ressources alimentaires et un couloir enrichi en abris de nidification et en ressources alimentaires. Ce dispositif est traité selon 2 modalités : découverte, qui correspond aux conditions naturelles du milieu ; couverte, pour approcher les conditions des milieux fermés de la forêt sclérophylle, où les canopées jointives fournissent un ombrage très supérieur à celui du milieu ouvert où l'on note souvent la rareté ou l'absence de *W. auropunctata*.

Enrichissement en sites de nidification

Pour l'enrichissement en abris, on utilise des coquilles de bulimes (gastéropodes terrestres endémiques, famille des Bulimulidae), qui sont communément utilisées par *W. auropunctata* comme site de nidification. La coquille très épaisse des bulimes fournit un milieu thermiquement tamponné, favorable à l'installation durable de nids (observé communément sur Pindaï), ce qui n'est pas le cas des coquilles d'achatines, très nombreuses dans les milieux secs. Le site de Tiéa étant pauvre en coquilles de bulimes, cet apport constitue bien un enrichissement du milieu en abris convenable. Les coquilles sont récoltées sur le site de Pindaï et débarrassées de leurs premières occupantes avant d'être mis en place à Tiéa.

Huit coquilles sont disposées entre chaque jalon. Le choix de cette densité s'appuie sur la base des données de l'étude de la densité en nids de *W. auropunctata* en milieu envahi (Chapitre 5) : jusqu'à 23 nids/m² et 15 en moyenne. Rapporté à la surface d'un module, ce nombre serait caractéristique d'une zone saturée.

Enrichissement en ressources alimentaires

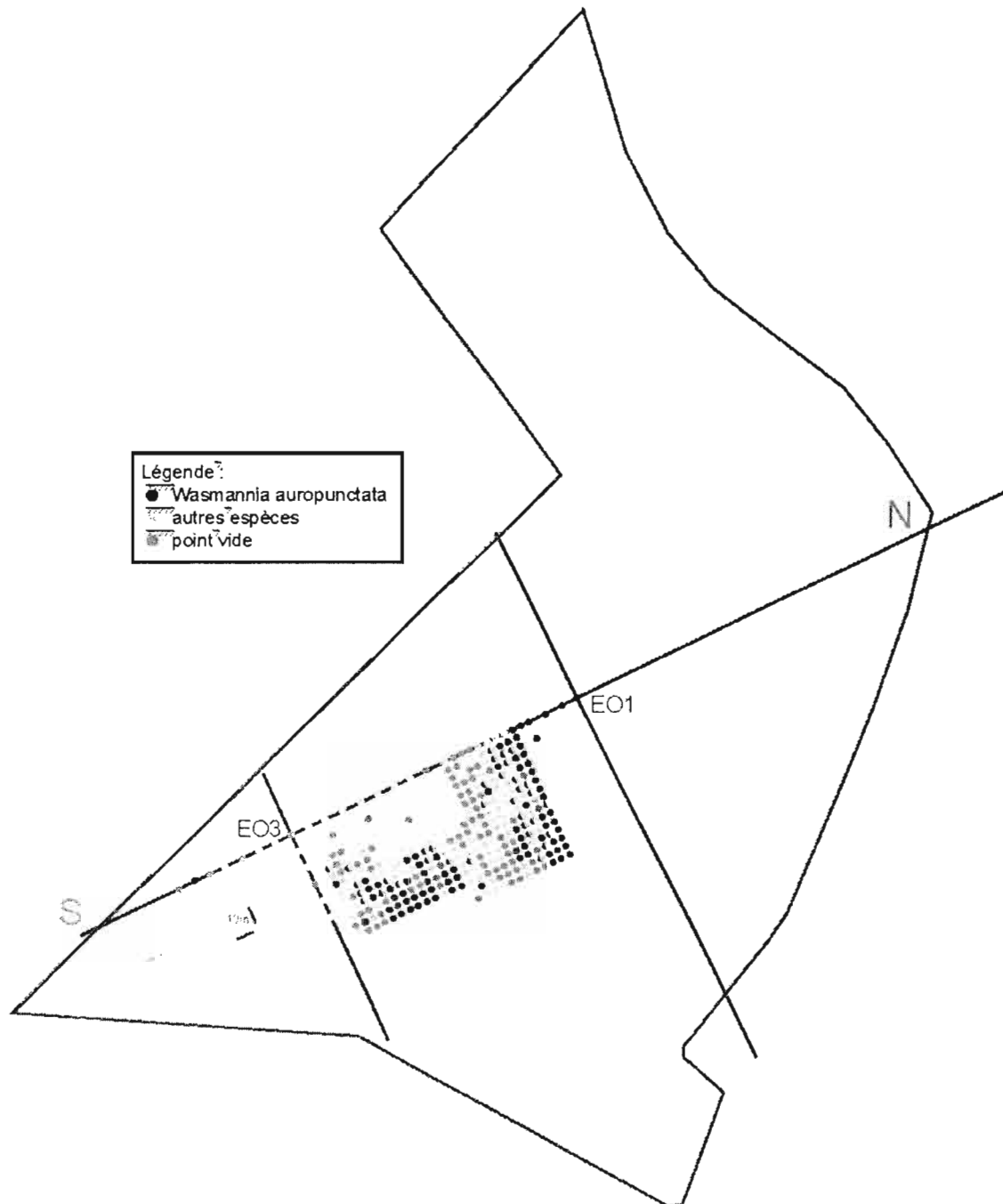
L'enrichissement en ressources alimentaires est fait par apport d'une source de lipides (huile de soja) et d'une source de sucre (eau + saccharose). La concentration en saccharose de l'eau utilisée est de %.

On a recherché un dispositif qui permette aux fourmis d'avoir de la nourriture facilement disponible, en quantité suffisante pour une semaine. La solution retenue consiste à aménager des tubes en plastique (L= 7cm ; Ø=1,2cm) qui seront renouvelés chaque semaine lors des observations (Figure 9.5). Différents types de remplissage, de disposition et de protection des tubes ont été testés sur le terrain. Il a aussi été vérifié que ces tubes ne pouvaient pas servir d'abri de nidification. Sur chaque ligne approvisionnée, on pose en ligne 2 tubes d'huile et 2 tubes d'eau sucrée intercalés entre 2 jalons consécutifs.

Couvert artificiel

Le couvert artificiel est assuré par des abris en forme de tente canadienne, construits par modules longs d'1 m, larges de 0,70 m et hauts de 0,70 m (support en fer à béton, couverture par 2 couches de toile d'ombrière superposées) (Figure 9.6). L'ombrage obtenu est comparable à celui d'une zone fermée de la forêt sèche (luxmètre). Des mesures de luminosité, température et hygrométrie à 3 points de chaque ligne sont faites sous abri et hors du couvert à 3 moments de la journée (matin, midi et soir). Les couloirs ombragés sont couverts de 6 éléments disposés en lignes droites (en évitant toutefois les obstacles trop importants (arbres ou arbustes vivants) dont la destruction impliquerait une altération importante du milieu pré existant.

Figure 9.4. Cartographie du contact zone envahie – zone non envahie dans la forêt de Pindai (faciès sclérophylle ouvert)



Etat d'avancement

Quatre répétitions de cet ensemble sont prévues. A la fin septembre 2002, 2 répétitions sont mises en place. Afin d'être assuré de la validité des lignes avant leur installation, on teste à nouveau la présence de l'envahisseur, à l'échelle du mètre, au moins deux fois pour chaque ligne. L'achèvement de l'installation est retardé par la nécessité d'effectuer un travail de dératisation, (*Rattus rattus*, *Rattus exulans*) l'activité de ces rongeurs, aussi voraces qu'ingénieux, interférant très sérieusement avec la mise en place des appâts (disparition de plus de la moitié des tubes, dont une partie retrouvés entassés dans 2 terriers).

Aucun résultat sur l'installation de colonies de *Wasmannia* dans les lignes installées n'a été observé fin novembre. Outre les difficultés évoquées, la grande sécheresse et des températures basses pour la saison induisent une faible activité de la myrmécophage dans le milieu (phénomène El Nino).

Figure 9.5. Dispositif retenu pour l'apport alimentaire

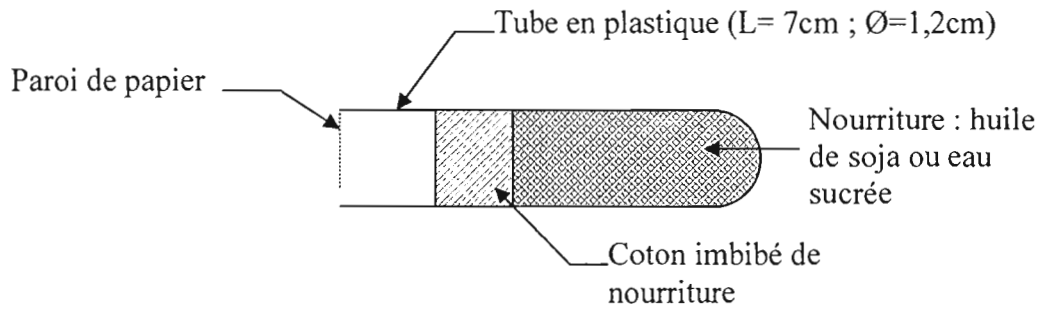
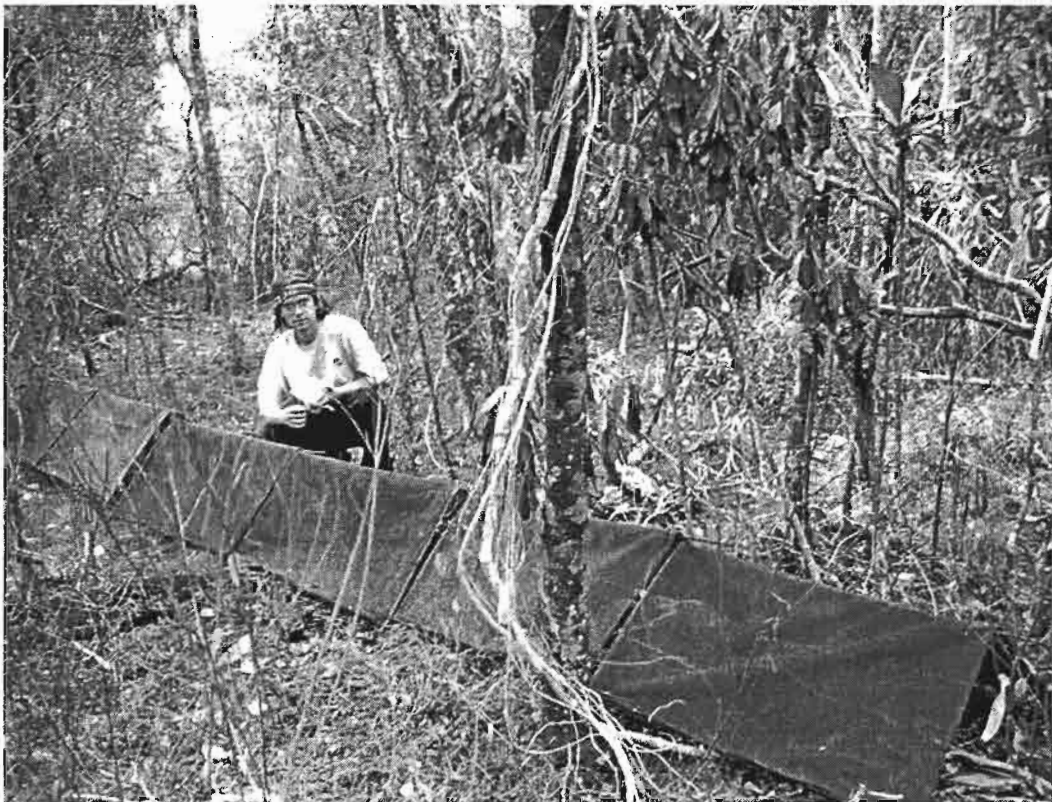


Figure 9.6. Dispositif retenu la modification du couvert



Caractérisation des écosystèmes représentatifs des groupements végétaux de basse altitude du grand Sud calédonien et de la vallée de la Tontouta : étude de la myrmécofaune et de l'herpétofaune

Hervé Jourdan, Ross Sadlier, Lydia Bonnet de Larbogne, Djoël Konghouleux, Tana Potiaroa et Jean Chazeau

Ce travail s'inscrit dans le cadre plus vaste d'une étude d'écologie botanique, menée par notre Unité (US001 de l'IRD) à la demande de la Direction des Ressources Naturelles de la Province Sud, afin d'acquérir une connaissance globale suffisante pour poser les bases d'un schéma de gestion des différentes unités écologiques de basse altitude sur roches ultramafiques.

L'objectif est de caractériser, au moyen de groupes faunistiques indicateurs, la valeur de quelques maquis sur roches ultramafiques de la vallée de la Tontouta et du « grand Sud » calédonien au point de vue de la conservation. Les groupes faunistiques retenus sont, pour les invertébrés, les Hyménoptères Formicidae et, pour les vertébrés, les reptiles Scincidae et Gekkonidae. On donne ici les premiers résultats acquis sur 6 stations échantillonnées.

Matériel et méthode

Etude de la myrmécofaune

Choix du protocole d'échantillonnage

Les stations sont étudiées suivant le protocole ALL (Ants of the Leaf Litter), proposé par Agosti & al. (2000). Les raisons de ce choix tiennent aux qualités des résultats obtenus, pour un effort d'échantillonnage donné, par la mise en œuvre de ce protocole, et par la possibilité de comparer les résultats avec ceux obtenus ailleurs par d'autres équipes, puisqu'il tend à s'imposer comme standard dans les études de diversité de la myrmécofaune.

Le protocole ALL

Il consiste en un double échantillonnage de la litière, par 2 techniques mises en œuvre de façon synchrone le long d'un transect à travers le milieu étudié. Le long de ce transect, des échantillons de litière sont systématiquement prélevés tous les 10 m sur une surface de 1 m². Simultanément, des pièges de Barber (pitfall traps) sont posés au voisinage des points de prélèvement de la litière et laissés en place pour une durée de capture de 2 jours.

La longueur des transects dans le protocole ALL est variable : plus long le transect, plus nombreux les échantillons. Le nombre d'échantillons préconisé va de 20 à 50, soit des transects de 200 à 500 m (Fisher & al. 2000). Dans toute cette étude, on a retenu une longueur de transect de 200 m, qui semble le maximum possible compte tenu de la taille des formations étudiées. En effet, il convient pour que les études de diversité aient un sens, de traiter des stations écologiquement homogènes. C'est pourquoi il a souvent été nécessaire de conduire l'échantillonnage sur 2 layons sensiblement parallèles longs seulement de 100 m ou sur 2 layons de 100 m en continuité mais disjoints, pour éviter une zone de faciès trop différent (piste, clairière trop vaste, layon) ou simplement pour éviter de sortir de la zone type étudiée.

Matériel et mise en œuvre

L'extraction de la faune de la litière par la méthode des Winkler comprend 2 étapes. Sur le terrain, on prélève la totalité de la litière présente sur 1 m² en s'aidant d'un cadre articulé en cornières d'aluminium de 1 m x 1 m. Cette litière est immédiatement et vigoureusement tamisée. Le produit fin de ce tamisage est recueilli dans des sacs de toile numérotés. Les distances relativement modestes à parcourir ont conduit à réaliser la seconde étape au laboratoire même. Le contenu des sacs en toile est transféré dans des sacs en filet (1 ou plusieurs, suivant la quantité de litière tamisée de chaque cadrat prélevé), qui sont suspendus dans des extracteurs en toile dont la partie inférieure reçoit un pot contenant de l'alcool à 95°. La faune contenue dans la litière est recueillie dans l'alcool, au fur et

à mesure de sa descente, qui accompagne la dessiccation lente du contenu de l'extracteur. Le temps (standardisé) nécessaire et suffisant pour une extraction convenable est de 48 heures. Les espèces extraites sont ensuite identifiées et dénombrées. L'étude de la faune de la litière et du sol se fait parallèlement par un échantillonnage aux pièges de Barber. Cette méthode est décrite au Chapitre 3, mais ici la durée standard du piégeage est 48 heures.

Etude de l'herpétofaune

Les reptiles ont été principalement étudiés par la méthode des transects chronométrés, à raison d'au moins un transect par station. Les temps consacrés à ces opérations ont varié d'une à 2 heures, avec au moins une répétition. Dans les stations qui le permettaient, une prospection des abris (branches et troncs, roches, écorces et cavités des arbres) a aussi été conduite. Mais ces ressources en abris étaient rares dans plusieurs stations en maquis. Sur la station S3, où abondent les roches de diverses tailles, 1 heure de travail a été consacrée à la prospection de cet habitat. Chaque station, sauf une, a été prospectée de nuit (night spotting) pendant une durée d'environ 30 minutes.

Milieux étudiés

Choix des stations

Les stations retenues ont été choisies en concertation avec l'équipe botanique, afin d'obtenir une série représentative des types de maquis présents, dans les milieux apparemment les mieux conservés des zones étudiées

Maquis de la vallée de la Tontouta

Trois stations ont été étudiées dans la vallée : un maquis sur sol brun, un maquis sur sol rouge, un maquis paraforestier. Ces stations sont respectivement codées MB, MO et F dans les relevés faunistiques.

Station MB

Elle correspond à un maquis arbustif sur sol brun hypermagnésien. Le couvert est haut et dense. Le sol de la station est quasiment plat, sans affleurement rocheux, couvert d'une litière dense et parsemé de très nombreuses branches ou troncs en décomposition. Elle est située à l'altitude d'un affluent de la Tontouta, près de sa jonction avec la rivière : elle est donc partiellement et temporairement inondable en période de crues. Cette station a pour localisation (départ des transects) : S 21° 51.856' / E 166° 12.932'. L'échantillonnage comprend 2 transects de 100 m chacun, espacés de 20 m au départ.

Station MO

Elle correspond à un maquis plus bas, mêlé de gaïacs sur sol ferrallitique colluvial de piémont. Son altitude la met hors de portée des crues et sa pente modérée à forte assure un bon drainage des eaux de pluie. La litière est peu épaisse, irrégulière. Les affleurements rocheux sont nombreux. Le couvert est limité et l'ensoleillement au sol est fort. Cette station a pour localisation (départ des transects) : S 21° 57.495' / E 166° 15.900'.

Station F

Elle correspond à un maquis paraforestier sur un versant en limite de creek. La station n'est pas inondable et sa pente est très forte. La profondeur du sol est variable et les affleurements rocheux sont très nombreux. La litière est inégalement répartie, mais assez abondante car le couvert végétal est dense. Cette station a pour localisation (départ des transects) : S 21° 55.960' / E 166° 18.501'. L'échantillonnage est fait selon 2 transects distants au départ de 10 m.

Maquis du Sud

Trois stations ont aussi été étudiées dans le « grand Sud » : un maquis à *Gymnostoma*, un maquis haut à chênes-gommes et une formation haute à *Metrosideros*. Ces stations sont respectivement codées S1, S2 et S3 dans les relevés faunistiques.

Station S1

Elle comprend un maquis à *Gymnostoma*, qui évolue localement vers une formation forestière. Cette station (col du Crèvecoeur) a pour localisation (départ des transects) : 22° 18.751' / E 166° 46.205'. L'échantillonnage est fait le long de 2 transects, distants au départ de 40 m (espace quasi-dénudé). Le premier transect (points 1 à 10) correspond au maquis le moins dense, qui couvre la plus grande partie de la zone. Le couvert est en général assez réduit et la litière est en conséquence irrégulière et peu épaisse. Le second transect (points 11 à 20) est dirigé en vers la formation la plus haute qu'il traverse. Le couvert est plus important que dans le premier transect et la litière est en conséquence plus épaisse et plus également répartie.

Station S2

Elle correspond à une formation haute à chênes-gommes en voie de régénération, située à proximité de la route de Prony. La station est en pente modérée et bien drainée. On observe au sol l'affleurement fréquent de cuirasse et la présence de blocs indurés. Cette station a pour localisation (départ des transects) : S 22° 18.825' / E 166° 47.520'. L'échantillonnage est fait selon 2 transects partant près de la lisière et distants au départ de 15 m. Cette formation assez ouverte est très menacée par le feu. Un de ces feux accidentels a été observé immédiatement après son échantillonnage et il a malheureusement détruit une partie de la station.

Station S3

Elle correspond à une formation de maquis haut à *Metrosideros* sur cuirasse latéritique. La hauteur du couvert est importante et la litière est généralement abondante et épaisse. Le nombre de branches mortes et de troncs abattus en décomposition est important. La surface du sol est très accidentée, parsemée de crevasses ou micro dolines et de blocs de cuirasse de toutes tailles. Des clairières dans ce milieu sont dominées par des Casuarinacées et la litière d'aiguilles correspondante est beaucoup plus sèche. Cette station a pour localisation (départ des transects) : S 22° 16.576' / E 166° 57.706'. L'échantillonnage est fait suivant 2 transects partant près de la lisière et distants au départ de 10 m..

Résultats partiels pour la myrmécofaune

Les relevés qualitatifs de la myrmécofaune des stations étudiées qui ont été dépouillés à ce jour sont donnés Tableau 9.4. Les identifications ont un caractère provisoire car la détermination des taxons relevés est en cours. De même, on ne donne ici que les résultats de richesse et d'abondance. L'analyse plus approfondie de la diversité (indices de diversité, richesse et diversité maximum espérées sur chaque station) et les conclusions sur l'intérêt de chaque station pour la conservation ne pourront être données qu'à la fin de l'étude.

Maquis de la vallée de la Tontouta

L'échantillonnage des seuls cadrats (extracteurs de Winkler) donne une richesse de 11 espèces, pour un effectif de 978 individus sur 20 m² pour la station MB, de 3 espèces, pour un effectif de 1037 individus sur 20 m². pour la station MO et de 21 espèces, pour un effectif de 565 individus sur 20 m² pour la station F.

Maquis du Sud

Station S1

L'échantillonnage aux pièges de Barber donne une richesse de 9 espèces, pour un effectif de 529 individus capturés par les 20 pièges en 48 heures. L'échantillonnage des seuls cadrats (extracteurs de Winkler) donne une richesse de 11 espèces, pour un effectif de 132 individus sur 20 m². L'ensemble du protocole ALL donne une richesse spécifique de 15 espèces.

Station S2

L'échantillonnage aux pièges de Barber donne une richesse de 7 espèces, pour un effectif de 260 individus capturés par les 20 pièges en 48 heures. L'échantillonnage des seuls cadrats (extracteurs de Winkler) donne une richesse de 12 espèces, pour un effectif de 120 individus sur 20 m². L'ensemble du protocole ALL donne une richesse spécifique de 15 espèces.

Station S3

L'échantillonnage des seuls cadrats (extracteurs de Winkler) donne une richesse de 13 espèces, pour un effectif de 413 individus sur 20 m².

Résultats partiels pour l'herpétofaune

Maquis de la vallée de la Tontouta

Caledoniscincus austrocaledonicus est présent dans les 3 stations. *Caledoniscincus haplorhinus* a été observé sur la station MO. *Caledoniscincus atropunctatus* a été observé sur la station F. L'espèce de gecko introduite *Hemidactylus frenatus* a été détectée (vocalisation) dans la station MB ou à proximité immédiate.

Maquis du Sud

Caledoniscincus austrocaledonicus est présent dans les 3 stations. *Tropidoscincus variabilis* a été observé sur les stations S1 et S3. *Caledoniscincus atropunctatus*, *Marmorosphax tricolor* et le gecko *Bavayia septuiclavis* ont aussi été observés dans la station S3.

Discussion

Richesse des milieux

Au plan myrmécologique, 48 espèces ont été observées au cours de l'étude et on estime avoir collecté 3 genres non encore recensés en Nouvelle-Calédonie. Ces chiffres seront corrigés par une identification plus fine des taxons. Les stations les plus riches sont celles où la végétation est la plus dense : les maquis paraforestiers S3 et F. A l'exception de la station MO dont la myrmécofaune apparaît très appauvrie, la diversité des stations est donc intéressante, en particulier celle des stations S3 et F.

Au plan herpétologique, 6 espèces seulement ont été observées pendant ce travail sur l'ensemble des sites. La seule espèce commune à tous les milieux est *C. austrocaledonicus*, mais il n'est jamais abondant. Un seul spécimen de *C. haplorhinus* a été observé et il en va de même pour *T. variabilis*. La station la plus riche est S3 et son herpétofaune semble plus typique d'un milieu forestier que d'un maquis.

Première analyse de l'état des milieux

Au plan myrmécologique, on observe la généralisation du phénomène invasif. Deux espèces retiennent particulièrement l'attention. *Wasmannia auropunctata* est bien implantée dans les 3 stations de la

vallée de la Tontouta et elle a été détectée aux pièges de Barber dans la station S1 du Sud (Crèvecoeur de Prony). *Anoplolepis gracilipes* est présente et dominante dans 2 stations du Sud (S1 et S2) et elle est une des plus fréquentes espèces dans la station F de la vallée de la Tontouta. D'autres espèces introduites ont été aussi recensées, mais l'état général des stations, indiqué par cette première analyse de la myrmécofaune, n'est vraiment inquiétant que pour MO.

Au plan herpétologique, on observe une faune numériquement peu abondante et pauvre en espèces. On remarque particulièrement l'absence de taxons caractéristiques de certains des milieux prospectés. En première analyse, il se confirme que l'invasion par *Wasmannia* a eu un impact négatif sur l'herpétofaune comme sur la myrmécofaune. Mais on s'interroge aussi sur l'impact que la longue présence d'*Anoplolepis* a pu avoir sur cette faune de reptiles, dans les stations qu'elle a envahies.

Bibliographie

- Agosti D., Alonso L.E. 2000. The ALL protocol. A standard protocol for the collection of ground-dwelling ants : 204- 206. In Agosti & al. (eds.) : Ants. Standard methods for measuring and monitoring biodiversity. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Fisher B.L., Malsch A.K.F., Gadagkar R., Delabie J.H.C., Vasconcelos H.L., Majer J.D. 2000. Applying the ALL protocol. Selected case studies : 207-214. In Agosti & al. (eds.) : Ants. Standard methods for measuring and monitoring biodiversity. Smithsonian Institution Press, Washington.

Tableau 9.4. Espèces de la myrmécofaune recensées sur les 6 stations de maquis échantillonnées dans le Sud Calédonien

S1 : Barber	S2 : Barber
Anochetus cf graeffei	Anoplolepis gracilipes
Anoplolepis gracilipes	Cardiocondyla cf emeryi
Cardiocondyla cf emeryi	Monomorium sp 020829
Ochetellus glaber	Pheidole sp 020829
Paratrechina sp 020821	Pheidole sp 020829-II
Pheidole sp 020826	Solenopsis cf papuana
Tetramorium cf indicum	Tetramorium cf indicum
Tetramorium sp 020826	
Wasmannia auropunctata	

S1 : Winkler	S2 : Winkler	S3 : Winkler
Anochetus cf graeffei	Anochetus cf graeffei	Discothyrea sp 020823
Anoplolepis gracilipes	Anoplolepis gracilipes	Eurhopalothrix cf caledonica
Cardiocondyla cf emeryi	Brachymyrmex obscurior	Hypoponera sp 020823
Formicinae non id. Fe	Brachymyrmex obscurior Fe	Hypoponera sp Fe
Oligomyrmex cf sodalis	Cardiocondyla cf emeryi	Lordomyrma sp 020823
Paratrechina sp 020821	Oligomyrmex cf sodalis	Lordomyrma sp 020823
Pheidole sp 020821-I	Paratrechina caledonica	Monomorium cf longipes
Solenopsis cf papuana	Paratrechina sp 020821	Monomorium sp 020823
Strumigenys sp 020822	Pheidole sp 020821	Monomorium sp 020823 Fe
Strumigenys sp 020822 Fe	Pheidole sp 020821-I	Monomorium sp 020823-II
Tetramorium cf indicum	Solenopsis cf papuana	Monomorium sp 020823-III
Unnamed genus 2 (Shattuck)	Tapinoma melanocephalum	Oligomyrmex cf sodalis
		Orectognathus cf sarasini
		Paratrechina sp 020821
		Paratrechina sp 020821 Fe
		Pheidole sp 020823

MB : Winkler	MO : Winkler	F : Winkler
Brachymyrmex obscurior	Brachymyrmex obscurior	Anochetus cf graeffei
Brachymyrmex obscurior Fe	Paratrechina sp 020821	Anoplolepis gracilipes
Cardiocondyla cf emeryi	Wasmania auropunctata	Calyptomymex sp 020829
Cardiocondyla cf emeryi Fe	Wasmania auropunctata Fe	Cardiocondyla cf emeryi
Hypoponera sp 020828		Cardiocondyla sp 020829
Odontomachus simillimus		Discothyrea sp 020829
Oligomyrmex cf sodalis		Glamyromyrmex sp.
Paratrechina cf vaga		Monomorium cf nellerium
Pheidole sp 020828		Monomorium sp 020829
Solenopsis cf papuana		Ochetellus glaber
Strumigenys emmae		Oligomyrmex cf sodalis
Strumigenys emmae		Paratrechina cf caledonica
Tapinoma melanocephalum		Paratrechina sp 020829
Tapinoma melanocephalum Fe		Paratrechina sp 020829 Fe
Wasmannia auropunctata		Pheidole sp 020829
Wasmannia auropunctata Ma		Pheidole sp 020829-I
		Solenopsis cf papuana
		Strumigenys emmae
		Strumigenys sp 020829
		Tapinoma melanocephalum
		Tetramorium sp 020829
		Wasmannia auropunctata

Conclusion

Au terme de ces 3 années de recherche, de nouvelles connaissances ont été acquises sur les modalités de l'expression de *Wasmannia auropunctata* dans les milieux cultivés et naturels en Nouvelle-Calédonie, sur son impact sur la faune native, sur les mécanismes qui autorisent son succès colonisateur et sur les moyens de contrôler son extension.

Il ne faut pas se dissimuler que *W. auropunctata* n'a pas fini de gagner du terrain, vers les fonds des vallées habitées comme dans les massifs forestiers qui sont situés, pour leur plus grande partie, dans le domaine écologique potentiellement colonisable par l'envahisseur.

Tous les facteurs qui commandent son expression ne sont pas connus, mais on retient que cette espèce mésophile réussit mieux dans les zones les plus humides (donc les plus fermées) des milieux secs et dans les zones les mieux ressuyées ou les plus ouvertes des milieux humides. Son unicolonialité, qui était supposée pour tous les territoires envahis (en particulier les Galápagos) et que nos travaux ont démontré à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie, est un facteur essentiel de son succès : elle permet toutes les infestations ou ré-infestations, sans qu'une concurrence intra spécifique ne vienne ralentir cette dynamique. Elle permet, par le système de fusion/division des agrégats, une excellente utilisation de l'espace, encore renforcée par les capacités d'adaptation de cette espèce de litière, qui lui permettent d'utiliser opportunément les abris en hauteur (hors d'eau) dans les zones inondables ou saturables. Les densités de populations atteintes sont donc impressionnantes et l'impact sur certains compartiments de la faune est spectaculaire : la myrmécofaune native est la première éliminée, mais le phénomène est perceptible jusqu'au niveau des vertébrés, comme les reptiles.

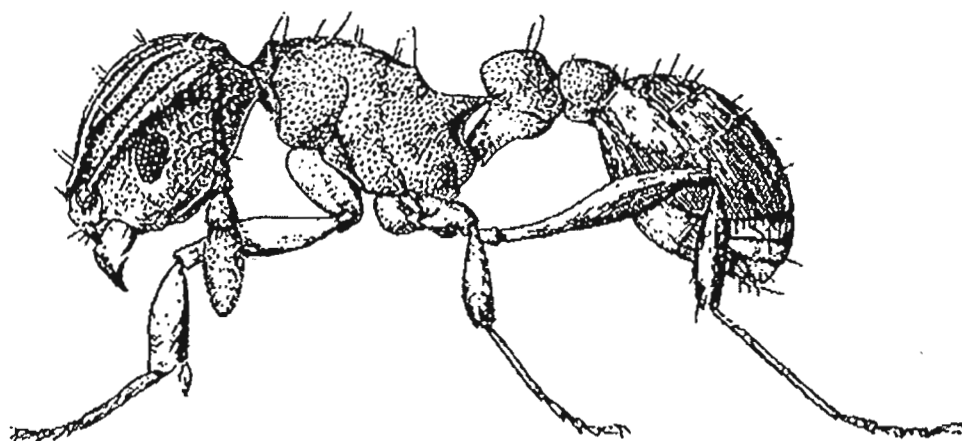
Cette unicolonialité vient renforcer les remarquables capacités compétitives de l'espèce. L'étude de ses rapports avec la myrmécofaune connue des 2 milieux naturels qui présentent le plus d'intérêt pour la conservation (la forêt sclérophylle et la forêt dense humide sur sols issus de roches ultramafiques) montre que la plupart des fourmis présentes sont éliminées dans les rencontres « un contre un » et que celles qui semblent capables de lui tenir tête ne sont généralement pas, en conditions de terrain, des compétiteurs efficaces en groupe sur les ressources alimentaires. Certaines espèces introduites s'en sortent mieux que les espèces endémiques. Mais le recours à *Pheidole megacephala* comme agent local de « lutte biologique » serait une grave erreur stratégique et on doit le déconseiller formellement.

La nuisance de la « fourmi électrique » en Nouvelle-Calédonie est logiquement beaucoup plus fortement ressentie par les populations rurales que par les populations urbaines ou périurbaines, même défavorisées. Ces populations n'ont pas recours aux insecticides et réagissent le plus souvent par des pratiques (le feu) dont la nuisibilité envers l'environnement est certainement plus grande que celle de *Wasmannia*. La recherche de moyens de lutte - au moins palliatifs - en milieu cultivé mélanésien (origine des feux) est donc une nécessité sociale. Mais l'état actuel des connaissances ne permet pas de tabler sur des actions de lutte biologique, qui impliqueraient le parasitisme d'*Orasema* ou l'introduction à très haut risque d'espèces de fourmis supposées compétitives dans sa zone d'origine, espèces qui seront étudiées dans le cadre du second appel d'offres Ecofor (équipe d'Alain Dejean). La génétique de *W. auropunctata* est une autre voie explorée dans le même cadre : l'unicolonialité est-elle une caractéristique de l'espèce ou un événement qui a précédé de peu, ou suivi (bottleneck) l'introduction ? Peut-on imaginer recréer une diversité qui rétablirait la compétition intraspécifique ?

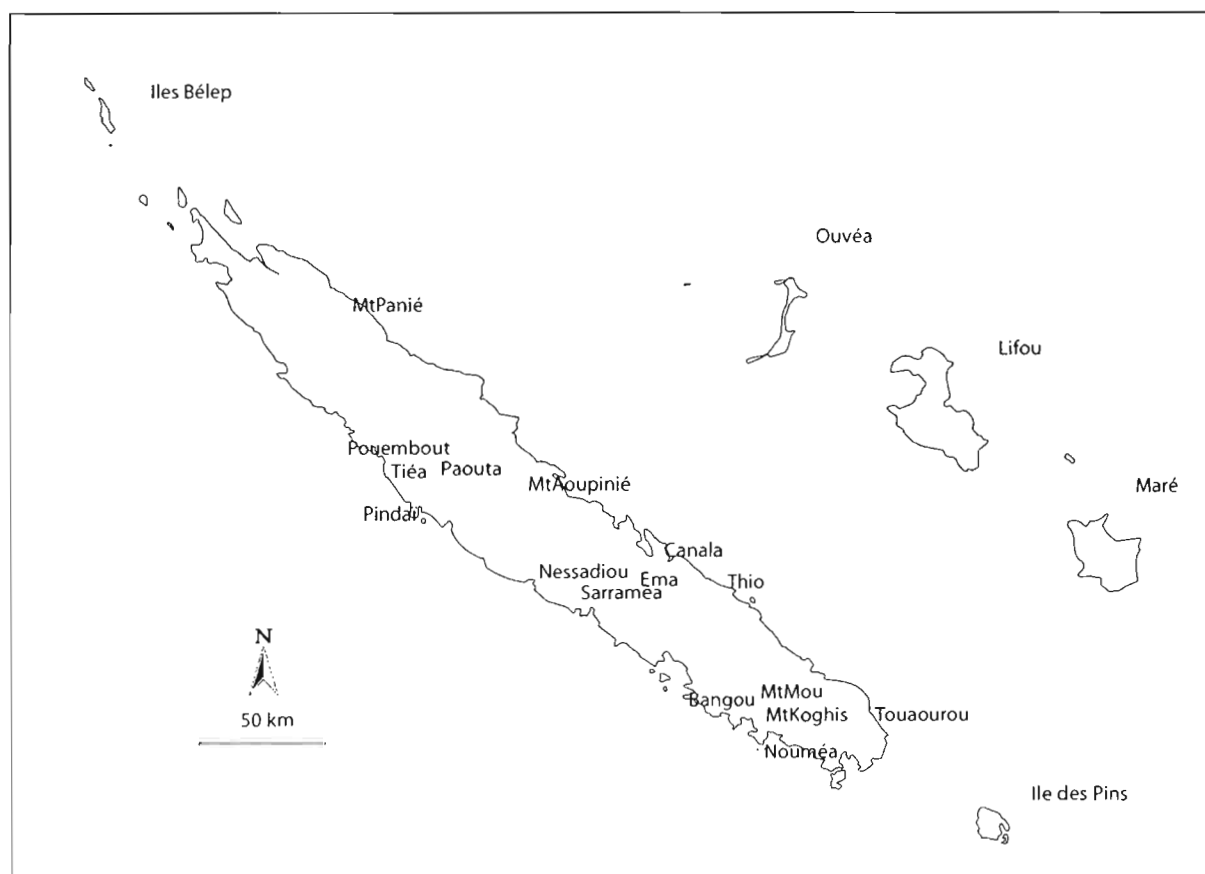
Il est clair cependant que ces travaux, d'un intérêt théorique incontestable, n'apporteront pas une solution à court terme. Les voies d'un contrôle limité semblent donc passer, comme aux Hawaii ou aux Galápagos, par l'usage d'appâts toxiques raisonnablement sélectifs. Des problèmes de coût entrent alors en jeu, que seuls les pouvoirs publics pourront régler s'ils en ont la volonté, après que les appâts à base de régulateurs de croissance récemment disponibles sur le marché régional aient été testés contre l'envahisseur. Il est vrai que la vigilance des hommes pour prévenir sa diffusion dans les zones encore indemnes éviterait beaucoup de peines, de destructions et de dépenses. Mais il faudrait la réveiller par des campagnes d'information beaucoup plus intensives et incisives que les timides moments de communication jusqu'ici consacrés au problème.

Annexes

Wasmannia auropunctata (d'après Hölldobler & Wilson 1990)

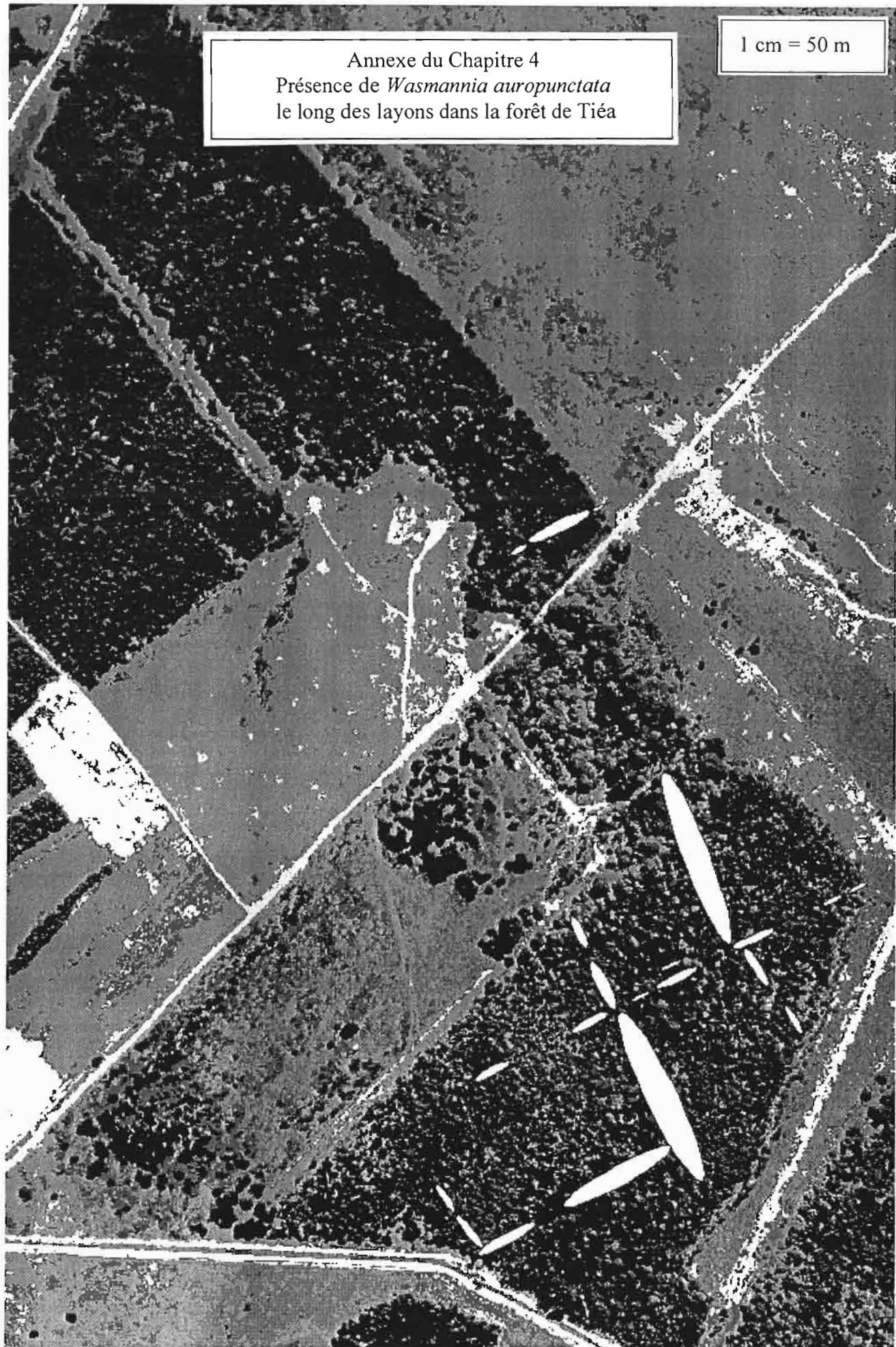


Carte de la Nouvelle-Calédonie
indiquant les principales localités citées dans le rapport



Annexe du Chapitre 4
Présence de *Wasmannia auropunctata*
le long des layons dans la forêt de Tiéa

1 cm = 50 m



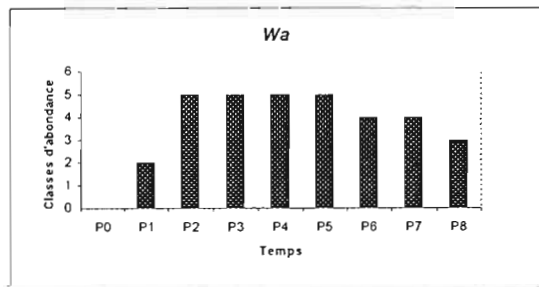
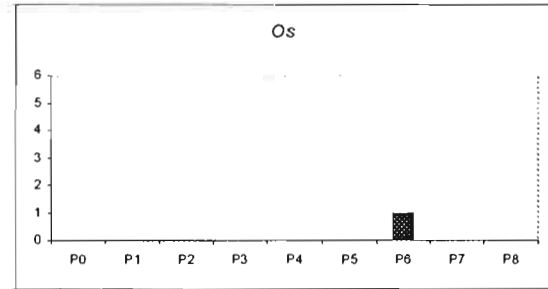
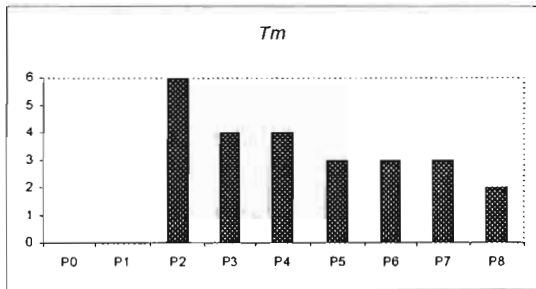
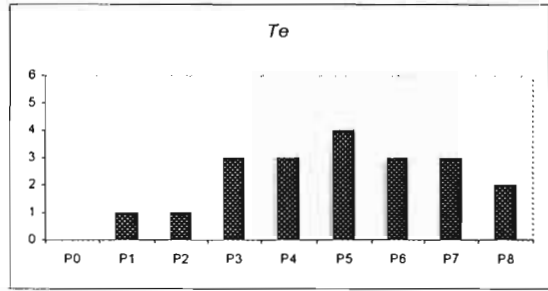
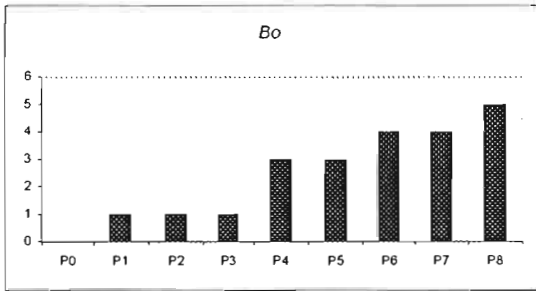
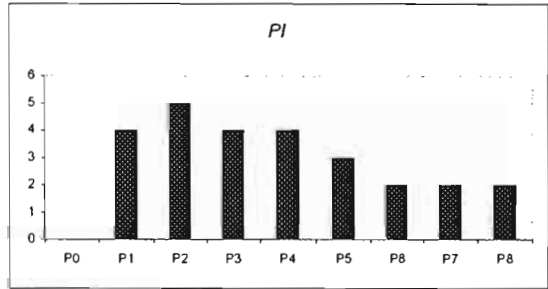
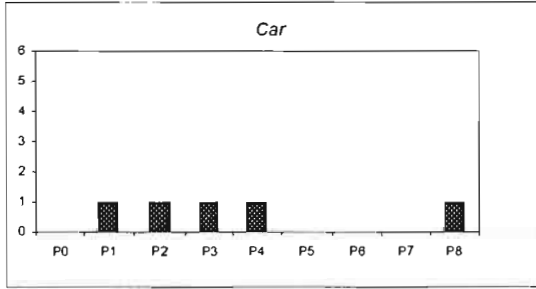
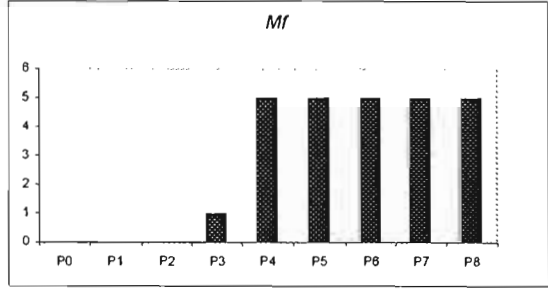
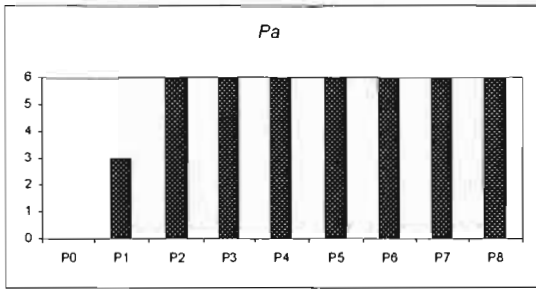
Annexe du Chapitre 6

6.1. Arrivée et maintien des espèces sur l'appât : classes d'abondances observées tous les quarts d'heure sur les appâts (chair de thon), pour différentes espèces de Formicidae, pendant une période de 2 heures

Pa : *Plagiolepis alluaudi*
Mf : *Monomorium floricola*
Car : *Cardiocondyla emeryi*
Pl : *Paratrechina longicornis*
Bo : *Brachymyrmex obscurior*
Te : *Tetramorium simillimum*
Tm : *Tapinoma melanocephalum*
Os : *Odontomachus simillimus*
Wa : *Wasmannia auropunctata*

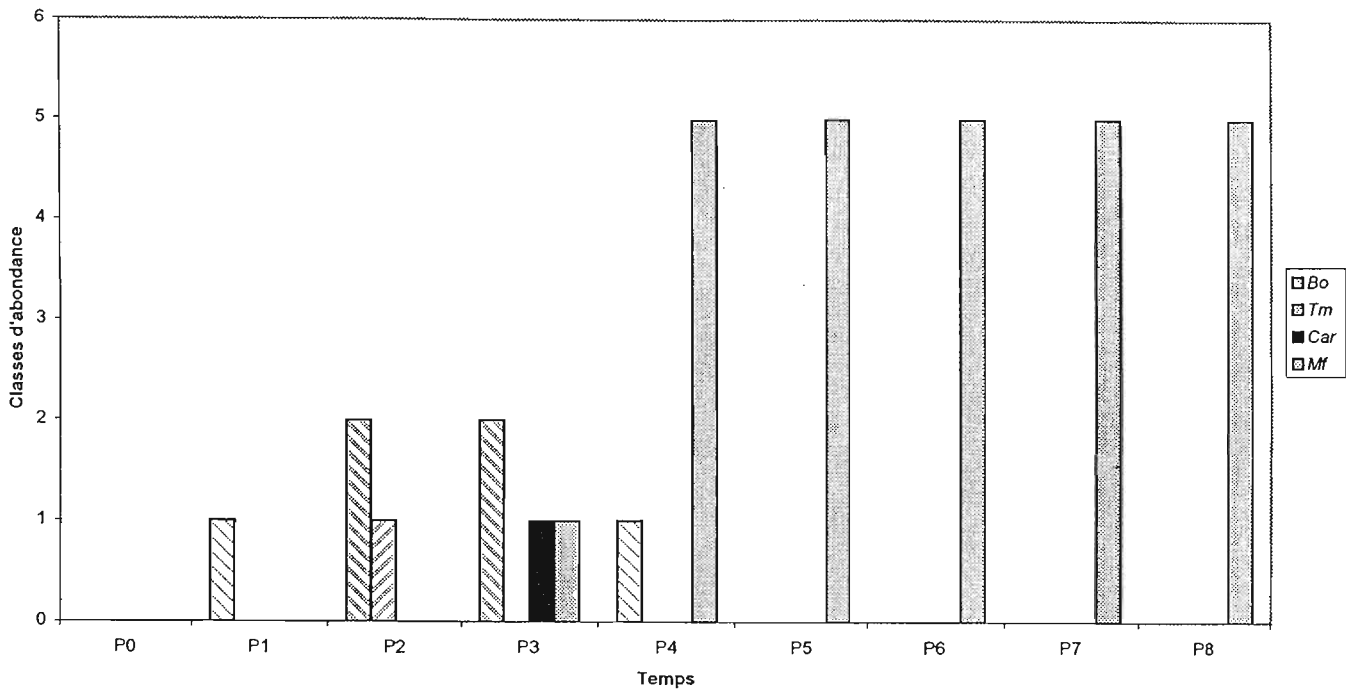
6.2. Graphes 1 à 6 : succession des espèces sur les appâts : exemples de successions observées sur les appâts (chair de thon) pendant les périodes d'observation diurnes, pour les espèces de Formicidae présentes à Tiéa (N : appâts de la Station Nord ; C : appâts de la Station Centre ; S : appâts de la Station Sud)

Wa : *Wasmannia auropunctata*
Bo : *Brachymyrmex obscurior*
Pa : *Plagiolepis alluaudi*
Pv : *Paratechina vaga*
Pl : *Paratechina longicornis*
Car : *Cardiocondyla emeryi*
Te : *Tetramorium simillimum*
Mf : *Monomorium floricola*
Tm : *Tapinoma melanocephalum*



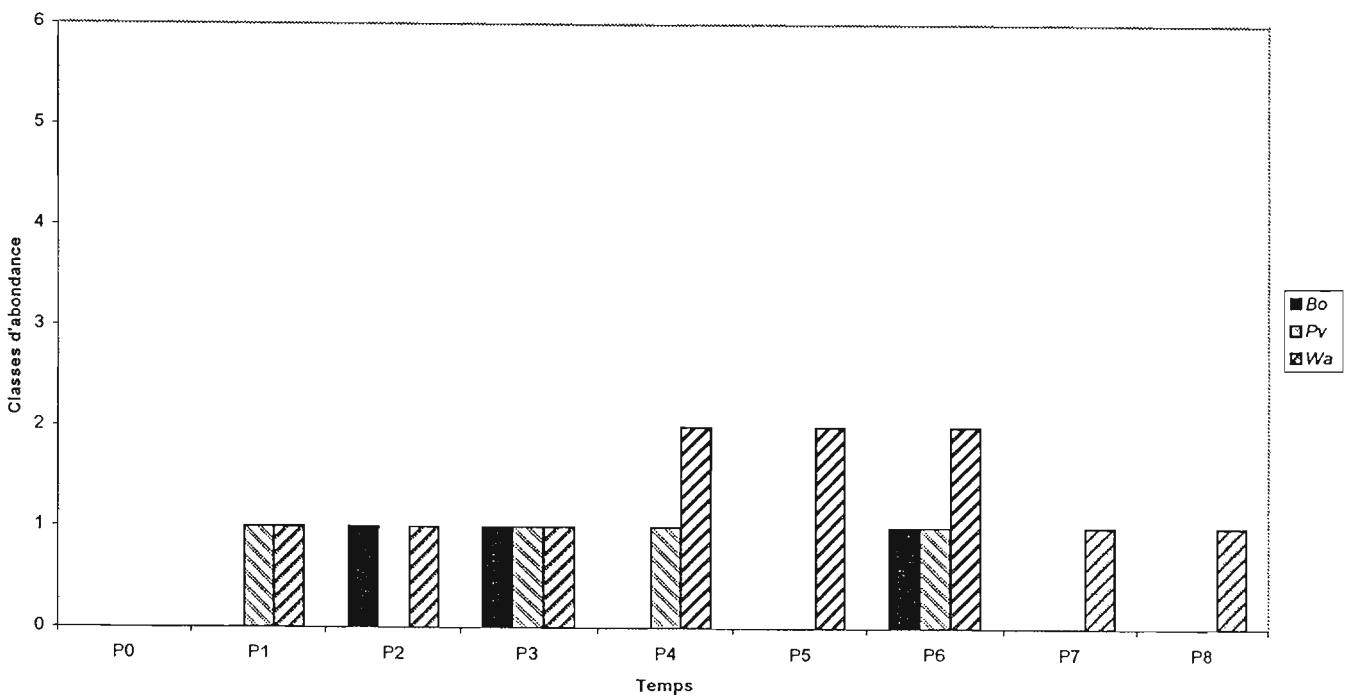
Grappe 1

Mercredi 19/04 Appât 13 Matin SC



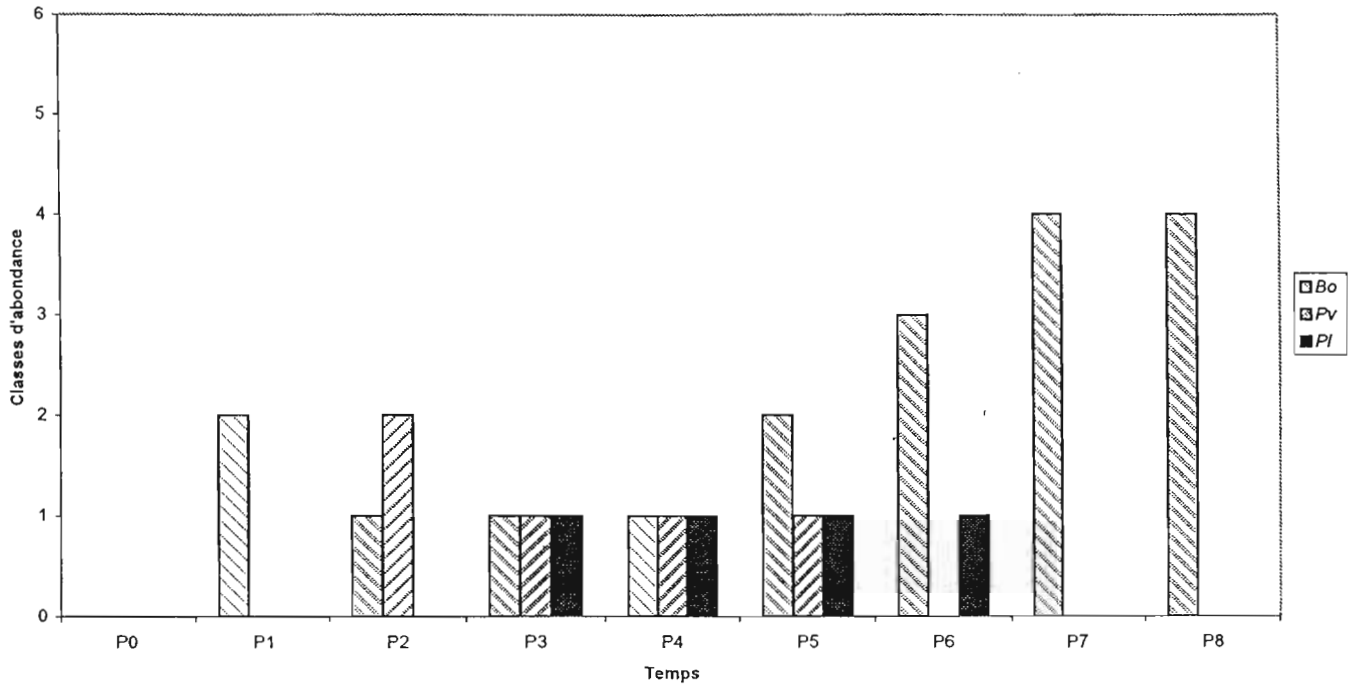
Grappe 2

Jeudi 20/04 Appât 5 Matin SC



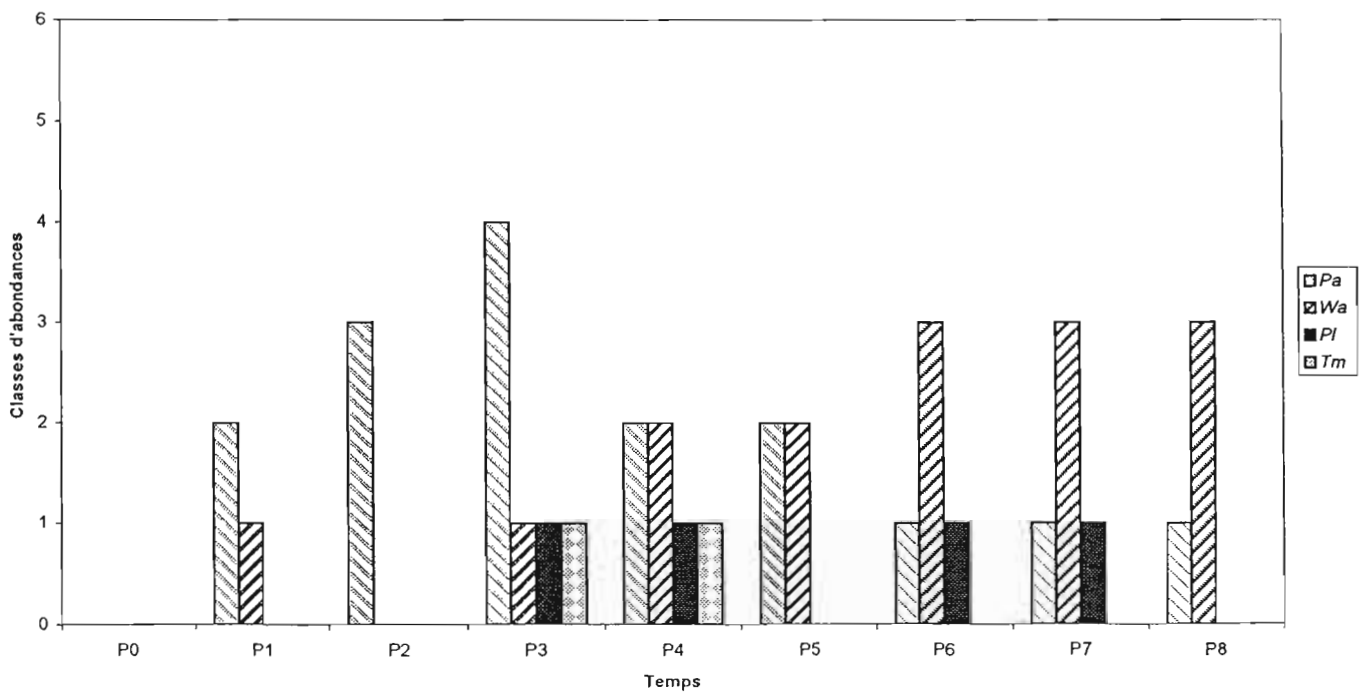
Grappe 3

Jeudi 20/04 Appât 15 Matin SC



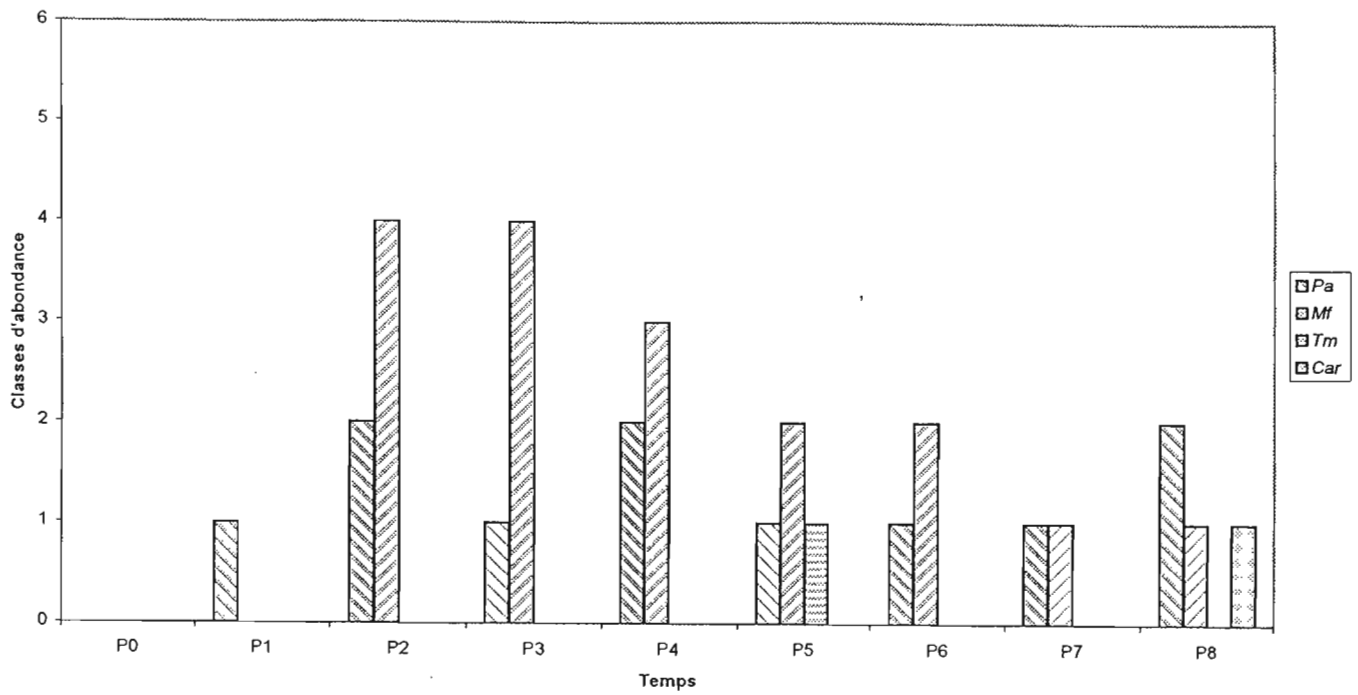
Grappe 4

Mercredi 19/04 Appât 17 Midi SS



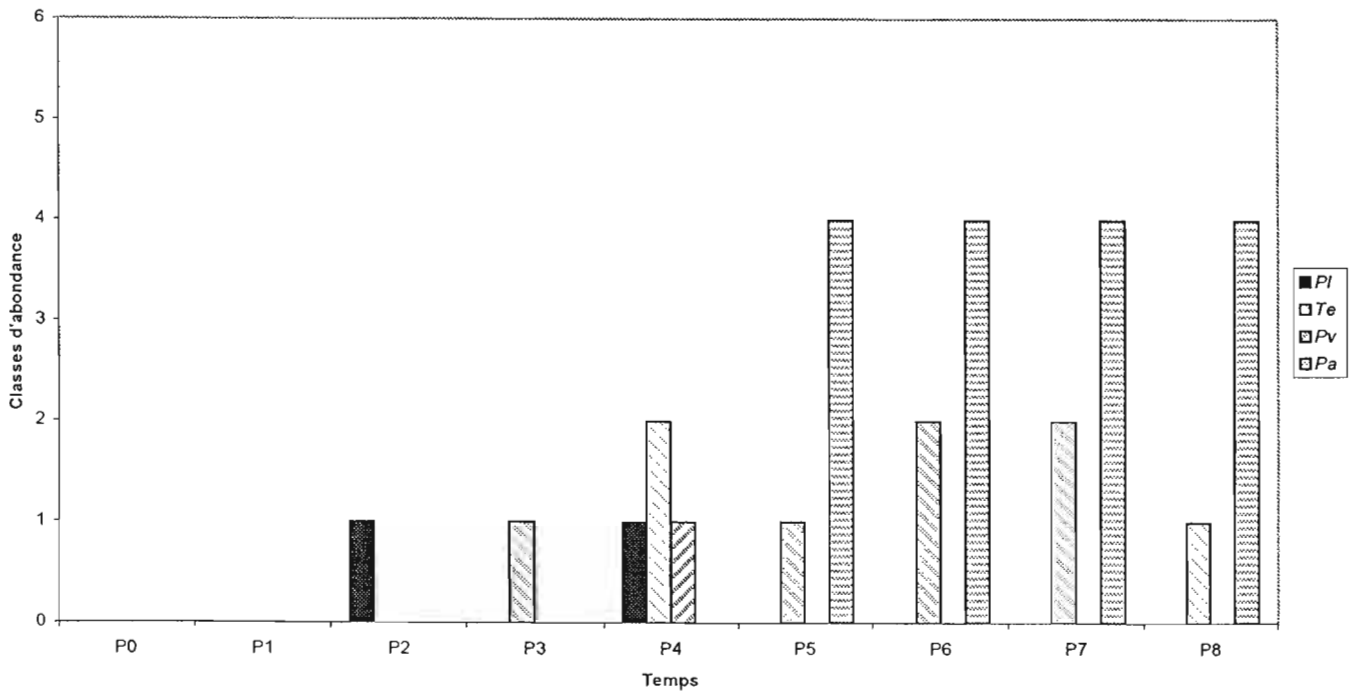
Graphe 5

Mercredi 19/04 Appât 20 Midi SS



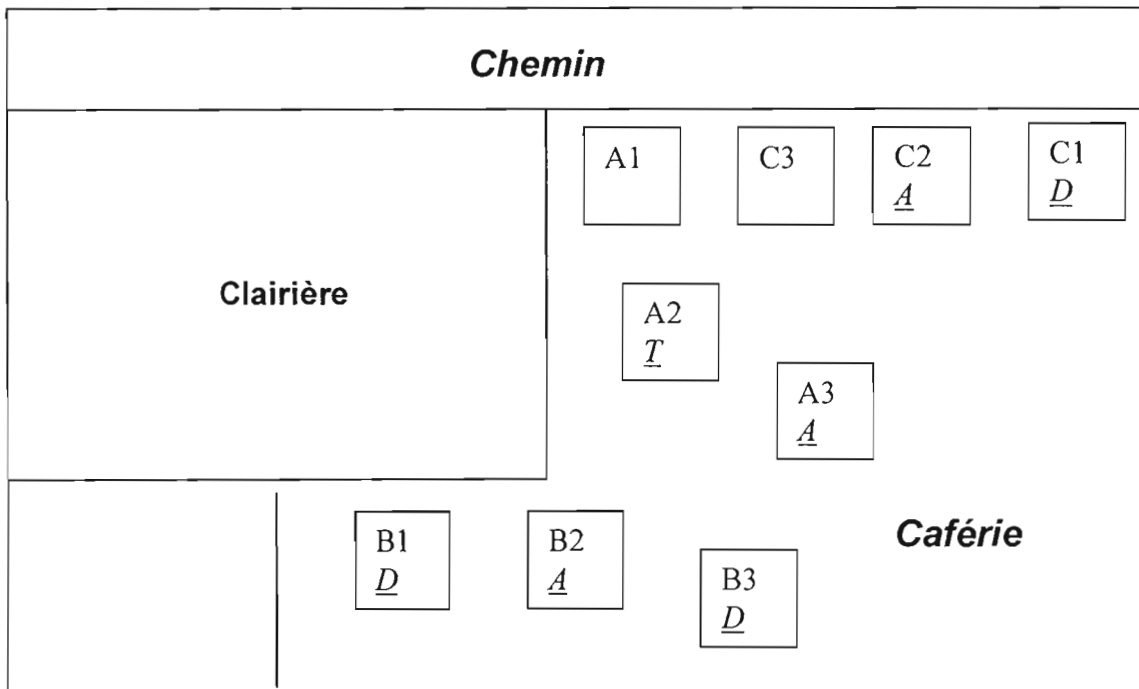
Graphe 6

Lundi 17/04 Appât 12 Matin SN

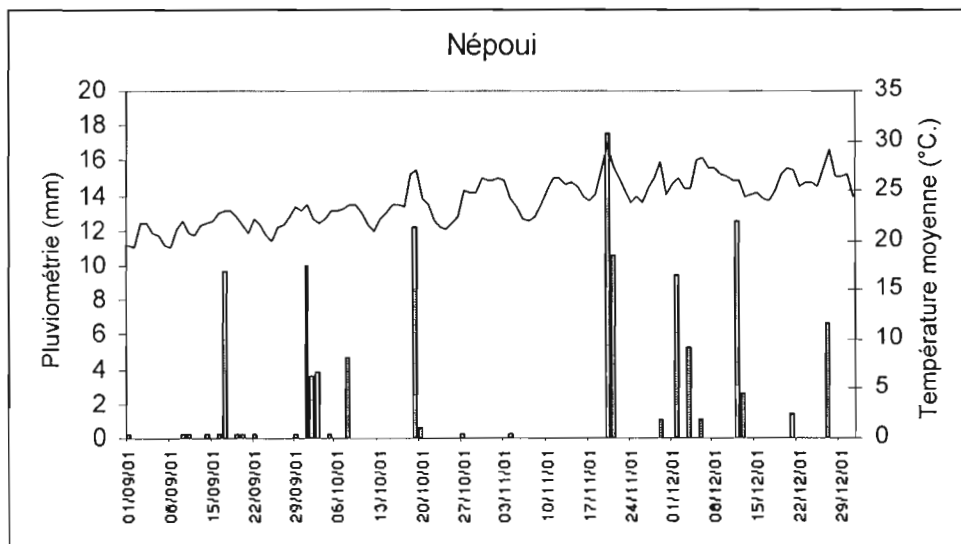
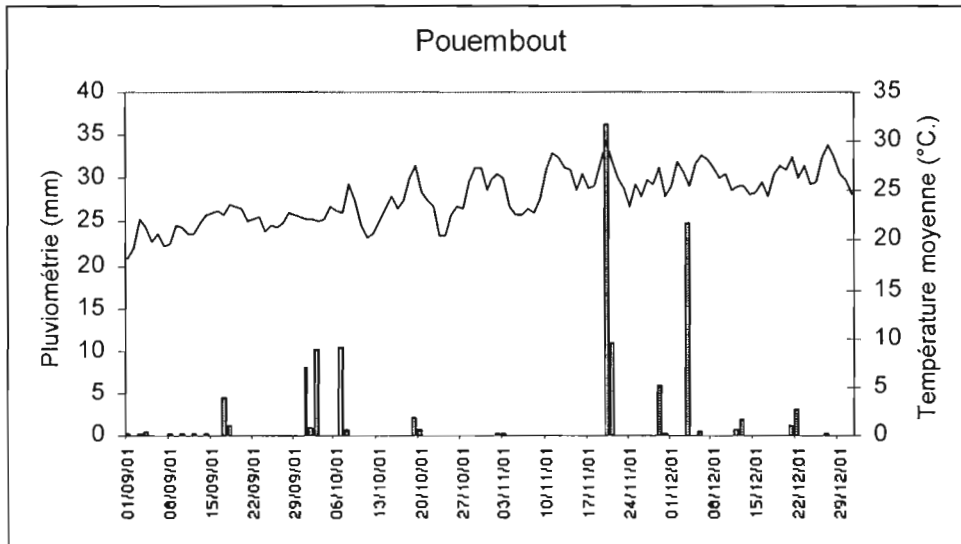


Annexe du Chapitre 8

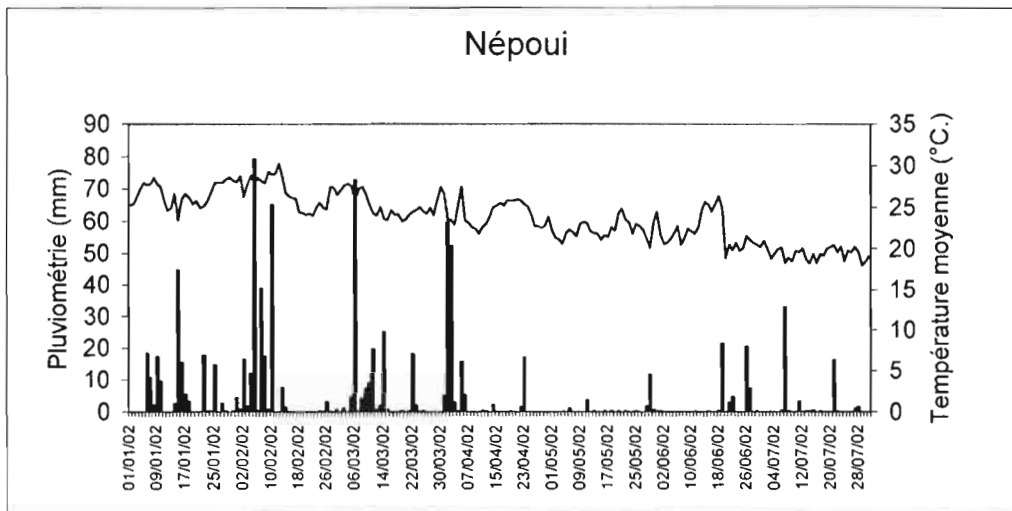
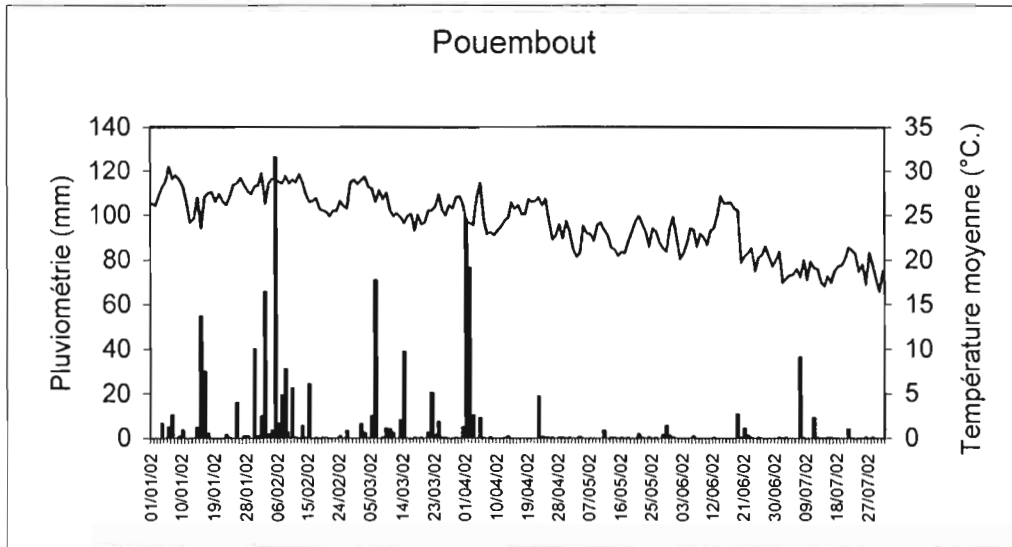
8.1. Caférie de Bangou : schéma d'implantation des blocs pour les essais de traitements dans la caférie de Bangou. Traitement des placettes : A = Amdro, D = Diazinon, T = Témoin.



8.2. Températures et pluviométries journalières relevées entre le 1^{er} septembre et le 31 décembre 2001 sur les stations météorologiques voisines des parcelles échantillonnées (sources : Météo France)



8.3. Températures et pluviométries journalières relevées entre le 1^{er} janvier et le 31 juillet 2002 sur les stations météorologiques voisines des parcelles échantillonnées (sources : Météo France)



Formations à la recherche dans le cadre du programme Inwascal : 2000-2003.

- Accueil et encadrement d'un étudiant en Maitrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes (Thibaut Delsinne). Université des Sciences et Technologies de Lille. Sujet de mémoire : Etude de l'invasion en forêt sclérophylle néo-calédonienne de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata* (Roger), 1863 (Hymenoptera Formicidae). Soutenance septembre 2000. Co-responsables : J. Chazeau (IRD Nouméa) et H. Jourdan (IRD Orléans)
- Accueil et encadrement d'un étudiant en DEA (François-Xavier Andrès). Université d'Orléans. Sujet de mémoire : Etude des facteurs proximaux du succès d'un envahisseur biologique. Utilisation et disponibilité de sites de nidification chez *Wasmannia auropunctata* en Nouvelle-Calédonie. Soutenance septembre 2001. Co-responsables : J. Chazeau (IRD Nouméa) et H. Jourdan (IRD Orléans)
- Accueil et encadrement d'un étudiant en Master Environnement (Samuel Pinna). Université de Québec à Montréal. Sujet de mémoire : Contrôle de la fourmi envahisseuse *Wasmannia auropunctata* (Roger) en Nouvelle-Calédonie au moyen d'appâts toxiques : essais en milieu cultivé et en milieu naturel. Soutenance : septembre 2002. Responsable : J. Chazeau (IRD Nouméa)
- Accueil et encadrement d'une étudiante en DEA *ADEn* (Nora Maïrouch). Université d'Orléans. Sujet de mémoire : Importance et perception d'un phénomène invasif en Nouvelle-Calédonie. Soutenance : septembre 2002. Responsable : H. Jourdan (Université de Toulouse III, en accueil IRD Nouméa).
- Accueil et encadrement d'un étudiant en stage de fin de 2^e année INA-PG (Julien Foucaud). Stage : juin - septembre 2002. Sujet de mémoire : Facteurs environnementaux explicatifs du succès colonisateur de la fourmi pionnière *Wasmannia auropunctata* en Nouvelle-Calédonie. Co-responsables : J. Chazeau (IRD Nouméa) et H Jourdan (Université de Toulouse III, en accueil IRD Nouméa).
- Accueil et encadrement d'un doctorant. Université Paul Sabatier – Toulouse III (Julien Le Breton). Sujet de thèse : Etude des interactions entre la fourmi *Wasmannia auropunctata* (Roger) 1863 et la myrmécofaune : comparaison d'une situation d'invasion en milieu insulaire (Nouvelle-Calédonie) avec la situation observée dans la zone continentale d'origine (Guyane/Amazonie). Co-responsables : A. Dejean (Université de Toulouse III) & J. Chazeau (IRD Nouméa). Soutenance prévue septembre 2003.

