

N° d'ordre : 3485

# THESE

présentée  
devant l'Université Paul Sabatier de Toulouse

en vue de l'obtention du  
Doctorat de l'Université Paul Sabatier

Spécialité : Entomologie/Ecologie Tropicale

par Hervé JOURDAN

\*\*\*\*\*

**DYNAMIQUE DE LA BIODIVERSITE DE QUELQUES ECOSYSTEMES  
TERRESTRES NEO-CALEDONIENS SOUS L'EFFET DE L'INVASION DE LA  
FOURMI PESTE *Wasmannia auropunctata* (Roger), 1863  
(HYMENOPTERA : FORMICIDAE)**

\*\*\*\*\*

Soutenue le 30/09/1999 devant la commission d'examen :

<b>MM J. CHAZEAU</b>	Directeur de Recherche IRD, Nouméa
<b>D. CHERIX</b>	Professeur Université de Lausanne
<b>L. DEHARVENG</b>	Directeur de Recherche CNRS, Toulouse
<b>J. LEVIEUX</b>	Professeur Université Orléans
<b>L. PASSERA</b>	Professeur Université Paul Sabatier, Toulouse

Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale, UMR CNRS 5550, Université Paul Sabatier,  
Toulouse  
Laboratoire de Zoologie Appliquée, IRD, Nouméa

# THESE

présentée devant  
**l'Université Paul Sabatier de Toulouse**

pour l'obtention du  
**Doctorat de l'Université Paul Sabatier**

Spécialité : **Entomologie/Ecologie Tropicale**

par  
**Hervé JOURDAN**

\*\*\*\*\*

**DYNAMIQUE DE LA BIODIVERSITE DE QUELQUES ECOSYSTEMES  
TERRESTRES NEO-CALEDONIENS SOUS L'EFFET DE L'INVASION DE LA  
FOURMI PESTE *Wasmannia auropunctata* (Roger), 1863  
(HYMENOPTERA : FORMICIDAE)**

\*\*\*\*\*



« Honey-ant dreaming » - Johnny Lynch (Japangati) 1973. (Aboriginal Artists Agency Ltd, Sydney)

Laboratoire d'Ethologie et Psychologie Animale, UMR CNRS 5550, Université Paul  
Sabatier, Toulouse

Laboratoire de Zoologie Appliquée, IRD, Nouméa

# AVANT-PROPOS

Ce travail s'est inscrit dans le cadre des UR 3H puis 34 du département MAA de l'ORSTOM, et des programmes : *Évaluation, signification et rôle de la diversité biologique des milieux terrestres néo-calédoniens*, puis *Etude de la biodiversité, de la dynamique et des conditions nécessaires à la conservation et à la restauration des écosystèmes terrestres en Nouvelle-Calédonie*. Une partie de ce travail est une contribution à un programme de recherche soutenu par une convention CORDET « *Impact des feux de brousse sur le milieu naturel en Nouvelle-Calédonie* ».

En premier lieu, je tiens à remercier **Jean Chazeau** pour son accueil amical et chaleureux au sein du laboratoire de Zoologie Appliquée à Nouméa et pour la grande autonomie qu'il a su m'accorder tant sur le terrain qu'au laboratoire.

Je remercie le Professeur **Luc Passera** pour avoir pris le risque de diriger cette thèse et d'avoir soutenu ce travail malgré les distances. Je le remercie également pour son accueil au laboratoire d'Éthologie et Psychologie Animale et la patience qu'il a montré lors de la phase de rédaction.

Je remercie particulièrement le Professeur **Jean Léviex** pour avoir accepté de participer à cette thèse et de replonger dans le monde des fourmis des années après l'avoir quitté.

Je remercie vivement le Professeur **Daniel Chérix** d'avoir accepté d'expertiser ce travail et de faire le déplacement depuis la Suisse pour participer au jury.

Tous mes remerciements à **Louis Deharveng** pour avoir quitté le temps de l'expertise de cette thèse la faune hypogée et les collemboles.

Mes remerciements s'adressent également à :

**Ross Sadlier** de l'Australian Museum et **Aaron Bauer** de l'Université de Villanova pour m'avoir initié à l'herpétologie de terrain et pour les déterminations de spécimens qu'ils ont réalisé.

**Steve Shattuck** et **Robert Taylor** de l'Australian National Insect Collection, au CSIRO de Canberra pour m'avoir donné accès à l'ensemble de la collection myrmécologique de l'ANIC et pour leur accueil amical lors de ma visite en Novembre 1996.

**G. Delvare**, laboratoire faunistique du CIRAD à Montpellier, pour sa précieuse aide pour l'identification des micro-hyménoptères récoltés en *fogging*.

**Philippe Borsa** et **Bernard Rio** pour m'avoir initié aux techniques d'électrophorèses (Merci Phil pour les longues discussions).

**Lydia Bonnet de Larbogne** et **Tana Potiaroa** pour leur accueil et leur aide au laboratoire et sur le terrain, sans oublier tout le personnel du centre de Nouméa pour leur accueil et leur aide en particulier le service de la DIST (**Marika, Yves, Nathalie, Isabelle, Véronique** et **Jacqueline**), toute l'équipe de botanique en particulier **Stéphane McCoy** et **J.C. Pintaud**, sans oublier **Jacques Geoffroy**, administrateur du centre de Nouméa, qui a permis le déroulement financier de cette thèse.

À la mémoire de **Serge Sirgouant**, président de la Société Calédonienne d'Ornithologie, pour sa gentillesse, sa passion communicative de l'ornithologie calédonienne et dont la disparition quelques jours avant cette thèse laisse un grand vide pour tous les amoureux de la nature de l'archipel.

Je ne peux oublier dans ces remerciements tous les Vats, thésards et stagiaires dont j'ai croisé le chemin à Nouméa : **Laurent "Schmidt"** (surtout pas Vat!), **Howard** et **Cathy**, **Geoffroy** et **Nathalie "schouff & schouffette"**, **Luc** et **Fabienne**, **Patrick** et **Carole**, **Lionel** « Tintin », **Fred** et **Edwige**, **Guillaume "Grouik"**, **Laurent** et **Maxine**, **Christophe** « le grand maître » (Yes !), **Hubert**, **Xavier M.**, **Cécile** et **Philippe** « les cousins », **Yvan** « Space rabbit », **JiPi**, **J.C. "le Baron"**, **Vincent** « Callaghan », **Olive** « Gargo », p'tit **Thomas**, **Sylvain**, **Christophe** «Léo», **Roger**, **Dorothée**, **Nathalie**, **Stéphanie**, **Xavier G.** et tous les autres... qui j'espère ne m'en voudront pas de ne pas les citer tous.

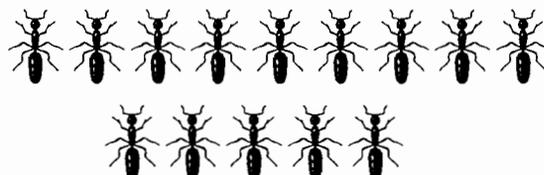
Merci aux toulousains de Paul Sabatier qui ont permis la transition entre les Tropiques et la Métropole : **Stéphane** et **Nathalie** (merci pour le squat et la voiture !), **Vincent** (merci pour la cohabitation de bureau), **Jean-Marc**, **Karine**, **Pascal**, **Kami**, **Nadège**, **Muriel**, **Fabienne**, **Paola**, **Philippe**, **Florence**, sans oublier **Dirk** et **Théo** ... mais aussi **Benoît**, **David**, sans oublier **Eric** et **Emmanuelle**, pour les longues discussions houleuses sur la biodiversité, les fourmis et les îles et des séances de relectures critiques !!!

Merci **Anne** pour la touche artistique des fourmis australiennes.

Merci à **Jean Paul** du Mirail pour son soutien moral dans la phase terminale d'écriture et l'hébergement des derniers jours avant la soutenance.

Enfin des remerciements particuliers à **Jean Paul** pour m'avoir hébergé, supporté et toléré pendant de longs mois de rédaction et sans le soutien duquel j'aurai eu bien du mal à terminer

*Enfin, remerciement tout spécial à René.*







# SOMMAIRE

Avant-propos	i
Sommaire	v
Résumé	xi
Introduction générale et objectifs de l'étude	1

## Chapitre 1 - Notions d'îles et d'invasions biologiques

<b>I. <u>Spécificité insulaire</u></b>	<b>5</b>
A. <i>Notion d'îles</i>	5
1. <i>Îles vraies</i>	7
2. <i>“ Îles d'habitat ” ou “ habitats fragmentaires ”</i>	7
B. <i>Syndrome insulaire et biodiversité</i>	9
<b>II. <u>Concepts d'invasion biologique</u></b>	<b>13</b>
A. <i>Présentation de la problématique</i>	13
B. <i>L'homme et les invasions</i>	15
C. <i>Les phases d'une invasion</i>	17
D. <i>Les attributs d'un envahisseur efficace</i>	20
E. <i>Les îles plus sensibles que les espaces continentaux ? Quelques exemples dans le Pacifique insulaire</i>	23
1. <i>Îles et extinctions</i>	23
2. <i>Conséquences des invasions biologiques dans le Pacifique insulaire</i>	27
F. <i>La perception du phénomène invasif et conservation de la biodiversité</i>	32
<b>III. <u>Les particularités de la Nouvelle-Calédonie</u></b>	<b>37</b>
A. <i>Présentation générale</i>	37
1. <i>Géographie physique</i>	37
2. <i>Contexte climatique</i>	39
3. <i>Histoire géologique : mise en place de l'archipel</i>	41
B. <i>Les milieux naturels de la Nouvelle-Calédonie</i>	43
1. <i>La flore</i>	44
a) <i>Présentation générale</i>	44
b) <i>Les principales formations végétales</i>	45
2. <i>La faune</i>	49
a) <i>Présentation générale</i>	49
b) <i>Mise au point sur la myrmécofaune néo-calédonienne</i>	53
C. <i>La Nouvelle-Calédonie : une province biogéographique menacée</i>	61



## Chapitre 2 - *Wasmannia auropunctata* : Taxonomie, biogéographie et biologie de l'envahisseur

<b>I. <u>Caractéristiques de l'envahisseur</u></b>	<b>71</b>
A. <i>Rappel taxinomique</i>	71
B. <i>Morphologie</i>	73
C. <i>Wasmannia auropunctata, une “ tramp species ”</i>	74

1.	Les déplacements d'espèces chez les Formicidae	74
2.	Les “ tramp species ”	77
3.	Les caractéristiques biologiques de <i>W. auropunctata</i>	80
II.	<b><u>Aire originelle de distribution et Zones d'introduction</u></b>	83
III.	<b><u>Historique de l'invasion de la Nouvelle-Calédonie : milieux anthropiques et milieux primaires</u></b>	85
A.	<i>Origine de l'invasion</i>	85
B.	<i>Invasion des milieux natifs</i>	87
C.	<i>Les nuisances</i>	89
IV.	<b><u>Cycle biologique et vol nuptial de <i>Wasmannia auropunctata</i> : état des connaissances et complément acquis en Nouvelle-Calédonie</u></b>	95
A.	<i>Cycle de développement : durée du cycle, production des sexués et fusion/division des colonies</i>	95
1.	Observations en Nouvelle-Calédonie	95
2.	Discussion	98
a)	<i>Production et renouvellement des sexués</i>	98
b)	<i>Fusion/division des agrégats</i>	100
B.	<i>Vol nuptial</i>	103
1.	Fondation dépendante et vol nuptial ?	103
2.	Observations en Nouvelle-Calédonie	103
a)	<i>au laboratoire</i>	103
b)	<i>dans la nature</i>	105
3.	Discussion et perspectives	107



<b>Chapitre 3 - Conséquences de l'invasion pour la faune native</b>
---

I.	<b><u>Objectifs et limites de l'étude</u></b>	111
II.	<b><u>Matériels et méthodes</u></b>	113
A.	<i>Stations étudiées</i>	113
1.	Description du site des Monts Koghis : maquis et forêt dense humide sempervirente sur roches ultramafiques	113
2.	Description du site de Pindaï : forêt sclérophylle	115
B.	<i>Méthodes d'échantillonnage</i>	117
1.	Pièges d'interception	119
a)	<i>Pièges de Barber pour les invertébrés</i>	119
b)	<i>Pièges de Barber pour les vertébrés</i>	120
c)	<i>Pièges collants</i>	120
2.	Thermonébulisation	120
a)	<i>Principe de la méthode</i>	121
b)	<i>Mode opératoire</i>	121
C.	<i>Les données et leur traitement</i>	123
1.	Identification des spécimens récoltés	123
2.	Indices de diversité	124

3.	<b>Définition des guildes trophiques</b>	125
4.	<b>Traitements statistiques</b>	126
<b>III.</b>	<b><u>Étude de la faune des Invertébrés</u></b>	<b>127</b>
<b>A.</b>	<b><i>Faune de la litière</i></b>	<b>127</b>
1.	<b>Protocoles expérimentaux : mise en place des grilles de piégeage</b>	<b>127</b>
a)	<i>En forêts</i>	127
b)	<i>En Maquis</i>	129
2.	<b>Résultats</b>	<b>129</b>
a)	<i>Description et caractérisation de la structure des peuplements en forêt sclérophylle</i>	129
(1)	<b>Structuré taxinomique des communautés de fourmis</b>	<b>129</b>
(2)	<b>Structure taxinomique générale du peuplement et contribution des différents groupes d'invertébrés</b>	<b>135</b>
(a)	<u>Structure générale du peuplement</u>	135
(b)	<u>Contribution relative des principaux groupes d'invertébrés</u>	141
(3)	<b>Approche fonctionnelle des peuplements</b>	<b>147</b>
(a)	<u>Structure trophique générale</u>	147
(b)	<u>Variations saisonnières</u>	149
b)	<i>Description et caractérisation de la structure des peuplements en forêt dense humide</i>	149
(1)	<b>Structure taxinomique des communautés de fourmis</b>	<b>149</b>
(2)	<b>Structure taxinomique générale du peuplement et contribution des différents groupes d'invertébrés</b>	<b>161</b>
(a)	<u>Structure générale du peuplement</u>	161
(b)	<u>Contribution relative des principaux groupes d'invertébrés</u>	167
(3)	<b>Approche fonctionnelle des peuplements</b>	<b>171</b>
(a)	<u>Structure trophique générale</u>	171
(b)	<u>Variations saisonnières</u>	171
c)	<i>Description et caractérisation de la structure des peuplements en Maquis sur ultrabasilique</i>	173
(1)	<b>Structure taxinomique des communautés de fourmis</b>	<b>173</b>
(2)	<b>Structure taxinomique générale du peuplement et contribution des différents groupes d'invertébrés</b>	<b>181</b>
(a)	<u>Structure générale du peuplement</u>	181
(b)	<u>Contribution relative des principaux groupes d'invertébrés</u>	189
(3)	<b>Approche fonctionnelle des peuplements</b>	<b>195</b>
(a)	<u>Structure trophique générale</u>	195
(b)	<u>Variations saisonnières</u>	195
3.	<b>Discussion de l'impact au sol</b>	<b>197</b>
<b>B.</b>	<b><i>Faune des Arthropodes de la canopée</i></b>	<b>209</b>
1.	<b>Protocole expérimental : mise en place des nappes et placettes</b>	<b>209</b>
2.	<b>Résultats</b>	<b>211</b>
a)	<i>Description et caractérisation de la structure des peuplements de la canopée sclérophylle</i>	211
(1)	<b>Structure taxinomique des communautés</b>	<b>211</b>
(a)	<u>Les Formicidae</u>	211

	(b) <u>Les autres groupes d'invertébrés</u>	215
	(i) Structure générale du peuplement	215
	(ii) Contribution relative des principaux groupes d'invertébrés	219
	(2) <b>Approche fonctionnelle</b>	225
b)	Description et caractérisation de la structure des peuplements de la canopée dense humide	227
	(1) <b>Structure taxinomique des communautés</b>	227
	(a) <u>Les Formicidae</u>	227
	(b) <u>Les autres groupes d'invertébrés</u>	231
	(i) Structure générale du peuplement	231
	(ii) Contribution relative des principaux groupes d'invertébrés	235
	(2) <b>Approche fonctionnelle</b>	239
3.	<b>Discussion de l'impact en canopée</b>	241
<b>IV.</b>	<b><u>Étude d'une faune de Vertébrés</u></b>	249
A.	<i>Objectifs</i>	249
B.	<i>Résultats acquis sur l'herpétofaune du domaine sclérophylle</i>	250
	1. <b>Dispositifs expérimentaux</b>	250
	a) Échantillonnage de la faune arboricole	250
	b) Échantillonnage de la faune au sol	251
	c) Dénombrement à vue le long d'un transect	251
	d) Identification des spécimens récoltés et traitement statistique	253
	2. <b>Résultats</b>	255
	3. <b>Discussion et perspectives</b>	259
	a) La nature de l'impact	259
	b) Les hypothèses d'interactions expliquant les différences observées	261
	c) Perspectives	262
C.	<i>Observations préliminaires sur l'avifaune du domaine sclérophylle</i>	266
	1. <b>Méthode d'inventaire et évaluation de la sensibilité potentielle à l'envahisseur</b>	266
	2. <b>Observations</b>	266
	3. <b>Discussion et perspectives</b>	271
D.	<i>Éléments préliminaires concernant la faune mammalienne</i>	275



<b>Chapitre 4 - Anthropisation des milieux et invasion des milieux : habitats réservoirs et modalités de progression</b>
--

I.	<b><u>État de la question</u></b>	280
II.	<b><u>Altération des milieux et répartition de <i>Wasmannia auropunctata</i> en domaine sclérophylle</u></b>	282
A.	<i>Matériel et Méthodes</i>	282
	1. <b>Conditions climatiques pendant l'étude</b>	282
	2. <b>Formations végétales échantillonnées</b>	283
	3. <b>Méthode d'échantillonnage</b>	285

4.	Traitement des données	287
<b>B.</b>	<b>Résultats</b>	<b>287</b>
1.	Richesse et diversité des myrmécofaunes	287
2.	Caractérisation des formations végétales par leur myrmécofaune	293
3.	Place de <i>Wasmannia auropunctata</i> dans les milieux du domaine sclérophylle	295
4.	Colonisation des milieux brûlés par <i>Wasmannia auropunctata</i> et rôle des milieux dégradés dans le processus d'invasion	295
5.	Transformation du milieu et structure de la myrmécofaune : Remplacement des espèces natives par les espèces pionnières introduites	297
6.	Facteurs pouvant expliquer la présence et le maintien de <i>W. auropunctata</i> dans les milieux	299
	a) Compétition entre espèces de Formicidae	299
	b) Implications des facteurs abiotiques	299
	c) Disponibilité en micro-habitats	300
	d) Action de l'Homme	301
<b>C.</b>	<b>Conclusion et perspectives</b>	<b>301</b>
1.	Place et rôle de <i>W. auropunctata</i> en milieu sclérophylle soumis aux feux de brousse	301
2.	Les Fourmis comme indicateurs de perturbation des milieux en Nouvelle-Calédonie	302



<p><b>Chapitre 5 - Populations de l'envahisseur : introduction à la structure génétique des populations de <i>Wasmannia auropunctata</i></b></p>
--

<b>I.</b>	<b><u>Rappel théorique sur l'organisation sociogénétique de colonies de Formicidae</u></b>	<b>308</b>
<b>II.</b>	<b><u>Matériels et méthodes</u></b>	<b>312</b>
	A. Récolte et élevage des colonies de fourmis	312
	B. Techniques d'étude du polymorphisme enzymatique	313
	1. Le polymorphisme enzymatique : rappel théorique	313
	2. Les électrophorèses pour l'étude des isozymes	314
	3. Protocoles d'électrophorèse	315
	a) Électrophorèse enzymatique sur acétate de cellulose	315
	b) Électrophorèse enzymatique sur gel de polyacrylamide	315
	c) Systèmes enzymatiques étudiés	316
<b>III.</b>	<b><u>Résultats</u></b>	<b>321</b>
	A. Recherche d'activité enzymatique	321
	B. Recherche de marqueurs enzymatiques polymorphes	321
<b>IV.</b>	<b><u>Discussion et perspectives</u></b>	<b>322</b>



<b>Conclusions et Perspectives</b>	<b>327</b>
<b>Références Bibliographiques</b>	<b>345</b>
<b>Annexes</b>	<b>375</b>



## RÉSUMÉ

Originnaire d'Amérique tropicale, *Wasmannia auropunctata* est signalée en Nouvelle-Calédonie depuis 1972. Cette fourmi fait partie des espèces "vagabondes", caractérisées par leur capacité à se déplacer, ou à être déplacées, ainsi que par un grand opportunisme pour la nidification et l'alimentation. Moins de 25 ans ont été nécessaires à cet envahisseur pour coloniser tout l'archipel. Au cours de cette étude, nous avons caractérisé l'effet de cette perturbation de l'environnement sur les équilibres biologiques des écosystèmes naturels néo-calédoniens.

Le premier volet de ce travail concerne l'évolution de la diversité des peuplements d'invertébrés dans trois conditions de milieux : une forêt dense humide sur roches ultrabasiques, une forêt sclérophylle sur substrat calcaire et conglomérats, et un maquis sur roches ultrabasiques. Dans chacune des stations, l'échantillonnage concerne la faune au niveau de la litière et du sol (grille de pièges de barber, ou "pitfall-traps") et la faune de la canopée (thermonébulisation d'insecticides à effet de choc). Les peuplements au sol ont fait l'objet d'un suivi saisonnier avec une périodicité trimestrielle des relevés. La faune des vertébrés (reptiles) est aussi étudiée, mais essentiellement en milieu sclérophylle.

L'évolution des peuplements est abordée par 3 analyses : la comparaison de l'état envahi à état initial ; la comparaison des deux étages du milieu explorés (sol et canopée) ; et la comparaison des trois habitats. Ces trois analyses sont réalisées d'un point de vue taxinomique (analyse des variations de diversité) et d'un point de vue fonctionnel (approche des guildes trophiques). Les échantillons sont traités au niveau taxinomique de l'ordre ou de la famille. Les Formicidae et les reptiles Gekkonidae et Scincidae sont traités au niveau spécifique (espèces ou morphospecies).

Des déséquilibres faunistiques s'observent dans chacune des situations, mais les résultats montrent une gradation des conséquences selon les milieux. Les communautés de Formicidae sont les plus affectées. *W. auropunctata* peut dominer et saturer les peuplements au point d'en transformer la structure fonctionnelle. Ainsi, en forêt sclérophylle, on observe la disparition et le déplacement de groupes entiers de prédateurs, alors que les guildes de phytophages et de parasites sont favorisées. La perturbation s'étend aux niveaux trophiques supérieurs, les populations de reptiles sont affectées. Par contre, en forêt dense humide, l'effet de *W. auropunctata* s'apparente plus à un effet de lisière qu'à une perturbation majeure du milieu. La situation observée en maquis minier semble intermédiaire. Cependant, la pression de l'envahisseur est modulée par d'importantes variations saisonnières. Les implications de ces résultats sont discutées dans une perspective de conservation des milieux.

Un second volet concerne les relations entre la présence de *W. auropunctata* et l'anthropisation des milieux. Les feux de brousse constituant la principale cause anthropique de dégradation des milieux naturels néo-calédoniens, la structure des communautés de fourmis été analysée dans une série de biotopes soumis à incendies. Cette étude apporte des éléments sur les milieux colonisés préférentiellement par *W. auropunctata* en Nouvelle-Calédonie dans le domaine sclérophylle et confirme l'importance, pour sa distribution, des facteurs abiotiques qui modulent fortement sa compétitivité dans les milieux.

Le dernier volet est une approche préliminaire de la structure génétique des populations, en utilisant le polymorphisme enzymatique étudié par des techniques d'électrophorèse sur gels de polyacrylamide et d'acétate de cellulose. Seize systèmes enzymatiques ont été testés, mais aucun polymorphisme n'a pu être établi. On peut émettre deux hypothèses : soit les populations de *W. auropunctata* sont monomorphes ; soit le "pool" initial de colonisateurs en Nouvelle-Calédonie a été trop peu important et, compte tenu de l'haplodiploïdie des Formicidae, les 25 années écoulées depuis son introduction n'ont pas permis le développement d'un polymorphisme à l'échelle du territoire envahi.

Ce travail propose quelques perspectives pour la compréhension du maintien des équilibres biologiques en milieu insulaire tropical. En définissant des indicateurs sensibles de perturbations des milieux, il suggère des éléments diagnostics objectifs pour la gestion et la conservation des écosystèmes naturels néo-calédoniens.

# - Introduction générale -

## Objectifs de l'étude

**P**ar la relative simplicité de leurs communautés, les îles sont un terrain fertile pour les sciences de l'évolution et l'écologie. De nombreuses théories y trouvent leurs origines : théorie de l'évolution par sélection naturelle et émergence de la notion de radiation adaptative par Darwin aux Galapagos (1859) et Wallace en Indonésie (1880), notion de "taxon cycle" (Wilson 1959a, 1961) qui a ensuite permis l'élaboration de la théorie de l'équilibre dynamique des communautés (équilibre par immigration/extinction d'espèces) avec définition des stratégies démographiques r et K (Mac Arthur et Wilson 1963, 1967), importance de l'isolement dans le processus de spéciation (Mayr 1963), importance de la compétition interspécifique et de la disponibilité en habitat (Lack 1969 et 1976). La problématique de la biologie insulaire dépasse le cadre des îles océaniques et s'applique aux milieux continentaux, où l'on assiste à une fragmentation (une "insularisation") grandissante des biotopes sous la pression anthropique (Saunders *et al.* 1991).

La diversité des situations insulaires offre l'opportunité de tester différentes hypothèses qu'il serait difficile de mettre en œuvre en milieu continental : ainsi les expériences de défaunation et de recolonisation d'îlots côtiers en Floride par Simberloff et Wilson (1969, 1970), les expériences de Schoener et Spiller aux Bahamas (1987, 1994, 1995, 1997) sur la structuration et l'équilibre des peuplements selon des interactions de prédation et de compétition entre groupes de prédateurs et de proies (lézards et araignées), le suivi des modalités de colonisation et de succession d'espèces sur Anak Krakatau et

Rakata depuis l'explosion volcanique de 1883 (Thornton *et al.* 1990) ou bien encore les tentatives de restauration de la biodiversité par éradication d'envahisseurs biologiques majeurs comme *Rattus rattus* en Nouvelle-Zélande et en France (Pascal *et al.* 1996).

Aujourd'hui, l'intérêt porté aux thématiques relatives à la biodiversité contribue à un nouvel essor de la biologie insulaire, notamment pour la définition de la taille et de la forme des réserves naturelles (Higgs et Usher 1980, Boecklen 1997), ou pour la conservation de la diversité génétique par une approche métapopulationnelle (Hanski et Gilpin 1991). Les conclusions tirées des études en milieu insulaire peuvent faciliter la compréhension de l'organisation des écosystèmes continentaux.

Dans cette perspective, la Nouvelle-Calédonie constitue un terrain de choix pour l'étude des communautés naturelles, de leur organisation et de leur fonctionnement : elle présente tous les attributs d'une île, mais son origine continentale contribue à une plus grande diversité de milieux, une originalité et une diversité des formes de vie plus importantes. Ce territoire a donc suscité un intérêt dans les domaines de la biogéographie et de l'évolution. La conservation de sa biodiversité est un enjeu important, d'autant plus que les pressions subies par les milieux natifs augmentent. La Nouvelle-Calédonie subit aujourd'hui une pression accrue d'envahisseurs, en raison de l'accroissement des échanges commerciaux qui favorisent le déplacement rapide d'organismes d'une zone du monde à l'autre. Parmi ces arrivées, certaines espèces sont des pestes pour les activités humaines.

Ainsi, l'introduction de la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* se traduit-elle par une nuisance majeure. Cette fourmi gêne les activités agricoles et de loisirs par son agressivité : sa piqûre irritante, sur une île pauvre en insectes agressifs, lui a valu le nom vernaculaire de "fourmi électrique". D'abord remarquée dans les milieux anthropiques, elle progresse aussi dans les milieux natifs, faisant redouter des altérations majeures et irréversibles des systèmes (Guilbert *et al.* 1994, Jourdan 1997). Nos travaux portent donc sur l'étude des conséquences de l'arrivée de cette petite Myrmicinae dans quelques milieux naturels néo-calédoniens.

Étudier l'impact d'une invasion biologique sur une faune autochtone insulaire permet d'aborder les aspects dynamiques et fonctionnels de la biodiversité : il s'agit d'évaluer les capacités de résistance, de résilience (ou au contraire l'incapacité de faire face) de milieux insulaires, réputés fragiles, face à une perturbation ; il s'agit encore d'évaluer la contribution de différents taxa à l'état d'équilibre de l'écosystème.

Notre approche s'appuie sur l'étude faunistique de communautés naturelles dans différents contextes écologiques. Nous avons retenu trois formations primaires : une forêt sclérophylle, une forêt dense humide sempervirente et un maquis, les deux derniers sur roches ultrabasiques. L'étude s'est intéressée principalement à l'impact sur la faune d'arthropodes (en particulier les Formicidae), dont on a suivi, selon un rythme saisonnier, l'évolution de la structure des peuplements. La réponse des milieux à la pression d'invasion a été analysée, et on a tenté de dégager des facteurs explicatifs pour les situations observées afin d'interpréter les modalités de progression et de répartition de l'envahisseur. La

démarche consiste à caractériser les communautés des zones de références indemnes et des zones envahies, afin de déterminer la réponse des peuplements à la pression de l'envahisseur, tant d'un point de vue structurel que fonctionnel. La confrontation de ces trois situations de milieu conduit alors à dégager les constantes du succès de *Wasmannia auropunctata*. Ce travail s'articule en 5 chapitres :

**Le Chapitre 1** rappelle et précise, à partir de données bibliographiques, les notions d'insularité et d'invasion biologique, en insistant sur le lien à l'Homme et la spécificité néo-calédonienne.

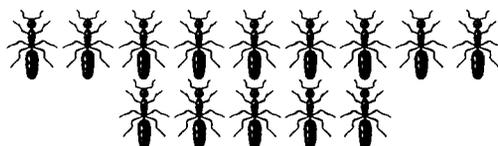
**Le Chapitre 2** présente les caractéristiques de *Wasmannia auropunctata* en introduisant la notion de *tramp species*; il dresse l'historique de l'invasion en Nouvelle-Calédonie et apporte des compléments d'information sur son cycle biologique.

**Le Chapitre 3** présente les résultats obtenus au cours de l'étude écologique dans les milieux retenus. Deux compartiments des milieux ont fait l'objet d'une étude : la surface du sol avec des pièges d'interception (suivi annuel), et la canopée, qui a fait l'objet d'un sondage lors de la saison humide (où l'abondance de la faune est maximale). Tous les groupes d'arthropodes ont été dénombrés. Une attention particulière a été portée aux communautés de Formicidae. Nous avons également tenté de mettre en évidence une interaction avec les niveaux trophiques supérieurs (les reptiles et les oiseaux) en forêt sclérophylle, où la pression d'envahissement est apparue très forte.

**Le Chapitre 4** est consacré à une exploration des conditions favorables de l'expansion de l'envahisseur et à une tentative d'évaluation de sa capacité à progresser à partir d'une zone déjà envahie. Ce chapitre nous permet également de préciser l'intérêt diagnostic des communautés de fourmis pour la conservation des milieux en Nouvelle-Calédonie.

**Le Chapitre 5** fait le bilan d'une approche préliminaire de la structure génétique des populations, en utilisant le polymorphisme enzymatique pour la recherche de marqueurs polymorphes. Ce travail aborde la stratégie de reproduction en tant que facteur de succès pour l'envahissement. La comparaison avec des résultats obtenus chez d'autres *tramp species* permet de mieux caractériser le succès colonisateur de ce groupe de fourmis.

En conclusion, nous dégageons les perspectives ouvertes par ce travail pour la compréhension du phénomène invasif et des processus de maintien de la biodiversité. Nous envisageons également quelques pistes de recherche pour une lutte intégrée contre cet envahisseur.





# - Chapitre I -

## Notions d'îles et d'invasions biologiques

*" Les îles sont la clé. "*

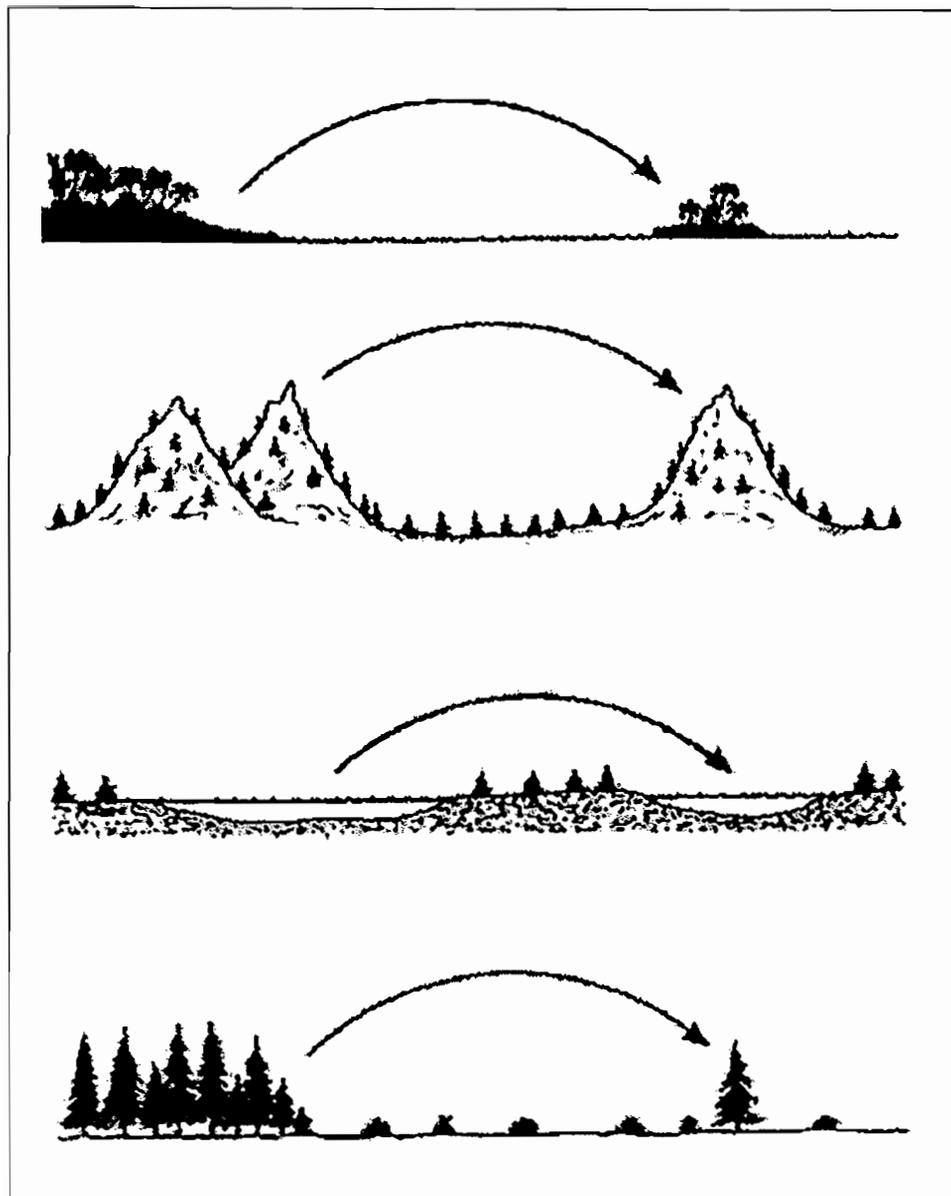
*Edward O. Wilson, 1994*

### I. Spécificité insulaire

#### A. *Notion d'îles*

Au sens de la géographie, l'île se définit comme un espace de terre entouré d'eau de tous côtés. Par extension, elle correspond à tout espace isolé de territoires de même nature par un environnement différent.

Pendant des décennies, seules les îles dans les océans ont suscité l'intérêt des biologistes, mais depuis les travaux de Mac Arthur et Wilson (1963, 1967), l'insularité est reconnue comme une caractéristique universelle de la nature. Pour l'écologiste, le terme d'île correspond à tout écosystème isolé d'éléments similaires par un environnement de caractéristiques différentes, inadapté aux espèces appartenant à l'écosystème considéré. L'île décrit alors une série de réalités différentes : une masse terrestre au milieu d'un océan, le sommet d'une montagne, un lac, une grotte, une relique forestière au milieu d'un espace cultivé, un parc en milieu urbain, une clairière ou même un chablis dans un massif forestier... Certains auteurs adoptent même une approche insulaire pour les populations d'un insecte inféodé à une essence végétale particulière, pour lequel chaque arbre-hôte est une île isolée au cœur d'un océan d'essences inhospitalières ; ou encore chaque individu



**Figure 1** : Illustration de différentes situations insulaires (modifié d'après Wilson et Bossert 1971)

hôte est une île pour un parasite dont la survie ou la reproduction dépend des individus isolés de l'espèce hôte (Barbault 1992).

D'une manière générale, on considère aujourd'hui deux groupes principaux de conditions insulaires : les îles vraies et les " îles d'habitats " ou habitats fragmentaires (Wilson et Bossert 1971).

### 1. Iles vraies

Masses terrestres, isolées en milieu marin, les îles vraies présentent une grande diversité de forme, d'isolement et de complexité. On distingue :

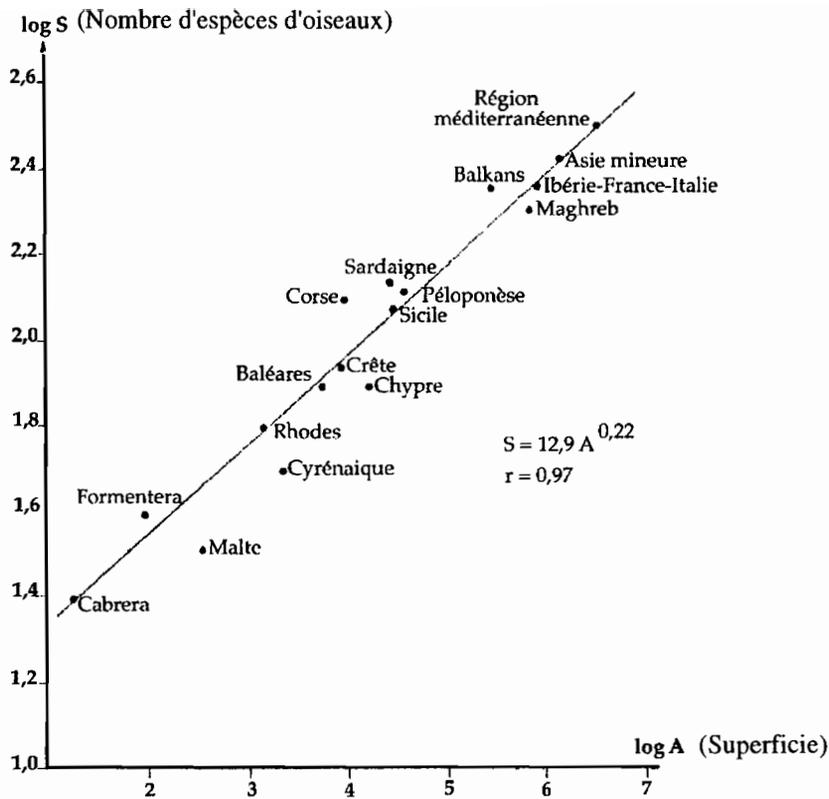
- *Les îles océaniques* sont des structures d'origine volcanique récentes, âgées au plus de quelques millions d'années. Elles sont isolées ou alignées le long de " points chauds " (Réunion, Hawaï, Polynésie...), de fosses océaniques (Antilles, Vanuatu...) ou de dorsales océaniques (Islande, Surtsey...). On distingue les îles hautes qui sont des reliefs volcaniques émergés et les îles basses, où le volcan a subsidé et où la construction de récif corallien a compensé l'enfoncement du bâti volcanique. Les îles basses présentent différents faciès, mais les milieux y sont toujours simples et uniformes : anneaux coralliens (atolls), tables coralliennes émergées, bancs de sables et îlots sablo-coralliens.

- *Les îles continentales* correspondent à des fragments continentaux isolés au cours des temps géologiques. La séparation résulte soit de processus tectoniques, comme pour la Nouvelle-Zélande et la Nouvelle-Calédonie (il y a 80 MA), les Seychelles (il y a 60 MA) ou Madagascar (il y a plus de 30 MA), soit des variations eustatiques comme pour la Grande-Bretagne ou l'Irlande (il y a moins de 18000 ans). Les îles continentales présentent en général une plus grande diversité de milieux naturels que les îles océaniques.

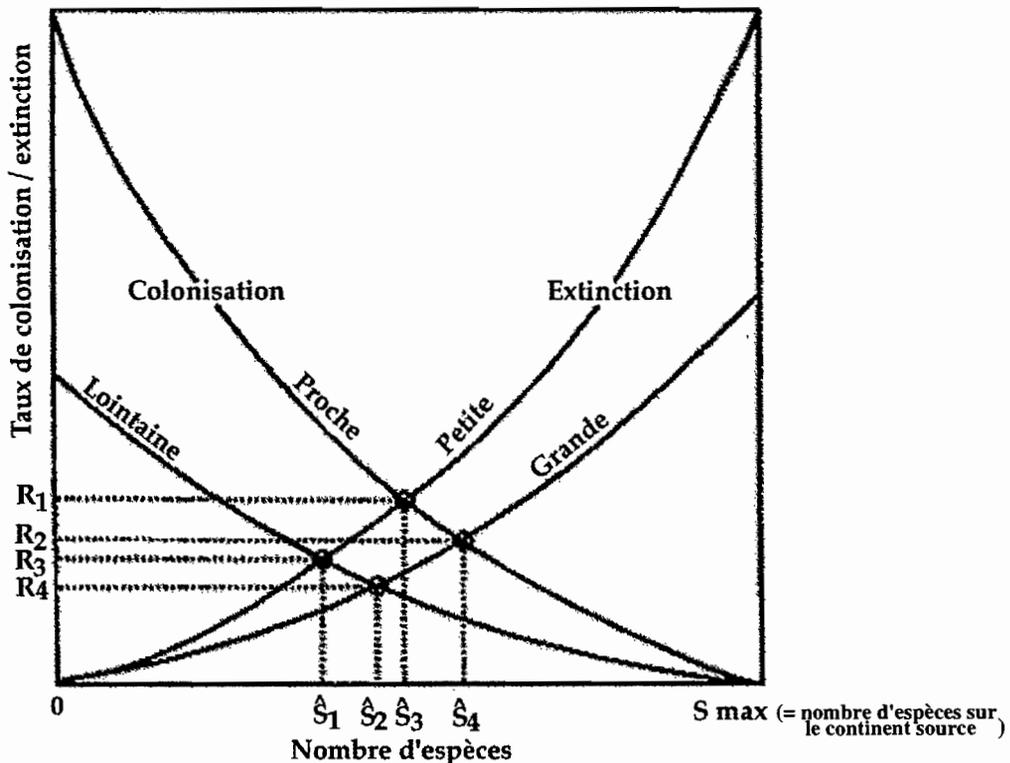
Les différents contextes insulaires constituent un continuum de systèmes d'une complexité croissante, qui constituent autant de situations tests pour les biologistes et expliquent le succès de la biologie insulaire dans le développement des sciences de l'évolution et de l'écologie. L'approche insulaire permet d'aborder les problèmes d'organisation et de structuration des peuplements, et plus généralement le déterminisme de la distribution des espèces.

### 2. "Iles d'habitat" ou "habitats fragmentaires"

Cette catégorie regroupe des isolats biologiques en milieu continental, qui forment des " îles " à l'intérieur des continents (Figure 1). Ces isolats peuvent avoir une origine naturelle : ce sont alors souvent des milieux aux caractéristiques extrêmes (sommets de montagnes, lacs, cours d'eau, grottes...). Mais, ces isolats correspondent aussi aux résultats de l'activité humaine, responsable du morcellement des habitats et de l'insularisation des reliques. Cette fragmentation d'origine anthropique constitue aujourd'hui une évolution majeure des milieux, et conditionne le devenir des communautés terrestres (Saunders *et al.* 1991, Turner et Corlett 1996).



**Figure 2** : Illustration de la relation aire/espèces avec l'exemple des faunes d'oiseaux nicheurs dans l'aire Méditerranéenne (modifié d'après Blondel 1995)



**Figure 3** : Illustration de la théorie de la biogéographie insulaire : la richesse spécifique à l'équilibre ( $S$ ) se situe à l'intersection des courbes de colonisation et d'extinction et dépend de la taille et de l'éloignement de l'île (modifié d'après Mac Arthur et Wilson 1967)

## **B. Syndrome insulaire et biodiversité**

*“ Les espèces de toutes sortes qui peuplent les îles océaniques sont en petit nombre, si on les compare à celles habitant des espaces continentaux [...]. Les îles océaniques sont quelquefois dépourvues de certaines classes entières d'animaux ”*

*Charles Darwin, 1859*

Aujourd'hui les auteurs s'accordent pour reconnaître la part importante des phénomènes historiques et des aléas stochastiques pour expliquer la physionomie des peuplements insulaires, en dépassant la stricte application des théories de la niche écologique et des équilibres dynamiques (Vitousek *et al.* 1995). Chaque île apparaît comme un cas particulier, mais il est possible de dégager certaines constantes. Ces tendances communes aux peuplements insulaires constituent, selon Carlquist (1974) et Blondel (1986, 1995), un syndrome d'insularité, expression des stratégies de survie et des ajustements écologiques des espèces en milieu isolé. Il correspond à “ l'ensemble des modifications d'ordre morphologique, écologique, éthologique et génétique présentées par les systèmes vivants en situation d'isolement géographique et de confinement ” (Blondel 1995). Bien que décrit à partir de l'observation des milieux insulaires océaniques, il s'applique en grande partie aux îles d'habitat, pour lesquelles il est souvent plus difficile à mettre en évidence.

Les caractéristiques intrinsèques de l'insularité sont l'isolement géographique et l'existence de limites spatiales parfaitement identifiables. On considère souvent qu'à ces deux invariants s'ajoute une relative uniformité climatique des îles par rapport aux zones continentales de même latitude, uniformité qui est la résultante de l'isolement et de la taille finie des îles (Williamson 1981). Ces attributs de l'insularité conditionnent l'écologie et la biologie des espèces rencontrées sur les îles. En effet, l'isolement est responsable d'une sélection des candidats à la vie insulaire, alors que la dimension finie des îles implique une limitation des ressources, donc une dépendance étroite entre le nombre d'espèces rencontrées et la surface disponible (avec l'accroissement de superficie, l'hétérogénéité et la diversité en habitats du milieu augmentent). Cette dernière caractéristique se trouve illustrée par les courbes aires/espèces (Figure 2).

### **⇒ Appauvrissement des communautés insulaires**

Les peuplements insulaires n'apparaissent donc pas comme un échantillon aléatoire des peuplements des sources continentales proches. Il existe un ajustement écologique des peuplements par un tri des candidats à la colonisation : il faut pouvoir atteindre l'île et s'y maintenir (Figure 3). La sélection des candidats est, soit passive, pour des espèces isolées du fait de la création de l'île, soit active, pour celles qui s'installent lorsque l'isolement est achevé. Dans ce dernier cas, il faut être capable de se disperser à longue distance pour coloniser une île. L'anémochorie, la zoochorie ou l'hydrochorie sont alors

favorables pour les plantes, alors que pour les animaux, la capacité à voler, nager ou à être transportés par les courants sur des radeaux flottants ou par le vent (plancton aérien) permettent la colonisation insulaire (Williamson 1981, Blondel 1995, Vitousek *et al.* 1995).

On parle d'un effet de filtrage, dont la principale conséquence est un déséquilibre taxinomique et une pauvreté spécifique des communautés insulaires par rapport aux zones continentales les plus proches, de tailles comparables. Dès le 19<sup>ème</sup> siècle, cet appauvrissement des communautés est reconnu comme un trait fondamental de l'insularité (en particulier Hooker (1866 in Williamson 1981)).

⇒ **Compensation de densité et expansion de niche**

Le “ tri ” des colonisateurs potentiels implique qu'il y a non seulement réduction par appauvrissement des communautés continentales, mais aussi mise en place d'une organisation et d'un fonctionnement régis par des coactions inter et intra-spécifiques différentes de celles observées sur les continents sources. Le moindre nombre d'espèces tend à réduire les pressions de compétition et de prédation, mais conduit à une exacerbation des pressions intra-spécifiques. La diminution de la fonction prédatrice se traduit par un écrêtement des niveaux trophiques supérieurs et un écrasement des pyramides écologiques sur les îles (Williamson 1981, Blondel 1995). Cela entraîne deux conséquences majeures pour l'organisation des communautés insulaires :

- D'une part, on remarque une tendance à une compensation du plus faible nombre d'espèces par la densité. Le déficit en espèces sur les îles permet une augmentation de la densité des populations présentes (Williamson 1981, Blondel 1995). Ce phénomène est identifié comme une conséquence directe du relâchement de la compétition interspécifique. Cette tendance est plus ou moins marquée, selon les aptitudes propres de chaque population et des caractéristiques de l'habitat insulaire concerné. Il faut noter que la capacité à accroître sa population augmente les chances de survie de l'espèce, puisqu'on sait que les risques d'extinction d'une population sont inversement proportionnels à son abondance (Frankham 1997).

- D'autre part, une plus grande densité des populations conduit à une accentuation des pressions intra-spécifiques, ce qui pousse les populations à envahir les marges de leur biotope optimal. Il en résulte une tendance à l'occupation d'habitats plus variés et à l'utilisation d'une gamme élargie de ressources, notamment celles qui sont exploitées sur les continents par des compétiteurs : c'est le phénomène d'expansion de niche (Williamson 1981). Il représente, soit une adaptation évolutive pour exploiter plus de ressources, soit une réponse écologique à une distribution différente des ressources dans le milieu. Ces glissements de niches sont le moteur de déplacement de caractère et/ou de radiation adaptative. Ainsi, les taxa insulaires présentent souvent des déplacements de caractères (modifications des rapports allométriques de certains organes), par rapport à leurs homologues continentaux, en particulier en relation avec la préhension de la nourriture ou l'accentuation du dimorphisme sexuel. Ces phénomènes de radiation adaptative insulaire

sont classiquement illustrés par les 13 espèces de Geospizinae (pinsons de Darwin) aux Galapagos et la quarantaine d'espèces de Drepanididae (pics) à Hawaii (Wilson 1992, Blondel 1997). L'expansion de niche peut aussi se caractériser par une moindre stéréotypie comportementale (relâchement de la vigilance...), ou une réduction des dispositifs ou des techniques d'évitement des prédateurs (disparition de défense chimique ou mécanique, comme la perte des épines chez *Rubus hawaiiensis* et chez certains palmiers néo-calédoniens ; plumage moins cryptique et inaptitude au vol pour certains oiseaux insulaires, comme les Rallidae dans le Pacifique (Carlquist 1974, Williamson 1981).

⇒ **Insularité et tendance à l'uniformisation des tailles**

Une autre caractéristique des espèces insulaires est illustrée par la règle de Van Valen (1973 in Blondel 1995), même s'il existe de nombreuses exceptions : on note une tendance à l'uniformisation des tailles (au moins pour les Vertébrés), par un nanisme généralisé des grands et, inversement, un gigantisme généralisé des petits. On estime que la diminution des ressources pour les espèces prédatrices conduirait au nanisme, alors que le fléchissement des pressions de compétition et de prédation conduirait au gigantisme des consommateurs primaires (Foster 1964 in Williamson 1981). La diminution de taille des grandes espèces permettrait une survie dans des espaces confinés où la nourriture est moindre, alors que l'augmentation de taille des petites espèces favoriserait l'élargissement du spectre des ressources consommées. On trouve de nombreuses illustrations de ce phénomène dans les mégafaunes insulaires fossiles : éléphants et hippopotames nains de Sicile, Chypre et Malte (Blondel 1995) ou oiseaux géants comme les oiseaux-éléphants de Madagascar (dont *Aepyornis maximus*, de plus de 3 m de hauteur), les Moas en Nouvelle-Zélande ou le dodo *Raphus cucullatus* à l'île Maurice (Blondel 1997). La Nouvelle-Calédonie n'y fait pas exception (voir *infra*).

Ces contraintes de taille contribuent à expliquer la diminution de la fonction prédatrice en milieu insulaire : les prédateurs sont en moyenne de grandes espèces, qui ont besoin de vastes espaces pour présenter des effectifs viables, ce qui est un handicap pour la colonisation d'espaces exigus. La réduction de taille est, soit une réponse adaptative à une moindre productivité en ressources, soit l'expression de contraintes métaboliques moins sévères en raison d'un climat plus constant que sur les continents (Williamson 1981). En outre, sur un territoire donné, une petite espèce est représentée par des effectifs plus importants qu'une grande : une petite taille procure alors un avantage adaptatif pour la construction de populations abondantes, donc moins vulnérables aux risques stochastiques d'extinction.

⇒ **Insularité et tendance à la sédentarité**

On note une tendance à la sédentarité des espèces insulaires. Selon Mac Arthur et Wilson (1967), sur les îles très isolées, les outils de dispersion perdent leur utilité et les génotypes qui en font l'économie sont favorisés. Aussi, il n'est pas rare d'observer la disparition du vol ou des dispositifs de dispersion passive à grande distance. Chez les

oiseaux, on peut observer une plus ou moins grande atrophie des ailes comme chez le cormoran des Galapagos *Nannopterum harrisi* ou le groupe des Rallidae dans le Pacifique. Chez les insectes, cela peut même aller jusqu'à l'aptérie comme dans le cas de certains Diptères (*Anatalanta aptera* aux Kerguelen, ou les espèces de *Scaptomyza* à Hawaii) ou de Lépidoptères (*Embryonopsis halticelle* aux Kerguelen). De même, il n'est pas rare d'observer, pour les diaspores des espèces végétales insulaires, l'atrophie des structures permettant une dispersion anémochore ou zoochore, comme dans le cas des graines des Composées du genre *Bidens* aux Iles Marquises (Carlquist 1974, Williamson 1981, Blondel 1997).

⇒ **Cycle des taxons**

La disponibilité des ressources et la modification des interactions interspécifiques (compétition et prédation) favorisent l'établissement sur les îles d'espèces généralistes, ou prédisposées à le devenir, plutôt que de spécialistes à niche étroite. En outre, la moindre surface et la nécessité de construire des populations numériquement abondantes favorisent les espèces à fort dynamisme reproductif et de petite taille. En revanche, après l'installation, les conditions insulaires agissent comme des pressions de sélection qui favorisent les spécialistes. La théorie de la biogéographie insulaire (Mac Arthur et Wilson 1967) souligne ce paradoxe de la vie insulaire : on observe un passage d'une stratégie colonisatrice de type " r " (bon pouvoir de dispersion, fécondité élevée) à une stratégie de stabilisation et de spécialisation à l'environnement insulaire de type " K " (perte de l'aptitude de dispersion, diminution de la fécondité, élargissement et spécialisation de la niche). L'insularité conduit ainsi les espèces à une impasse évolutive : les pressions de sélection exercées par le milieu insulaire font progressivement diverger l'espèce colonisatrice de la forme souche, par une spécialisation accrue, qui la conduit à l'extinction quand un nouveau colonisateur performant arrive sur l'île. En outre, les mouvements d'espèces sont unidirectionnels : du continent source vers les îles, parfois d'une île à une autre dans un archipel, mais jamais l'inverse. Au cours du temps, on observe sur les îles une succession de colonisation-spécialisation-extinction, qui a d'abord été décrite par Wilson (1959, 1961) comme " cycle de taxons " à partir de l'étude des communautés de fourmis de Mélanésie.

⇒ **Insularité et endémisme**

Les caractéristiques des espèces insulaires permettent de les distinguer de celles rencontrées sur les continents, et expliquent l'ampleur de l'endémisme insulaire. L'endémisme, défini comme le caractère propre à une unité taxinomique de se confiner dans une région plus ou moins restreinte mais toujours bien déterminée (Anderson 1994), correspond à la forme ultime de variation des espèces insulaires par rapport aux formes continentales. Une fois réalisée la rupture du flux de gènes avec les populations continentales, rien ne s'oppose à la spéciation de formes endémiques. En règle générale, plus une île est isolée moins elle compte d'espèces, mais plus le taux d'endémisme y est élevé (Carlquist 1974).

On distingue classiquement le paléo-endémisme, ou endémisme par conservation, et le néo-endémisme, ou endémisme par novation. Le premier correspond à un endémisme relictuel. Dans ce cas, les domaines insulaires sont des aires de préservation de lignées anciennes : la forte disjonction géographique et le long isolement leur permettent de survivre, alors qu'elles ont disparu ailleurs sous différentes pressions de sélection. C'est le cas en Nouvelle-Zélande du Tuatara, *Sphenodon punctatus*, dernier représentant des Lépidosauriens Rhynchocephalidae qui abondaient au cours de l'ère Secondaire, ou du genre primitif de grenouille *Leiopelma*, ou aussi des Varans de Komodo (*Varanus komodoensis*), des tortues géantes des Galapagos et des Seychelles (*Dipsochelys sp.*), ou des grands lémuriers de Madagascar (Blondel 1995).

Dans le cas du néo-endémisme, les conditions insulaires agissent comme des pressions de sélection qui permettent à un groupe d'espèces colonisatrices de radier *in situ*. Les exemples sont nombreux, comme celui des Drosophilidae à Hawaii, où apparemment plus de 700 espèces dérivent d'une seule espèce colonisatrice (Kaneshiro 1995), ou celui des 57 espèces de gastéropodes arboricoles du genre *Partula* des îles de la Société, en Polynésie Française (Cowie 1992).

## II. Concepts d'invasion biologique

*“ En vérité, nous vivons aujourd'hui un moment de l'histoire de la planète où le mélange de milliers de sortes d'organismes de différentes parties du monde provoque un bouleversement terrifiant de la nature. Nous observons d'immenses changements dans l'équilibre naturel des populations de la planète. ”*

*Charles S. Elton, 1958*

### A. **Présentation de la problématique**

L'invasion biologique qualifie le processus, souvent explosif, de colonisation d'un milieu par un organisme qui lui est étranger, colonisation qui s'effectue souvent au détriment de la faune ou de la flore autochtone. Dans la nature, la survie des organismes est conditionnée par leur capacité à se maintenir sur des territoires ou à en conquérir, et tous les organismes ont une certaine capacité à migrer ou à se disperser.

Ainsi, depuis les travaux de Wilson (1959, 1961) sur le “ cycle des taxons ” et ceux de Mac Arthur et Wilson (1963, 1967) sur la biogéographie insulaire, (même si aujourd'hui ces travaux paraissent simplificateurs), il est bien établi que les communautés sont en équilibre dynamique : à un instant  $t$ , la structure observée d'un peuplement correspond à un instantané arbitraire isolé d'une dynamique continue. La structure n'est pas figée mais en perpétuel remaniement, sous le contrôle de quatre facteurs principaux : l'extension et le déplacement d'aire biogéographique, l'extinction et la spéciation. L'invasion

est donc un processus naturel qui a façonné les écosystèmes et qui continue de les remodeler, y compris au cours des phénomènes de spéciation : pour survivre, une espèce nouvellement apparue doit avoir la capacité d'envahir une aire et de s'y maintenir.

D'un point de vue fonctionnel, on peut observer au cours d'une invasion la mise en jeu dans les chaînes alimentaires de processus verticaux (prédation) comme de processus horizontaux (compétition, commensalisme, remplacement) (Williamson 1996).

Le facteur causal d'une invasion est la disparition ou le franchissement d'une barrière d'isolement qui précédemment excluait une espèce d'une région (Ashton et Mitchell 1989). Certaines invasions sont " naturelles " (sans intervention humaine) : elles s'observent quand une barrière d'isolement disparaît, ou lorsqu'il y a développement de mécanismes biotiques ou abiotiques permettant de contourner la barrière. A macro-échelle, on les observe lors de changements géologiques ou climatiques globaux, comme le grand interchange Pléistocène de faune mammalienne entre l'Amérique Nord et Sud, après l'apparition de l'isthme d'Amérique centrale (Shigesada et Kawasaki 1997), ou l'interchange de faunes malacologiques entre le Pacifique et l'Atlantique via le détroit de Behring et l'Océan Arctique (Vermeij 1991b).

A plus petite échelle, c'est ce qui est observé lors d'événements " catastrophiques " ponctuels, tels que les cyclones, qui provoquent en forêt une ouverture du milieu qui favorisent l'envahissement par certaines plantes, comme dans le cas de *Miconia calvescens* en Polynésie Française (Meyer 1994) ; ou encore dans le cas d'inondations qui favorisent la propagation d'envahisseurs, tels que la jacinthe d'eau douce, *Eichhornia crassipes* (Ashton et Mitchell 1989).

Parmi les invasions spontanées, on trouve aussi les colonisations liées à un transport par les courants marins ou aériens, comme dans le cas de milieux isolés et vierges, tels que cela a pu être observé sur les îles d'Anak Krakatau et de Rakata, vestiges de l'explosion en 1883 du volcan Krakatau, au large de Java (Thornton *et al.* 1990) ou encore sur l'île de Surtsey, émergée au large de l'Islande à la fin des années 60 (Blondel 1997).

Ces invasions " spontanées " sont le résultat de fluctuations naturelles de l'environnement. Ce sont des événements isolés, dont l'occurrence est déterminée par des interactions entre hasard et " timing " : il faut avoir la chance d'être au bon endroit, au bon moment (Crawley 1989). Ainsi, lorsque le milieu est isolé comme Hawaï, le rythme d'apparition d'une invasion sans intervention anthropique est estimé à 1 tous les 50 000 ans (Brown 1989). Par contre, le développement de l'activité humaine abolit en grande partie les barrières de l'isolement géographique, avec comme corollaire une augmentation de la fréquence des invasions : à Hawaï, la fréquence d'introduction d'une nouvelle espèce est estimée à 1 introduction tous les 10 ans pour la période polynésienne et à 20 par an pour la période actuelle (Brown 1989, D'Antonio et Dudley 1995).

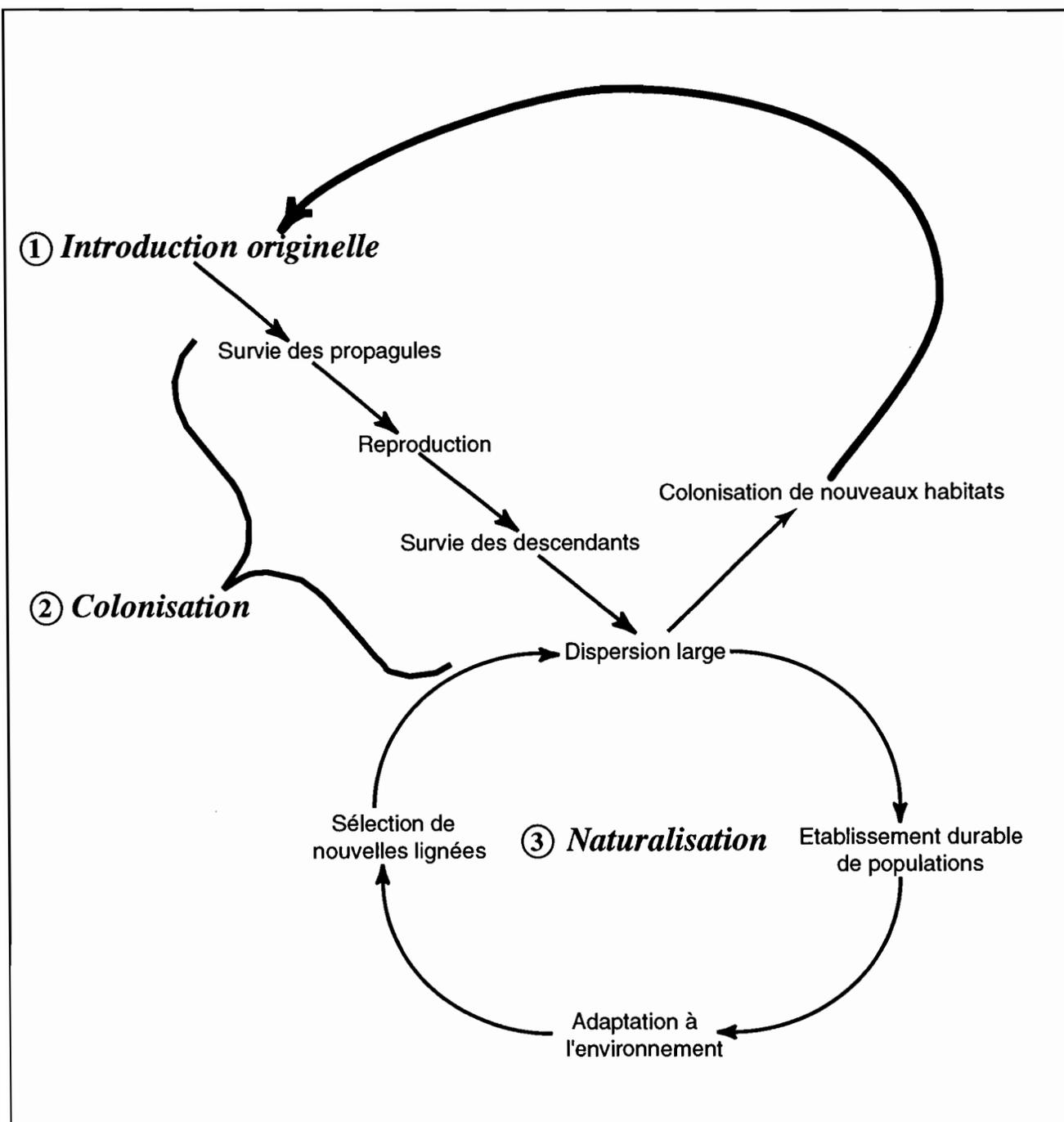
## **B. L'homme et les invasions**

Comme le soulignent Elton (1958), Mann (1984) ou Olson (1989), l'Homme se comporte avant tout comme un envahisseur biologique très performant. Depuis son origine, il n'a cessé d'étendre la gamme des milieux qu'il fréquente. À chaque nouvelle implantation, il utilise les ressources présentes et modifie par son action les communautés rencontrées. Mais, l'Homme est aussi et surtout un vecteur d'invasion :

- **directement**, par l'établissement volontaire d'espèces (cultures, animaux domestiques, gibiers, auxiliaires de lutte biologique... Elton 1958, Crosby 1986), par l'extension incontrôlée d'espèces délibérément introduites (plantes ornementales, espèces de volière ou d'aquarium, aquaculture... Lodge 1993, Meyer 1994, Naylor 1996), ou par l'introduction accidentelle d'un cortège d'animaux et de plantes indésirables qui lui sont souvent associés (ravageurs, parasites, pathogènes Crosby 1986, Von Broembsen 1989, Steadman 1997).

- **indirectement**, par des pratiques culturelles telles que les défrichements et les feux, qui déstabilisent les milieux et les ouvrent plus largement aux espèces pionnières, comme dans le cas de l'expansion de *Myrica faya* à Hawaii (Vitousek et Walker 1989) ou de *Melaleuca quinquinerva* en Floride (Ewel 1986) ; le transport du " fouling " sur les coques de navires, ou des pratiques de navigation comme les vidanges de ballastes, avec l'exemple de l'invasion de la région des grands lacs en Amérique du Nord par la moule zébrée *Dreissena polymorpha*, ou l'expansion en Tasmanie de l'étoile de mer *Asterias amurensis* (Lodge 1993); ou encore à l'occasion de grands travaux, comme l'ont montré les invasions " lesseptiennes " observées entre la mer Rouge et la mer Méditerranée via le Canal de Suez (Vermeij 1991a).

La notion d'invasion biologique apparaît indissociable de celle d'acclimatation. Au cours de son établissement dans de nouvelles contrées, l'Homme (et en particulier le colonisateur européen) a tenté de recréer un environnement familier, déplaçant tout un cortège de plantes et d'animaux (Crosby 1986, Di Castri 1989). Si les premières introductions étaient surtout motivées par un souci vivrier, toutes sortes d'êtres vivants ont ensuite été introduites, au gré des fantaisies, aux quatre coins du monde, et ont échappé à leurs initiateurs pour conquérir les écosystèmes natifs. Dans ce processus, les jardins d'acclimatation occupent une place prépondérante (Crosby 1986, Heywood 1989) car, instruments de développement agricole des régions tropicales, ils sont à l'origine de l'installation de multiples plantes " domestiques " et responsables de la modification définitive des paysages, empêchant le retour des espèces locales.



**Figure 4 :** Séquence d'étapes nécessaires à l'établissement d'un envahisseur biologique (modifié d'après Ashton et Mitchell 1989)

### **C. Les phases d'une invasion**

Le processus d'invasion n'apparaît pas comme un continuum, mais plutôt comme une série d'étapes discrètes (Figure 4) : chaque étape suppose le franchissement de barrières biotiques et abiotiques, où hasard et " timing " jouent un rôle déterminant pour le succès de l'envahisseur (Crawley 1989). Cette interaction est bien illustrée par des exemples tirés de la lutte biologique : plusieurs introductions sont parfois nécessaires pour établir une espèce, alors que parfois une seule femelle fécondée suffit (Simberloff 1989).

Mais, selon Simberloff (1989), une part de ce qui est attribué au hasard proviendrait de différences dans la taille des propagules. La propagule représente le nombre minimum d'individus capable d'initier une population susceptible de se reproduire, lorsque les conditions sont favorables (MacArthur et Wilson 1967). Pour connaître une issue favorable, le pool initial de colonisateurs doit être capable de faire face aux aléas de reproduction et de conditions de milieu.

Le nombre minimum d'individus colonisateurs en dessous duquel l'extinction est probable fait l'objet de nombreuses discussions (Shigesada et Kawasaki 1997). Selon Goel et Richter-Dyn (1974 in Shigesada et Kawasaki 1997), ce nombre peut être estimé par :

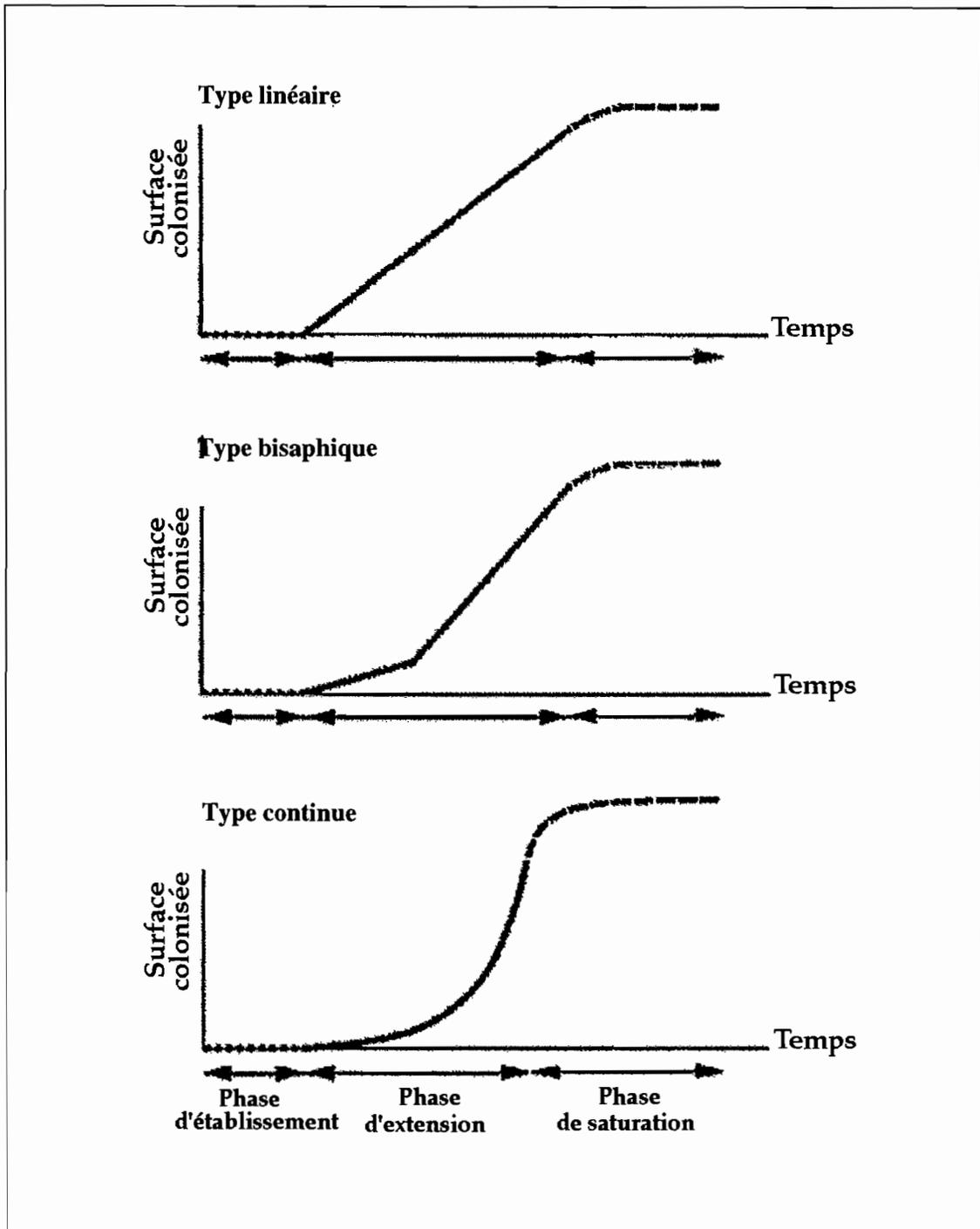
$$3/\ln(b/d) \text{ (avec } b : \text{ taux de natalité, } d : \text{ taux de mortalité)}$$

Cette taille critique de la propagule varierait le plus souvent entre 10 et 20, même s'il existe de nombreuses exceptions. Ce nombre est modulé par différents paramètres, qui concernent aussi bien la population envahissante (sex-ratio, structure d'âge, diversité génétique, mode d'élevage des jeunes, structure sociale...) que les conditions de l'environnement à l'endroit de l'introduction, ou les interactions développées avec les espèces indigènes (Mooney et Drake 1989, Moller 1996).

Au cours d'une invasion, l'établissement et la progression des populations d'un envahisseur suivent toujours le même scénario.

#### **1) - Phase d'établissement**

Elle correspond à l'arrivée des fondateurs et à l'établissement de l'espèce. Il y a peu ou pas d'extension du territoire occupé. C'est la phase la plus critique et la plus discrète : il doit y avoir survie des propagules, reproduction de ceux-ci, puis survie de la descendance et dispersion de celle-ci. Cette étape obligatoire est plus ou moins longue. Plusieurs hypothèses sont avancées pour expliquer la non-expansion initiale (Moller 1996, Williamson 1996, Shigesada et Kawasaki 1997). Souvent, la propagule est de très petite taille et l'espace initial où se déroule l'introduction est suffisamment grand pour permettre la survie de l'espèce ; la dispersion avec gain de territoire interviendra lorsque cet espace initial sera " saturé ". Cela peut aussi refléter un moindre succès reproducteur de l'espèce envahissante, lorsque la densité des populations est faible, ou une inadaptation de la population initiale aux nouvelles conditions : on assiste alors au maintien à faible densité,



**Figure 5 :** Les principaux modes d'expansion observés lors d'une invasion réussie (modifié d'après Shigesada et Kawasaki 1997)

jusqu'à l'apparition d'une descendance plus performante. Parfois aussi, le pool initial des colonisateurs peut se disperser rapidement au niveau de la zone d'introduction (cas notamment des insectes sociaux) et ils ne seront à nouveau détectés que lorsque leurs descendants seront assez nombreux.

## 2) - Phase d'expansion

L'envahisseur est souvent détecté pendant cette phase, qui correspond à son explosion démographique. Le dynamisme démographique permet la conquête de nouveaux territoires : des pullulations impressionnantes sont parfois enregistrées. C'est la phase la plus dangereuse, car les communautés indigènes se trouvent démunies face à ce phénomène nouveau. Le taux de progression d'une invasion dépend du nombre de propagules dans l'inoculum initial et au moment de l'étape de dispersion.

La comparaison de nombreux cas d'invasions a conduit Shigesada et Kawasaki (1997) à reconnaître 3 types principaux d'expansion au cours du temps (Figure 5).

\* Elle peut être linéaire : la surface conquise croît régulièrement au cours du temps, il s'agit de populations pour lesquelles l'accroissement de surface se réalise à la périphérie du territoire déjà colonisé ; la descendance se disperse à courte distance.

\* Elle peut être biphasique : croissance d'abord lente, puis croissance linéaire plus rapide. Elle s'observe pour des populations qui montrent une dispersion à court et à moyen terme. Des populations périphériques sont installées par la dispersion à moyen terme : elles progressent par elles-mêmes avant de fusionner avec la population initiale, qui a continué d'accroître son territoire par une dispersion à court terme. C'est notamment ce qui est observé dans les invasions réussies par les insectes sociaux (Moller 1996).

\* Enfin, elle peut se caractériser par un taux de progression qui augmente continuellement au cours du temps. Dans ce cas, il existe une dispersion à longue distance de la descendance et chaque nouvelle population croit indépendamment des autres.

Les deux derniers modes d'expansion peuvent aussi traduire une meilleure adaptation génétique à l'environnement, acquise par la descendance et qui se traduit par une accélération de la propagation (Shigesada et Kawasaki 1997).

## 3) - Phase de saturation

Elle s'observe lorsque l'espace à conquérir est géographiquement limité. La population se stabilise tout en continuant souvent à pulluler. Ensuite, après un temps plus ou moins long, il n'est pas rare d'observer une phase de déclin des populations de l'envahisseur, avec une stabilisation des effectifs à un niveau inférieur à celui atteint pendant les premiers temps de l'invasion. Cette stabilisation s'accompagne ou non de la régression des surfaces envahies. Cette diminution inexplicée des populations est souvent accompagnée d'une diminution de taille des individus et traduit le jeu complexe des facteurs régulateurs internes et externes : dégénérescence génétique, arrivée de parasites, manque de ressources... (Shigesada et Kawasaki 1997, Erneberg 1999). Mais, avant que

cette stabilisation n'intervienne, la structure des communautés autochtones peut avoir subi des altérations irréversibles.

Cette phase d'indigénisation peut être très spectaculaire, comme pour la fourmi *Solenopsis geminata* aux Antilles. Au 17<sup>ème</sup> siècle, les colonisateurs espagnols l'ont introduite et dispersée dans plusieurs îles des Caraïbes à l'occasion d'échanges commerciaux. Cette fourmi a alors rapidement atteint des niveaux de pullulations insupportables pour les populations humaines. Aujourd'hui, cette espèce est intégrée aux faunes de la plupart des îles de cette région et ne constitue plus une nuisance majeure (Hölldobler et Wilson 1994).

#### **D. Les attributs d'un envahisseur efficace**

*" We have the apparent double anomaly, that Australia is better suited to some English plants than England is, and that some English plants are better suited to Australia than those Australian plants were which have given way before english intruders. "*

*Joseph D. Hooker, 1853 (in Crosby 1986)*

La plupart des introductions ont des conséquences mineures. En généralisant les proportions de colonisations observées chez différents animaux et plantes, Williamson (1996) établit une règle empirique permettant d'estimer qu'une espèce introduite sur dix réussit à s'établir au moins temporairement, parmi lesquelles une sur dix se naturalise, et enfin parmi ces dernières, seule une sur dix devient une " peste ". Dans ce dernier cas, les espèces envahissantes montrent une grande souplesse écologique, donnant l'impression d'une meilleure réussite dans l'espace envahi que dans leur région d'origine, où souvent elles paraissent inoffensives. Les espèces introduites apparaissent plus compétitives, profitant souvent de l'action de l'Homme, ou y étant moins sensibles (Brown 1989).

Les espèces envahissantes se rencontrent dans tout le règne vivant (Mooney et Drake 1989) et tous les milieux sont susceptibles d'être envahis (MacDonald *et al.* 1989, MacDonald et Cooper 1995, Vitousek 1988, Williamson 1996). Les situations sont très variables en fonction des caractéristiques de l'espèce impliquée et des conditions de l'introduction (Simberloff 1995). La plupart des auteurs (Mooney et Drake 1989, Pimm 1991, Carlton 1996, Williamson 1996, Shigesada et Kawasaki 1997) s'accordent pour estimer qu'il est difficile de prédire le succès ou l'échec d'un envahisseur. Le manque de données est réel, du fait que les documents qui décrivent les invasions réussies sont bien plus nombreux que ceux qui décrivent les échecs, l'échec impliquant souvent l'incapacité à atteindre un niveau de population susceptible d'être observé. Néanmoins, le succès semble varié en fonction de la complexité de la communauté (nombre d'espèces) et du degré de

spécialisation trophique de l'envahisseur : plus la communauté est complexe, plus les espèces à spécialisation trophique tendent à être des envahisseurs efficaces (Mooney et Drake 1989, Williamson 1996).

L'origine des envahisseurs est aussi très variable. Elle traduit souvent les opportunités offertes, comme les principales voies du commerce. Cela explique une certaine dominance des espèces d'origine paléarctique (Crosby 1986, Di Castri 1989, Simberloff 1989), dominance sans doute amplifiée par la sélection ancienne d'un grand nombre d'espèces paléarctiques pour supporter le voisinage et les activités de l'Homme. Le développement de l'agriculture et de l'élevage ont conduit à la promotion de certains milieux et de certaines espèces, en quelque sorte une co-évolution entre la flore, la faune et l'Homme. Cette sélection est illustrée par de nombreux exemples comme le remplacement progressif de la faune mammalienne du pourtour méditerranéen, de l'est vers l'ouest du bassin (en particulier sur les îles où il n'existe plus que des peuplements mammaliens d'origine anthropique), qui s'opère avec la même chronologie que celle observée pour la diffusion de l'élevage à partir du Moyen-Orient (Vigne 1997). Le même type de phénomène est observé pour la flore avec la diffusion de la culture des céréales et de leurs espèces associées (Di Castri 1989). Cela suggère que le phénomène invasif dans cette zone est profondément lié à la néolithisation, période au cours de laquelle les populations humaines se sont appropriées la nature. Il y a eu un appauvrissement des faunes et des flores (même si les traces n'ont pas été conservées) et une sélection d'espèces capables de supporter l'action anthropique, c'est-à-dire une transformation des communautés avec la sélection d'espèces opportunistes, envahisseurs potentiels, que l'Homme dispersera plus tard par ses activités (Di Castri 1989, Brown 1989). Ce processus peut aussi expliquer la plus grande résistance (au moins apparente) des communautés paléarctiques aux invasions originaires des autres régions de la planète. Cette résistance apparente peut aussi être expliquée par le fait que pendant plusieurs siècles, les flux de déplacements ont été plutôt unidirectionnels, à partir de cette zone plutôt que vers elle (Crosby 1986).

Les envahisseurs tendent à avoir plus de succès quand il n'existe pas d'éléments natifs qui occupent la même niche : les mammifères et les poissons colonisent mieux les îles que les oiseaux car ils y sont peu représentés naturellement (du fait de problèmes de dispersion, Brown 1989). Même s'il existe de nombreuses exceptions, il apparaît aussi que les envahisseurs supportent de plus grandes variations de conditions abiotiques quand le niveau de résistance biotique est faible, comme dans le cas des îles (Brown 1989, Williamson 1996). Le succès envahisseur est également accru quand il existe des similitudes dans les conditions des milieux " source " et " cible " (climat, formations végétales...) (Williamson 1996). Enfin, pour prévoir le succès ou l'échec d'un envahisseur, la réussite d'une espèce ou d'un genre taxinomique proche est un paramètre important : les espèces apparentées à un envahisseur sont potentiellement de bons colonisateurs (Williamson 1996).

Un certain nombre de règles empiriques semblent donc pouvoir être dégagées. Une série d'attributs qualifient une espèce comme un envahisseur compétitif (Brown 1989,

**Tableau 1** : Répartition du nombre d'extinctions répertoriées sur les îles et les continents depuis le 17<sup>ème</sup> siècle et proportions d'espèces menacées sur les îles et les continents (d'après Goombridge 1992, Frankham 1997)

	Espèces éteintes				Espèces actuellement menacées			
	Île	Continent	Total	% insulaire	Île	Continent	Total	% insulaire
<b>Mammifères</b>	<b>34</b>	24	58	<b>58,6</b>	<b>48</b>	159	207	<b>23,2</b>
<b>Oiseaux</b>	<b>104</b>	11	115	<b>90,4</b>	<b>87</b>	91	178	<b>49</b>
<b>Reptiles</b>	<b>20</b>	1	21	<b>95,2</b>	<b>21</b>	41	62	<b>34</b>
<b>Amphibiens</b>	<b>0</b>	2	2	<b>0</b>	<b>0</b>	14	14	<b>0</b>
<b>Poissons</b>	<b>1</b>	22	23	<b>4,3</b>	<b>21</b>	443	464	<b>4,5</b>
<b>Mollusques</b>	<b>151</b>	40	191	<b>79,0</b>	-	-	-	-
<b>Autres Invertébrés</b>	<b>48</b>	49	97	<b>49,5</b>	<b>338</b>	371	709	<b>47,7</b>
<b>Plantes vasculaires</b>	<b>139</b>	245	384	<b>36,2</b>	<b>2706</b>	3895	6691	<b>40,4</b>
	<b>497</b>	394	891	<b>55,8</b>	<b>3221</b>	5014	8325	<b>38,7</b>

Ehrlich 1989, Heywood 1989, Noble 1989, Simberloff 1989, Lodge 1993, Carlton 1996, Moller 1996, Rejmanek et Richardson 1996, Williamson 1996) : le taux d'accroissement, l'abondance dans le milieu d'origine, le recouvrement climatique ou d'habitats, la présence de niche vacante et l'isolement taxinomique, même si la possession de tous les attributs favorables par une espèce ne suffit pas à garantir son succès (Mack 1996).

Ainsi, on considère que les caractéristiques suivantes sont favorables pour qu'une plante envahisse : des conditions de germination peu restrictives, un grand nombre de graines facilement dispersées (donc plutôt de petite taille), une croissance rapide, la pérennité, une floraison précoce, une propagation végétative, la compétitivité pour l'espace et l'association à l'Homme (Ashton et Mitchell 1989, Heywood 1989, Noble 1989, Lodge 1993, Rejmanek et Richardson 1996, Williamson 1996).

Pour les animaux, on considère comme caractéristiques favorables : une large niche écologique, un taux intrinsèque d'accroissement élevé, une grande variabilité génétique, la capacité des femelles à coloniser seules et l'association à l'Homme (Brown 1989, Ehrlich 1989, Simberloff 1989, Lodge 1993, Carlton 1996, Moller 1996, Williamson 1996).

### **E. Les îles plus sensibles aux invasions biologiques que les espaces continentaux ?**

*“ Les îles présentent un double paradoxe de diversité et de stabilité. Elles sont souvent pauvres en espèces mais présentent un intérêt biologique considérable en raison de la présence de genres endémiques et de groupes taxinomiquement isolés. Elles apparaissent stables par la conservation d'endémiques même après plusieurs millions d'années et par la constance de leur climat océanique, mais elles apparaissent fragiles lorsqu'elles sont soumises à des perturbations externes et sont alors victimes de changements écologiques catastrophiques. ”*

*Q. C. B. Cronk, 1997*

Dans la littérature scientifique, on retrouve régulièrement répétée l'affirmation selon laquelle “ les îles sont plus faciles à envahir que les continents ”. Mais dans quelle mesure cela est-il supporté par les faits ?

#### **1. Îles et extinctions**

Les travaux de Mac Arthur et Wilson (1963, 1967) sur la biogéographie insulaire ont non seulement contribué à établir la prépondérance du phénomène d'invasion mais aussi celle de l'extinction dans les communautés insulaires. Au cours du temps, les îles subissent une répétition intermittente de colonisation, spécialisation, extinction. Cette alternance est source d'instabilité et de fragilité pour les peuplements insulaires. Cette fragilité insulaire est classiquement illustrée par la comparaison des proportions d'extinctions observées sur les îles et les continents depuis le 17<sup>ème</sup> siècle (Tableau 1). Plus

de 50 % des extinctions répertoriées à ce jour ont eu lieu sur les îles, alors que les espèces insulaires ne représentent qu'une minorité du total des espèces décrites.

Ces chiffres donnent l'impression que les plantes disparaissent plus vite que les animaux, mais il s'agit sans doute d'un biais d'observation : il y a moins de plantes que d'animaux et les connaissances acquises sur leur statut sont souvent plus grandes (Smith *et al.* 1993). Les causes de ces disparitions ne sont pas établies précisément mais la responsabilité de l'Homme semble toujours impliquée de près ou de loin. Soulé (1991) répertorie 4 atteintes anthropiques majeures de la diversité biologique : la destruction des habitats, les invasions biologiques (y compris l'introduction de maladies), la surexploitation des espèces et la fragmentation des milieux. La hiérarchie entre ces 4 phénomènes n'est pas établie. Ainsi, si Olson (1989) estime que depuis 50 000 ans toutes les extinctions répertoriées sur les îles ont pour origine l'introduction d'espèces, la destruction des habitats et la surexploitation des espèces, Reid et Miller (1989) estiment que la surexploitation et l'introduction d'espèces sont les causes principales de disparition, au moins pour les Vertébrés. Goombidge (1992) estime que l'introduction d'espèces et la destruction des habitats sont les principaux facteurs de disparition, au moins pour les animaux. Le World Resources Institute (1989 in Ehrlich 1995) estime que de 20 à 40 % des extinctions enregistrées sont dues aux espèces introduites. Enfin, Pimm (1996) estime qu'il y a synergie entre ces différentes causes. Les envahisseurs biologiques sont donc très largement impliqués dans les phénomènes d'extinction ou au moins dans la transformation des communautés.

Pourtant, la spécialisation inhérente à la vie insulaire conduit ces communautés à apparaître comme des ensembles co-adaptés, structurés et intégrés, qui de ce fait seraient capables de résister à certains niveaux de perturbations (Blondel 1995). Ces observations ont même poussé des auteurs comme Diamond (1975 in Blondel 1995) à proposer des règles d'assemblage pour expliquer le maintien des communautés. Ces règles reposent sur le postulat empirique d'une relation entre diversité et stabilité, pourtant jamais formellement démontrée dans la nature (Pimm 1984, 1994, Naeem et Li 1997).

En tout cas, si ces règles d'assemblage apparaissent comme une généralisation abusive, la relation empirique entre diversité et stabilité reste, depuis les travaux d'Elton (1958), un argument souvent utilisé pour expliquer la sensibilité des communautés insulaires aux envahisseurs. Cet auteur a été l'un des premiers à remarquer l'existence d'une disproportion d'espèces introduites dans les milieux insulaires, qu'il a mis en relation avec le nombre d'espèces par unité de surface (sur une île, ce nombre est toujours inférieur à celui observé dans des espaces continentaux de tailles comparables). Depuis de façon empirique, l'idée s'est largement répandue que les zones riches en espèces devaient être moins sensibles aux invasions que les zones pauvres.

Au-delà de cette généralisation, différents auteurs (D'Antonio et Dudley 1995, Cushman 1995, Frankham 1996, 1997, MacDonald et Cooper 1995, Loope et Mueller-

Dombois 1989, Simberloff 1995, Vitousek 1988) ont essayé d'identifier les facteurs de la plus grande fréquence d'invasions des îles :

- Territoires de petite dimension par comparaison à ceux d'un continent : ce qui implique de faibles réservoirs de populations, donc de faibles possibilités de s'étendre et de se diversifier. Il en résulte que dans un espace insulaire les relations espèce/milieu sont exacerbées, les ressources y sont plus limitées, les écosystèmes par conséquent plus vulnérables.

- Dysharmonie des peuplements : l'isolement a conduit à une moindre diversité taxinomique des peuplements, de nombreux groupes taxinomiques sont absents par rapport aux systèmes continentaux les plus proches : par exemple à Hawaii, 2/3 des ordres d'insectes ne sont pas représentés (Loope et Mueller-Dombois 1989). Cette moindre diversité a des répercussions sur la structure fonctionnelle qui présente moins de niveaux et toujours avec peu d'intervenants par niveau fonctionnel (en particulier les niveaux trophiques supérieurs). Souvent il y a moins d'espèces mais avec des niches plus larges et une gamme plus large d'habitats : les espèces insulaires sont moins bien adaptées à une source de nourriture ou à un habitat particulier que leur compétiteur continental.

- Moindre diversité génétique (i.e. variabilité génétique) des espèces insulaires par rapport à celles qui leur sont apparentées sur les continents (Frankham 1997). Cette dépression est d'autant plus grande que l'espèce est endémique. Cette perte de variabilité génétique est liée à la fondation (effet de goulet d'étranglement) - petit nombre de colonisateurs et rupture avec la population d'origine, qui réduit le flux génique -. Mais c'est aussi le fruit d'une dérive génétique liée à la taille finie (toujours petite) des populations insulaires. L'effet de fondation associé à la dérive génétique peut accroître le risque d'extinction par l'apparition d'une dépression de consanguinité et/ou l'accumulation de mutations délétères mais aussi par l'acquisition d'adaptations à la vie insulaire qui figent les caractéristiques anatomiques et/ou comportementales (aptérisme, diminution des capacités à éviter les prédateurs...). Ce plus faible niveau de variabilité laisse supposer un potentiel évolutif moindre, c'est-à-dire une plus faible capacité à s'adapter génétiquement aux changements de l'environnement, y compris à l'arrivée d'espèces compétitrices ou prédatrices. Ces facteurs génétiques ne peuvent expliquer à eux seuls la plus grande susceptibilité à l'extinction des populations insulaires, mais ils interagissent certainement avec les autres facteurs pour accroître ce risque d'extinction (Frankham 1996, 1997).

En tout cas, la disharmonie et la moindre diversité génétique ont souvent été stigmatisées comme source d'une moindre résistance biotique des communautés insulaires. Enfin, il est à noter qu'en milieu insulaire, les espèces animales sont plus susceptibles d'envahir les écosystèmes natifs que les plantes exogènes : pour se disséminer dans les habitats insulaires, les plantes ont besoin de l'apport de certains animaux introduits (Vitousek 1988, Merlin et Juvik 1992 in D'Antonio et Dudley 1995). Par ailleurs, aux États-Unis, une étude destinée à évaluer la proportion d'espèces introduites dans la flore de

parcs nationaux en zone continentale et insulaire a montré que la contribution des introduites varie de 6 à 27 % (évaluée sur 7 réserves naturelles) contre 47 à 64 % à Hawaii (évaluée sur 2 parcs naturels). En outre, sur le continent, les introduites se limiteraient souvent aux bords des voies d'accès et aux zones occupées par l'Homme avant la mise en réserve alors qu'à Hawaii on les trouve dans les milieux non perturbés, ce qui induit un changement de nature des sites occupés (Vitousek 1988).

D'une façon générale, il semble que les colonisateurs sur les îles ont plus de chance d'être des espèces appartenant à des groupes fonctionnels non présents ou sous-représentés (D'Antonio et Dudley 1995) et les espèces envahissantes tendent à être originaires d'habitats vastes et non isolés sur les continents (Brown 1989, MacDonald et Cooper 1995). Toutefois, il n'est pas exclu que cette tendance repose sur une plus grande chance d'avoir un transfert dans ce sens : le *pool* d'espèces continentales est beaucoup plus vaste, et sur un continent la probabilité est plus grande de rencontrer un compétiteur ou un prédateur capable d'empêcher le démarrage d'une population (Brown 1989, Simberloff 1989, 1995).

Or, cette moindre résistance biotique par rapport aux zones continentales est loin d'être toujours vérifiée : on recense de plus en plus d'exemples continentaux et les transformations subies par de nombreuses communautés insulaires rendent hasardeuses les conclusions faites aujourd'hui quant à une résistance biotique moindre de communautés déjà transformées (D'Antonio et Dudley 1995, Simberloff 1995). Aujourd'hui, il est acquis que les transformations de la structure et des processus des écosystèmes résultant d'une invasion peuvent être aussi importantes sur les continents que dans les communautés insulaires : comme par exemple l'action physique des cochons sauvages (*Sus scrofa*) sur le sol et ses conséquences pour le couvert végétal dans le Parc naturel de " Smoky mountains " à l'Est des USA (Singer *et al.* 1984), le succès d'*Acacia saligna* en Afrique du Sud qui enrichit des sols en azote et avec modification à terme du couvert végétal (Musil 1993 in D'Antonio et Dudley 1995), le changement du régime des feux dans certaines communautés végétales avec l'introduction de certaines herbacées comme *Bromus tectorum* aux USA (D'Antonio et Vitousek 1992) ou encore les bouleversements des communautés animales face à l'arrivée de la fourmi *Solenopsis invicta* dans le Sud Est des États-Unis (Vinson 1997). Néanmoins, on ne connaît pas d'exemples d'extinctions consécutives à l'arrivée d'un envahisseur sur un continent (action de l'Homme exclue), même si on a pu observer des extinctions locales de populations comme dans le cas de certains marsupiaux australiens face à l'introduction du renard (*Vulpes vulpes*) (MacDonald *et al.* 1989). Cependant, on note que les écosystèmes continentaux à forte disjonction géographique (cours d'eau, fragments forestiers placés en réserves, zones littorales...) sont les milieux les plus sensibles à l'invasion : comme l'extinction des Cichlidae du lac Victoria en raison de l'introduction de la perche du Nil (*Lates niloticus*) (Kaufman 1992), l'invasion de la région des Grands lacs nord américains par la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*) (Lodge 1993,

Berkman *et al.* 1998), la propagation d'herbacées africaines (*Melinis minuflorea* et *Brachiaria decumbens*) au détriment des espèces natives dans la plupart des réserves naturelles de savanes ouvertes (*Cerrado*) au Brésil (Pivello *et al.* 1999)...

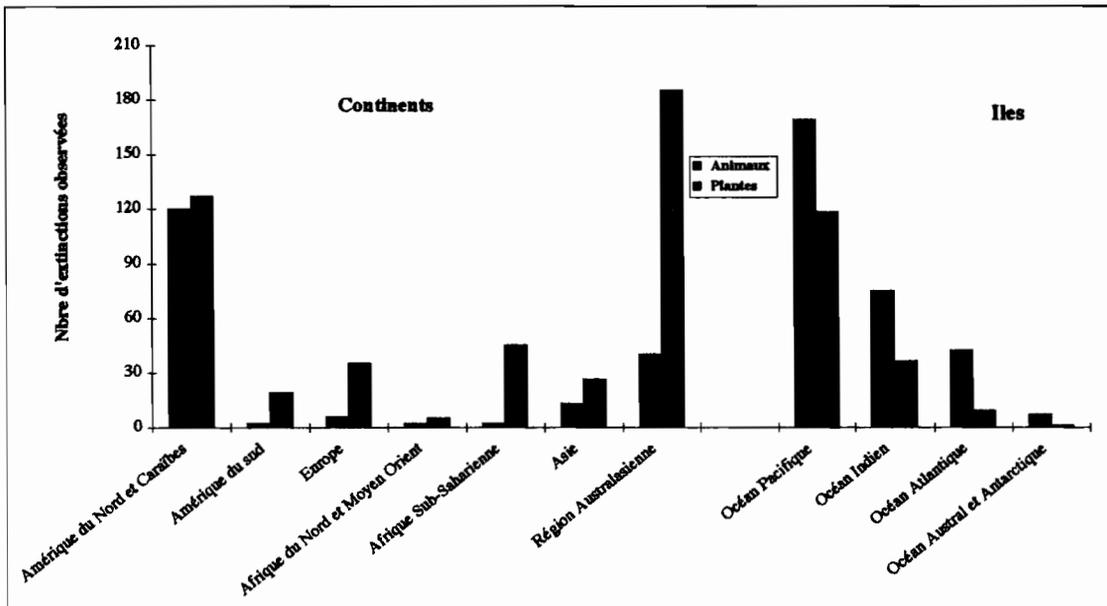
Cette disproportion peut être liée à un facteur d'échelle et de temps : compte tenu de la surface plus réduite des îles, les phénomènes apparaissent plus rapides et leur développement atteint des proportions remarquables rapidement.

Mais, cette sensibilité des îles aux invasions pourrait être aussi le reflet d'une colonisation humaine plus récente. En effet, la figure 6 nous permet de constater que les régions peuplées le plus densément depuis de longues périodes (Europe et Asie) sont celles qui présentent le moins d'extinction au cours des 400 dernières années. Ainsi de nombreuses îles de la ceinture tropicale connaissent une colonisation récente, souvent à peine plus de 1000 ans. Les extinctions ont pu être rapportées par des témoignages ou par les faunes subfossiles alors que dans les zones continentales les indices ont disparu depuis longtemps, car peuplées et sillonnées en tous sens par l'Homme et les espèces qu'il véhicule. Pourtant, l'étude des faunes fossiles tend à montrer l'importance de l'extinction sur les continents : par exemple, on estime que plus de 80 % de la faune mammalienne d'Amérique a disparue lors de la colonisation humaine et de l'arrivée de son cortège d'espèces introduites, au cours de la période 18 000 et 12 000 ans (Wilson 1992).

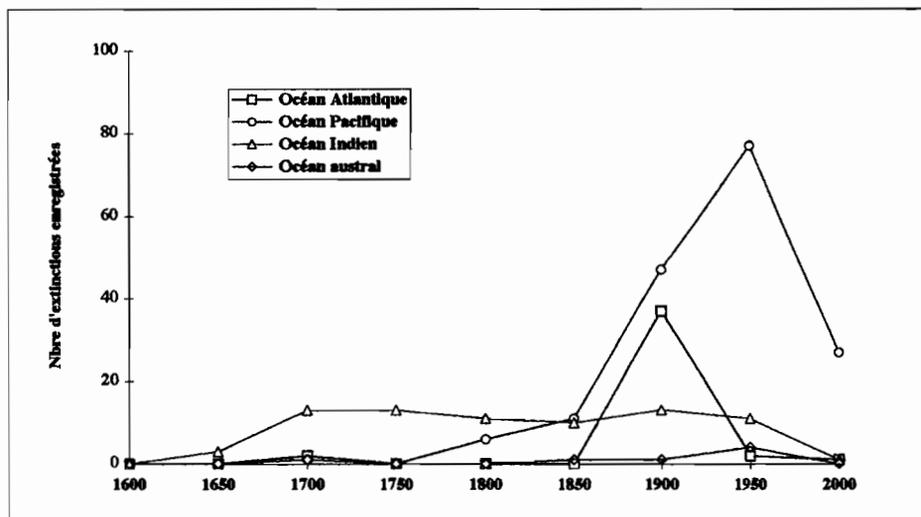
## 2. Conséquences des invasions biologiques dans le Pacifique insulaire

La zone pacifique offre de nombreux exemples de l'influence des invasions sur les communautés insulaires, c'est la zone où l'on a enregistré le plus d'extinctions au cours des derniers siècles (Figures 6 et 7). Le Pacifique est le continent insulaire par excellence : il couvre 35 % de la surface du globe alors qu'il contribue à moins de 0,5 % de la surface des terres émergées. Sa partie Sud, où sont situés les principaux ensemble insulaires, est aussi le dernier "continent" à avoir été peuplé par l'humanité (à partir de 1500 à 2000 ans avant notre ère) et le dernier à avoir été exploré et colonisé par les puissances européennes (principalement au 19<sup>ème</sup> siècle). Pourtant, les écosystèmes et les communautés du Pacifique insulaire sont marqués par l'empreinte de l'Homme : son action y est sensible dès les premiers peuplements humains (Doumenge 1966, James 1995).

Ainsi en Mélanésie, l'étude de la répartition des plantes cultivées introduites (cultivars d'ignames et de taros) permet de reconstituer les voies de peuplement de la région (Doumenge 1966, Bourret 1981) et l'occurrence du rat Polynésien retrace également cette colonisation de l'Homme (Roberts 1991). Les transformations se sont considérablement accentuées à partir du 18<sup>ème</sup> siècle avec les circumnavigations et la mondialisation des échanges, qui ont aboli les dernières barrières géographiques naturelles. On trouve de



**Figure 6 :** Evolution depuis le 17<sup>ème</sup> siècle du nombre d'extinctions enregistrées dans les différentes zones géographiques (d'après Smith et al. 1993)



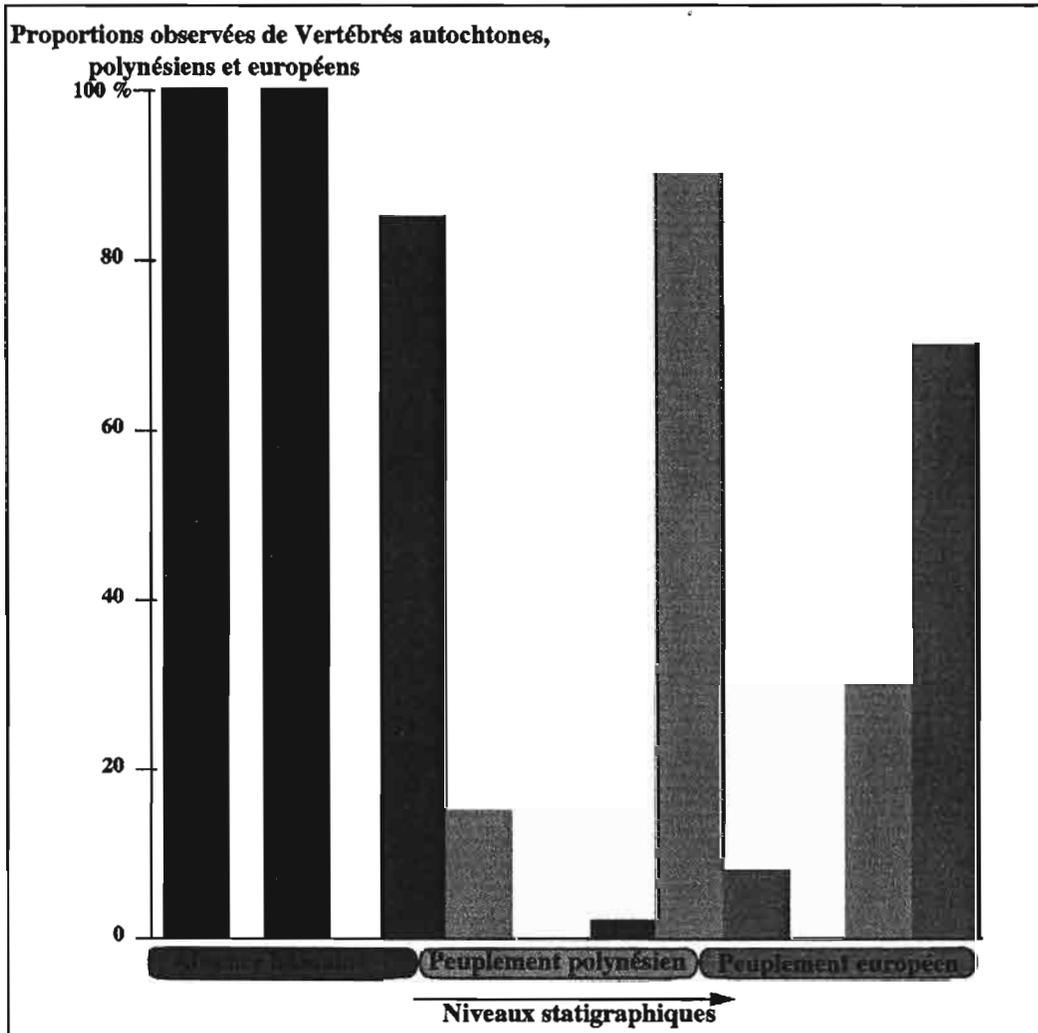
**Figure 7 :** Evolution depuis le 17<sup>ème</sup> siècle du nombre d'extinctions enregistrées sur les îles dans les principales zones océaniques (d'après Smith et al. 1993)

nombreuses invasions spectaculaires pour les intérêts humains et qui se sont répandues très rapidement entre la plupart des îles via les échanges : la cochenille du cocotier (*Aspidiotus destructor*), le rhinocéros du cocotier (*Oryctes rhinoceros*) ou l'escargot géant d'Afrique (*Achatina fulica*) (Doumenge 1966, Gargominy 1993). D'autres colonisateurs ont la capacité à se disperser à grande distance, comme le psylle du *Leucaena Heteropsylla cubana* (capable d'être porté par les courants aériens), mais qui doit sa dispersion dans le Pacifique aux activités humaines (Chazeau 1987).

Les récits des naturalistes offrent des témoignages de ces transformations souvent rapides. Ainsi, en Nouvelle-Zélande, Cook observe, entre 1769 et 1773, l'explosion de l'alpiste (*Phalaris arundinacea*), responsable de la transformation des paysages (Crosby 1986). En Nouvelle-Calédonie, des observations similaires ont été réalisées à propos de l'introduction de chiens laissés par Cook lors de son passage en 1774 et responsables de la disparition de la faune aviaire (remarquable lors du premier passage) au voisinage des habitations des indigènes. Cette modification de l'environnement a été responsable d'une attitude plus hostile des indigènes vis-à-vis des navigateurs européens (Pisier 1974). La colonisation européenne récente des territoires du Pacifique a permis un suivi des invasions. Mais ce sont les faunes fossiles qui témoignent de l'intensité du phénomène.

L'invasion des milieux insulaires peut se solder par une augmentation apparente du nombre net d'espèces, alors qu'il correspond à une homogénéisation. Par exemple, à Hawaii, on estime à 86 espèces la faune d'oiseaux avant l'Homme, 30 endémiques ont disparu avec la colonisation polynésienne puis 11 autres avec l'arrivée des européens. Par contre, au moins 50 introductions réussies ont eu lieu depuis 1780. Il y a bien eu accroissement du nombre d'espèces (+ 9) mais la faune est aujourd'hui largement composée de cosmopolites. Le même phénomène s'observe pour les mammifères : 1 seul chiroptère natif contre 18 espèces de mammifères présents aujourd'hui (Vitousek 1988). Pour la flore, la situation est assez comparable : on estime la flore vasculaire native avant l'arrivée de l'homme à environ 1765 espèces (dont 200 aujourd'hui éteintes et 800 menacées) alors que le nombre de plantes introduites dépasserait aujourd'hui 4600 (dont 700 maintiennent des populations spontanées dans la nature et 86 sont considérées menaçantes pour le maintien de la flore) (Vitousek 1988). Cette tendance est valable pour la plupart des îles de la région et peut même être proportionnellement plus dramatique, comme par exemple en Nouvelle-Zélande où 1623 espèces végétales introduites maintiennent des populations pour une flore native estimée à 2450 espèces (Atkinson et Cameron 1993).

En tout cas, l'Homme et son cortège de commensaux (y compris les maladies qu'il véhiculent) seraient responsables de l'extinction récente de nombreux vertébrés insulaires. À partir des données paléontologiques ((Hawaii, Nouvelle-Zélande, Nouvelle-Calédonie, Fidji, Polynésie, Samoa, Tonga), Steadman (1997) chiffre cette disparition à près de 2000 espèces d'oiseaux, soit l'équivalent de 20 % de la faune aviaire



**Figure 8 :** Double remplacement de la faune Vertébrée sur l'île de Maui (Hawaii), déterminé à partir des ossements retrouvés dans 5 niveaux stratigraphiques successifs d'une grotte (Modifié d'après James *et al.* (1987 in Vigne 1997))

actuelle connue et Pimm *et al.* (1995) extrapolent même que 50 % de l'avifaune originelle du Pacifique pourrait avoir disparu depuis les débuts de la colonisation humaine.

Ainsi à Hawaii, sur l'île de Maui, on a pu établir, à partir des résultats de fouilles archéologiques d'un abri sous roches (sur 5 niveaux stratigraphiques congruents), l'existence d'un double remplacement faunistique : on passe d'une faune native à une faune polynésienne puis à une faune européenne (Figure 8).

Cette situation est également remarquable en Nouvelle-Zélande où 30 espèces d'oiseaux dont une guildes complète de ratites herbivores et inaptés au vol ont disparu depuis l'arrivée des Polynésiens, de *Rattus exulans* et d'une espèce de Chien (il y a environ, 1000 ans), 10 autres espèces ont disparu depuis 1840 et l'établissement des populations européennes (Atkinson et Cameron 1993). Près de 1500 espèces d'insectes ont été introduites en Nouvelle-Zélande, dont certaines avec un succès extraordinaire comme les guêpes *Vespula germanica* et *Vespula vulgaris* pour lesquelles on observe des nids colossaux dans certaines formations végétales (la biomasse des guêpes dépassent la biomasse des oiseaux, des rongeurs et des mustélidés introduits). Elles interfèrent alors grandement avec les pollinisateurs, les oiseaux insectivores et certains nectarivores (Atkinson et Cameron 1993, Beggs *et al.* 1998, New 1994). Mais, la situation peut être plus complexe comme par exemple avec les chats (*Felix catus*) : ils ont exercé au départ un impact sur les reptiles et les oiseaux natifs alors qu'aujourd'hui ils contrôlent les populations de rongeurs introduits (*Rattus exulans*, *Rattus rattus*, *Rattus norvegicus* et *Mus musculus*), réduisant ainsi l'impact de ceux-ci sur la flore forestière néo-zélandaise (Atkinson et Cameron 1993).

Ces phénomènes d'extinction sont encore à l'œuvre aujourd'hui dans une large partie du Pacifique, comme aux Iles Mariannes où l'introduction du serpent arboricole (*Boiga irregularis*) en provenance de Papouasie Nouvelle-Guinée, a déjà fait disparaître 7 sur 11 espèces d'oiseaux endémiques, et est responsable du déclin d'au moins 1 Geckonidae et de 3 Scincidae (Pimm 1991, 1994, Rodda 1992, Steadman 1997). Dans le même archipel, on assiste à la régression d'une plante endémique (*Serianthes nelsonii*) du fait de l'introduction de 3 cochenilles (*Dysmicoccus neobrevipes*, *D. brevipes* et *Planococcus citri*) (Schreiner et Nafus 1992). Des processus analogues sont en cours pour les invertébrés, comme le montrent Hadfield et Miller (1992) avec la régression d'une espèce endémique d'escargot arboricole (*Achatinella mustelina*) en raison de la prédation exercée par 2 espèces introduites *R. exulans* et *Euglandina rosea*. Le même processus est enregistré à Moorea avec l'introduction d'*E. rosea*, responsable de la disparition de 9 espèces du genre endémique *Partula sp.* (Murray *et al.* 1988).

A la lumière de ces multiples illustrations, il apparaît qu'en milieu insulaire, on a souvent confondu "invasion avec de plus grandes conséquences" et "plus grande facilité à être envahie". Les îles ont plus de risque d'être le théâtre d'invasions : lorsqu'un

envahisseur réussit à s'implanter sur une île, il y a plus de chance d'observer des conséquences importantes sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes (déclin et extinction plus spectaculaires du fait de processus démographiques liés à la taille toujours finie des peuplements) (MacDonald et Cooper 1995, D'antonio et Dudley 1995). Mais, fondamentalement, elles ne sont pas plus faciles à envahir comme l'atteste l'accroissement des exemples continentaux (D'antonio et Dudley 1995, MacDonald et Cooper 1995, Simberloff 1995). Ce sont les spécificités de l'espèce introduite et de la communauté cible qui déterminent le succès bien plus que la taille de la communauté (Simberloff 1995). D'ailleurs, le nombre d'espèces introduites est souvent moindre sur une île que sur les zones continentales les plus proches (comme certaines îles au large de la Californie ou de l'Afrique du Sud (D'Antonio et Dudley 1995)). Mais, la proportion est souvent supérieure dans les îles, même si cela apparaît biaisé, car on ne tient pas compte du nombre d'échecs (qui est souvent impossible à quantifier), et les données pour les continents ne sont pas ramenées à une échelle compatible avec la surface des îles (D'Antonio et Dudley 1995).

Si l'invasion est donc reconnue aujourd'hui comme un phénomène universel, par contre, les îles offrent des attributs intéressants pour étudier et comprendre rapidement les phénomènes invasifs (en particulier avant qu'ils ne se produisent sur les continents). Elles offrent la possibilité d'identifier les envahisseurs les plus menaçants et de définir la typologie des habitats menacés (D'antonio et Dudley 1995). L'étude des phénomènes invasifs en milieu insulaire donne accès à autant de situations tests, dont l'analyse peut jouer un rôle pour la compréhension et le maintien des écosystèmes au mieux des intérêts humains.

## ***F. Perception du phénomène invasif et conservation de la biodiversité***

### **◆ Invasions et milieux anthropiques**

La perception des phénomènes invasifs est étroitement liée aux intérêts humains. L'analyse du vocabulaire utilisé pour qualifier ces processus est significative : on parle d'acclimatation pour une espèce dont l'implantation bénéficie à l'Homme, ou qui a une action neutre sur ses intérêts (indépendamment des conséquences sur les milieux naturels). En revanche, on parle d'invasion, et plus souvent de pestes ou de ravageurs, pour qualifier l'établissement d'une espèce qui pose des problèmes aux intérêts de l'Homme. En pratique, ce sont surtout les cas spectaculaires par les nuisances induites, ou les plus explosifs à l'échelle humaine, qui ont prévalu dans l'étude des phénomènes invasifs. Ceci a conduit plusieurs auteurs à estimer que les milieux anthropiques sont plus sensibles aux invasions que les milieux naturels. Mais cette position semble n'être que le fruit d'un biais

d'observation : comme le souligne Simberloff (1989), l'Homme étant responsable du déplacement de la plupart des espèces envahissantes, celles-ci sont surtout des espèces adaptées à son voisinage ou aux milieux qu'il utilise. Ces espèces ont donc plus de chances de s'établir dans des zones qui intéressent l'Homme et, pour les mêmes raisons, plus de chances d'être détectées.

Par ailleurs, l'introduction d'espèces implique souvent la création de nouveaux niveaux trophiques (en particulier en milieu insulaire). Souvent, il n'y a pas d'espèces natives disponibles pour les exploiter et seules des espèces introduites peuvent les utiliser (Loope et Mueller Dombois 1989, D'Antonio et Dudley 1995). C'est, par exemple, ce qui a été observé pour les coprophages capables de dégrader les excréments des ruminants domestiques en Nouvelle-Calédonie, où seule l'introduction de Coléoptères Geotrupidae a pu remédier au problème des bouses (Gutierrez 1979). Ce principe a largement été mis à profit dans le développement des programmes de lutte biologique (Simberloff 1989). Parfois, la colonisation de ces nouveaux niveaux trophiques par des envahisseurs peut avoir des conséquences spectaculaires, comme dans le cas du faux mimosa (*Leucena leucocephala*) et du psylle qui lui est inféodé (*Heteropsylla cubana*) en Nouvelle-Calédonie. La prolifération de cette plante diffusée par les éleveurs de bétail lui a permis, du fait de l'absence de consommateurs spécifiques locaux, de dominer de nombreux paysages au détriment d'autres herbacées. Mais l'arrivée de son parasite spécifique s'est traduite par l'effondrement des peuplements de *L. leucocephala*, modifiant les paysages et menaçant une ressource devenue localement essentielle pour les bovins (Chazeau 1987).

◆ **Invasion et milieux naturels**

L'approche anthropocentrée a prévalu jusqu'à une période récente, même si dès 1958, Elton posait le problème des invasions biologiques pour tous les écosystèmes. Aujourd'hui, cette tendance s'inverse avec la prise de conscience de la nécessité du maintien de la biodiversité. On assiste à l'effondrement du stéréotype "milieu anthropique fragile aux invasions" contre "milieu naturel résistant aux envahisseurs". Les zones contrôlées par l'Homme ou dégradées par ses activités sont plus sujettes aux invasions, mais toutes les communautés sont susceptibles d'être envahies (MacDonald *et al.* 1989, D'Antonio et Dudley 1995, MacDonald et Cooper 1995, Williamson 1996). De plus en plus d'invasions en milieux naturels sont recensées (Bratton 1975, Usher 1988, Brockie *et al.* 1988, Heywood 1989, MacDonald *et al.* 1989, MacDonald et Cooper 1995). Le cas des zones littorales est particulièrement significatif : jusqu'à récemment l'Homme n'avait pas d'intérêt majeur pour le phénomène invasif dans ce domaine alors que la navigation se pratique dans cet espace depuis des siècles et qu'elle y a impliqué de nombreux transferts d'espèces (Lodge 1993, Carlton 1996). L'Homme reste un facteur déterminant pour l'envahissement des habitats naturels : ainsi Usher (1988) et MacDonald *et al.* (1989) ont montré que dans les réserves naturelles, il existe une corrélation entre le nombre de visiteurs et le nombre d'espèces introduites. Toutefois, il semble que les espèces animales soient plus susceptibles d'envahir les écosystèmes natifs que les plantes exogènes. L'association à un animal

introduit serait souvent nécessaire pour permettre la dispersion ou l'établissement de conditions adéquates à l'implantation du végétal (Ramakrishnan et Vitousek 1989). Il apparaît également que l'invasion affecte non seulement la structure des communautés mais aussi leur fonctionnement en altérant les propriétés des écosystèmes envahis (Cushman 1995). Certains envahisseurs sont capables de transformer la disponibilité et le renouvellement des ressources dans le milieu, modifiant à terme les conditions de l'écosystème comme dans le cas de *Myrica faya* à Hawaii, qui enrichit les sols en azote (Vitousek *et al.* 1987) ou l'altération de la libération des nutriments minéraux sur l'île Marion (Kerguelen) du fait de la prédation exercée par la souris introduite (*Mus musculus*) sur les macro-invertébrés responsables de la décomposition de la litière (Crafford 1990 in Cushman 1995). Parfois, les espèces introduites peuvent aussi perturber le cours de la succession naturelle, par exemple altérer le régime des feux et ainsi favoriser la disparition des natives au profit d'espèces exotiques pyrophyllles, qui empêchent le retour ultérieur des espèces natives. Le dérèglement de la succession écologique induit par des espèces introduites se traduit alors par l'établissement d'un état de transition ou d'un nouvel équilibre pour l'écosystème (Ramakrishnan et Vitousek 1989, D'Antonio et Vitousek 1992, Gentle et Duggin 1997, Mack et D'Antonio 1998).

◆ **L'invasion en perspective**

Comme le soulignent D'Antonio et Dudley (1995), l'invasion est un phénomène global qui affecte la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Il pose la question cruciale de l'érosion de la biodiversité et de sa conservation. La diversité biologique est un patrimoine issu d'une longue histoire évolutive et il constitue un réservoir potentiel de ressources que les invasions menacent.

La biodiversité se définit selon Wilson (1997), comme " toute variation d'origine héréditaire à tout niveau d'organisation, depuis les gènes à l'intérieur d'une seule population ou espèce locale, jusqu'aux espèces composant tout ou partie d'une communauté locale et finalement jusqu'aux communautés elles-mêmes qui composent les parties vivantes des multiples écosystèmes de la planète ". On peut distinguer 5 niveaux d'expression : le gène, la population, l'espèce, la communauté et l'écosystème. La biodiversité apparaît encore mal connue, même au niveau spécifique, le nombre d'espèces vivantes est largement débattu et inconnue (May 1988, Stork 1988, Wilson 1992). En outre, elle n'est pas répartie de façon identique à la surface de la planète, il existe un gradient latitudinal, dont l'origine n'est pas élucidée (Rohdes 1992, 1998, Gaston et Williams 1996, Gaston *et al.* 1998). Ainsi, plus de 50 % de la biodiversité mondiale se trouve concentrée dans les forêts de la zone tropicale, alors qu'elles ne couvrent pas plus de 7 % de la surface des terres émergées (Lovejoy 1997). De même 20 % de la flore et une proportion supérieure d'animaux seraient concentrées dans 0,5 % de la surface terrestre (Myers 1997). Aujourd'hui, ces zones et le patrimoine qu'elles hébergent sont menacées par l'accroissement des échanges qui augmentent considérablement le rythme des invasions.

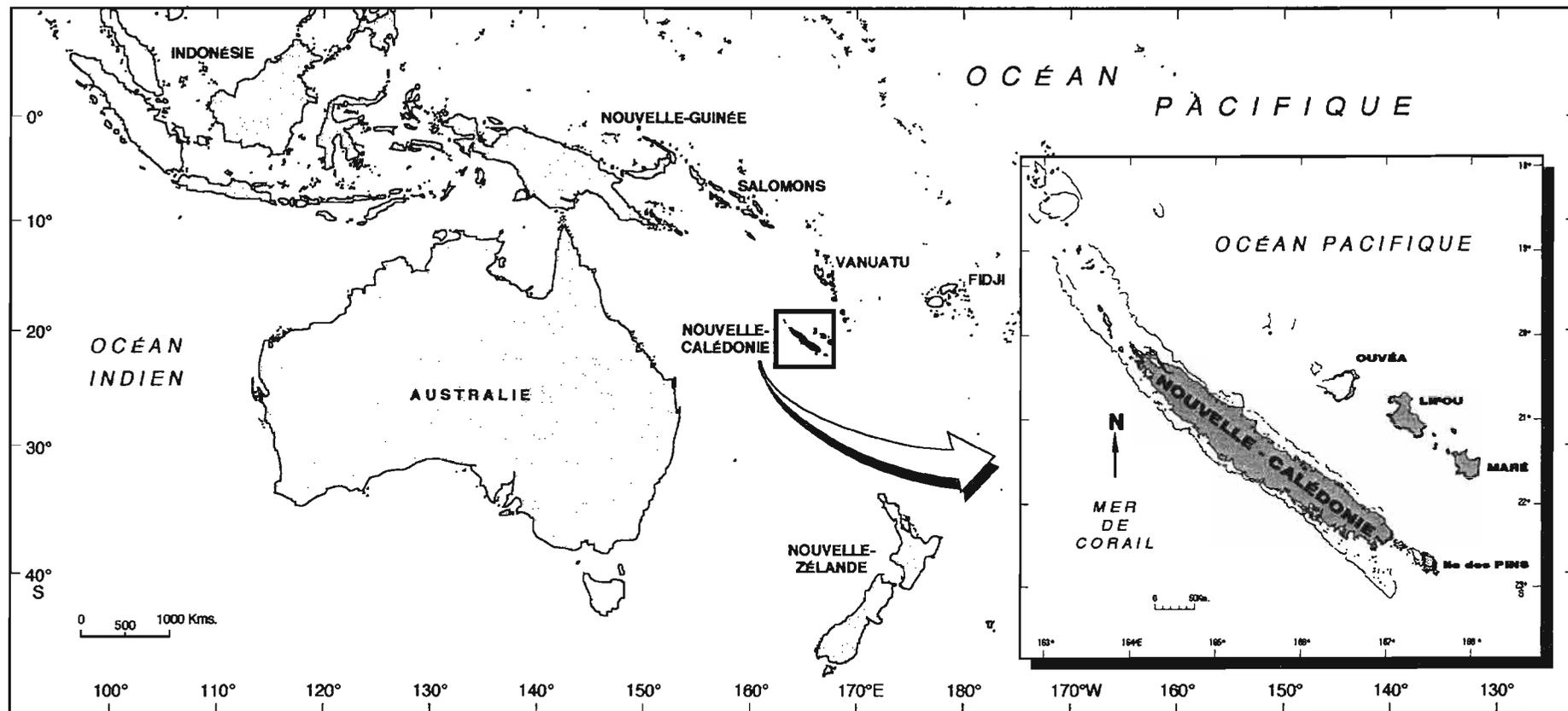
L'invasion se solde souvent par un désastre au plan conservation de la biodiversité, lorsqu'elle entraîne l'extinction d'espèces indigènes, comme dans le cas de la faune des mollusques arboricoles d'Hawaii dont la moitié (parmi les 1000 espèces initiales) a déjà disparu notamment sous la pression de mollusques introduits (Cowie 1998), ou encore la disparition d'un troglodyte endémique (*Xenicus hyalli*), sur *Stephens island*, au large du Canada, dont les 22 exemplaires connus ont été tués par le chat (*Felix catus*) du gardien du phare de l'île (Lodge 1993). Au niveau des communautés, l'invasion ne se solde pas uniquement par la modification de la composition (ajout ou disparition d'espèces), elle affecte la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Cox 1983, Vitousek *et al.* 1987).

L'altération de ces deux dimensions peut, à terme, mettre en péril les processus globaux et l'équilibre de la biosphère (Bond 1994, Schulze et Mooney 1994). Vitousek *et al.* (1996) considèrent même que les invasions biologiques sont responsables d'un changement global de l'environnement qui est aussi significatif que le changement global résultant de la pollution de l'air, des sols et de l'eau. En outre, le changement global du climat sous l'influence des activités humaines apparaît aujourd'hui comme un facteur favorable à l'expansion des espèces introduites (Dukes et Mooney 1999). D'une manière générale, les processus induits par l'invasion semblent accentués par la destruction de l'environnement et l'utilisation croissante des terres sous la pression démographique humaine (Brown 1989).

De nouvelles menaces d'invasions pèsent sur les écosystèmes, avec la dispersion par l'Homme d'organismes génétiquement modifiés (OGM). Leur propagation et les interactions susceptibles d'être mise en jeu sont totalement incontrôlables et pourraient engendrer une érosion accrue de la biodiversité planétaire (Kareiva *et al.* 1996, Williamson 1996).

Enfin, les problématiques de conservation de la biodiversité peuvent conduire à des situations paradoxales où une espèce menacée, implantée dans de nouveaux biotopes en vue de sa sauvegarde, se comporte comme un envahisseur, remettant en cause l'intégrité de l'écosystème dans lequel on l'a implanté. C'est ce qui est observé par Conant *et al.* (1992) à Hawaii, avec la création d'une métapopulation d'envahisseurs menacés d'extinction (le pinson de Layzan, *Telespiza cantans*), pour laquelle il y a non seulement une divergence rapide d'avec la population souche (tant génétique, morphologique que comportementale), du fait de la faible taille de l'inoculum, mais aussi un changement de la dynamique de l'écosystème d'introduction en raison du déclin important de l'herbe dominante (*Eragrostis variabilis*), du fait de la prédation exercée par les pinsons sur les graines.

Cependant, comme le souligne Lugo (1992) et Lodge (1993), on ne peut juger une espèce à partir de son seul statut de native ou d'introduite, avec l'idée que toutes les introduites sont nuisibles et qu'il faut les éradiquer. En effet, il est illusoire de penser qu'on peut maintenir une biosphère dans un état originel. On ne peut conserver à tout prix, le flot des envahisseurs ne pouvant être totalement endigué. Les transports modernes ont détruit



**Figure 9 :** Situation géographique de l'archipel de Nouvelle-Calédonie

les barrières géographiques naturelles, même si on tente, avec plus ou moins de succès, de les remplacer par des conventions sur les échanges internationaux et par le renforcement des contrôles sanitaires aux frontières. L'homme est responsable de nouvelles combinaisons d'espèces qui formeront les forêts et les écosystèmes du futur. Il est nécessaire de trouver un équilibre entre vie sauvage et intérêts humains, pour à terme gérer tous les écosystèmes, y compris ceux perturbés par l'Homme (puisque les espèces introduites sont souvent les seules capables de coloniser des milieux très dégradés).

Dans cette perspective, le problème plus classique des introductions à des fins de lutte biologique se trouve également posé : seuls les organismes, dont l'innocuité aura été reconnue ou ceux dont le bénéfice attendu est supérieur aux risques de modifications des écosystèmes, devraient être diffusés (Simberloff et Stiling 1996, Williamson 1996).

Mais, pour tout cela, encore faut-il disposer d'éléments de diagnostic pour distinguer ce qui peut être préservé. L'abondance des espèces introduites est le signe de changements fondamentaux de l'environnement. Une attention doit leur être portée pour comprendre les conditions de leur succès, et aborder les processus dynamiques de la biodiversité afin de mieux comprendre et de gérer les écosystèmes. Les habitats insulaires, par leur caractère confiné, peuvent tenir une place importante dans la recherche de ces éléments.

### III. Les particularités de la Nouvelle-Calédonie

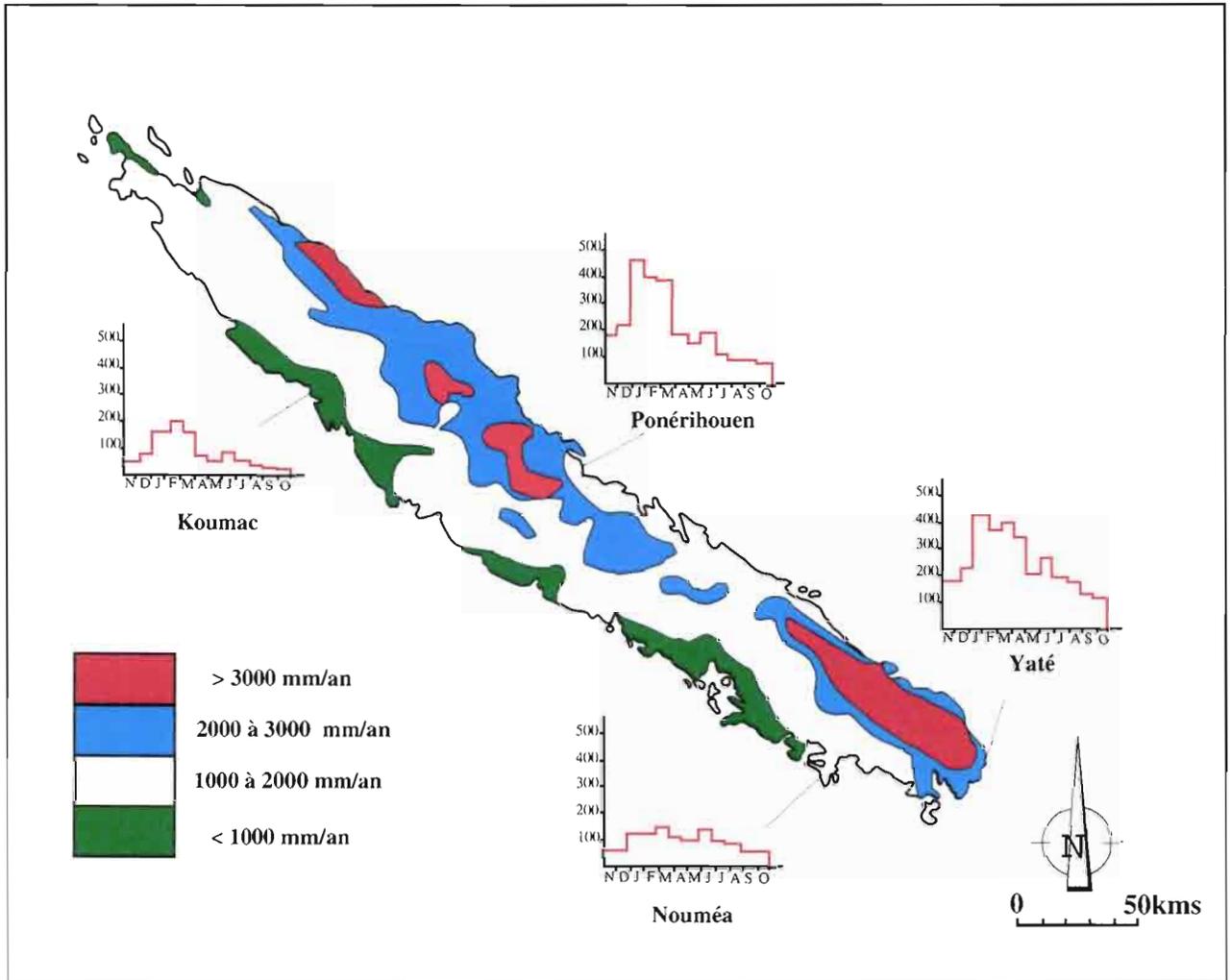
*“ The very name of the place meant, and still means, “alien ” and “distant ” to me ”  
E. O. Wilson 1994*

#### A. **Présentation générale**

##### 1. **Géographie physique**

L'archipel de Nouvelle-Calédonie est situé dans le Pacifique austral, à la limite méridionale de la zone intertropicale (Figure 9). Il s'étend entre 18° et 23° de latitude Sud et 158° et 172° de longitude Est, à environ 1500 km de la côte australienne et à 1000 km du nord de la Nouvelle-Zélande. Il couvre une surface émergée de 19100 km<sup>2</sup> (2 fois la surface de la Corse). Il comprend une île principale (la “ Grande-Terre ”, 16890 km<sup>2</sup>), les îles Loyauté (Lifou, Maré, Ouvéa, et Tiga, 1970 km<sup>2</sup>), l'île des Pins (152 km<sup>2</sup>), les îles Belep, des îlots et récifs coralliens inhabités (Huon, les Surprise, les Chesterfield, Walpole), et des îlots volcaniques (Hunter et Mathew). La Zone Économique Exclusive associée à l'archipel couvre une surface de 1 400 000 km<sup>2</sup>.

La Grande-Terre est partagée par une chaîne montagneuse centrale qui suit l'orientation générale de l'île (nord-ouest / sud-est). L'altitude dépasse rarement 1500 m, culminant au Mont Panié (1628 m) au nord et au Mont Humbolt (1618 m) au sud. Le



**Figure 10** : Répartition des précipitations sur la Grande Terre (modifié d'après Danloux 1983)

versant oriental est le plus abrupt avec une étroite bande côtière alors que le versant occidental offre de plus larges plaines. La Grande-Terre est entourée par un récif barrière, qui délimite un lagon d'environ 8000 km<sup>2</sup>, d'une profondeur maximale de 40 m. L'île des Pins et les Belep sont des structures parentes de la Grande-Terre, tandis que les Loyauté sont un groupe d'îles plates calcaires, issues d'atolls coralliens soulevés.

## 2. Contexte climatique

Du fait de son isolement géographique et de sa situation dans le courant des alizés, la Nouvelle-Calédonie présente un climat plutôt tempéré pour une région tropicale (climat dit " tropical océanique ").

On ne peut distinguer de véritables saisons sèches ou humides. Les précipitations sont très irrégulières d'une année à l'autre, variant en fonction du nombre et de l'amplitude des dépressions tropicales et des cyclones (Anonyme 1981a; Blaize et Lacoste 1995). Néanmoins, on distingue empiriquement 2 saisons, séparées par 2 intersaisons, qui traduisent localement le jeu des fluctuations annuelles de la ceinture anticyclonique subtropicale (au sud) et de la zone de convergence intertropicale ou ZCIT (au nord).

La période de mi-novembre à mi-avril correspond à une saison chaude et humide, dite saison des cyclones (le territoire est uniquement soumis à l'activité de la ZCIT); une saison de transition lui succède, de mi-avril à mi-mai, pendant laquelle la température et la pluviosité diminuent (l'activité de la ZCIT décroît). De mi-mai à mi-septembre, c'est la saison fraîche : les températures sont minimales et la pluviosité peut être abondante (la ZCIT n'affecte plus le territoire, qui subit alors des perturbations d'origine polaire). À partir de mi-septembre, on observe une nouvelle période de transition, appelée saison sèche, au cours de laquelle les pluies sont minimales, les températures augmentent, et l'alizé souffle quasiment en permanence (l'archipel est sous l'influence de la ceinture anticyclonique subtropicale, qui le protège des perturbations polaires).

La pluviométrie moyenne annuelle est de 1700 mm, mais l'orientation générale de l'île, le relief et le régime prédominant des vents (est, nord-est et sud-est) sont à l'origine d'une forte dissymétrie : la côte Est (au vent) est plus arrosée que la côte Ouest (sous le vent). Les valeurs observées varient de moins de 1000 mm par an pour certains secteurs de la côte Ouest, à plus de 4000 mm par an dans le sud-est de la Grande-Terre et au voisinage des plus hauts sommets (Figure 10). L'hygrométrie moyenne annuelle oscille entre 75 et 80 % avec un maximum pendant la saison des cyclones (80-90 %) et un minimum en octobre, novembre (50-70 %).

La température moyenne annuelle est voisine de 23°C. Les maxima en saison chaude dépassent 32°C et les minima journaliers sont de l'ordre de 15°C en saison fraîche. L'effet de latitude est faible : 2°C sur la côte Ouest et 1°C sur la côte Est. En altitude, le gradient thermique atteint 0,5°C par 100 m en saison fraîche et 0,8°C par 100 m en saison chaude (pour la couche des 400/600 m). L'insolation annuelle est d'environ 2500 heures,

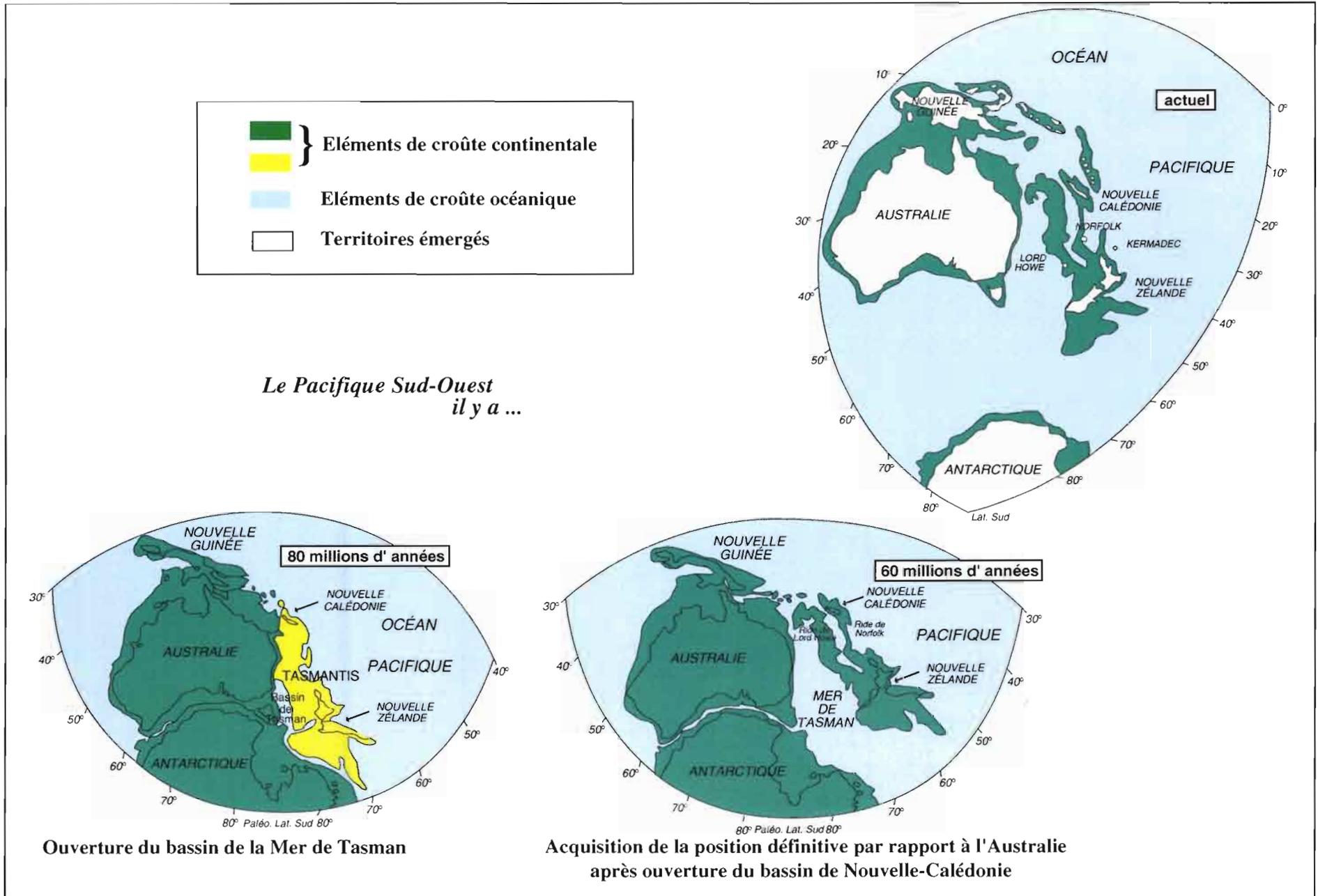


Figure 11 : Principales étapes tectoniques de la mise en place de la Nouvelle-Calédonie (modifié d'après Griffiths 1971 et Stevens 1985)

avec un ensoleillement maximal d'octobre à décembre et minimum en juin (Anonyme 1981b, Blaize et Lacoste 1995).

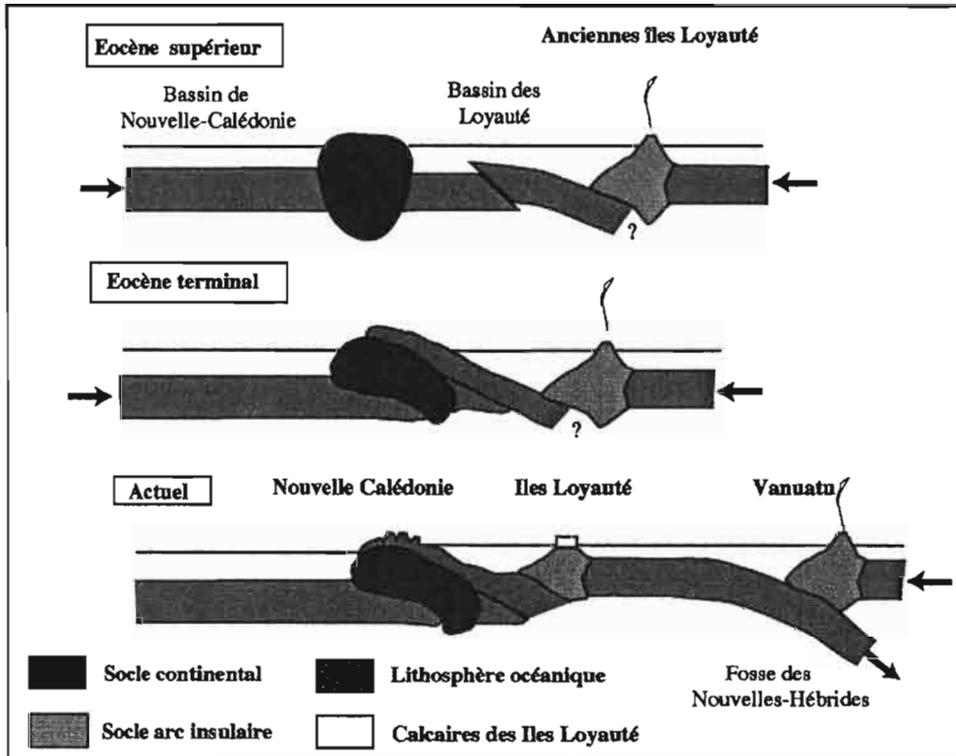
### 3. Histoire géologique : mise en place de l'archipel

A l'extrémité sud de l'arc mélanésien interne, la " Grande-Terre " est l'une des plus anciennes et des plus grandes terres émergées du Pacifique Tropical (450 km de long, 50 km de large). À partir des travaux de Paris (1981a, 1981b), Récy et Dupont (1982), Cabioch (1988), Roux (1991) et Monzier (1993), on peut retracer les grands traits de son histoire géologique.

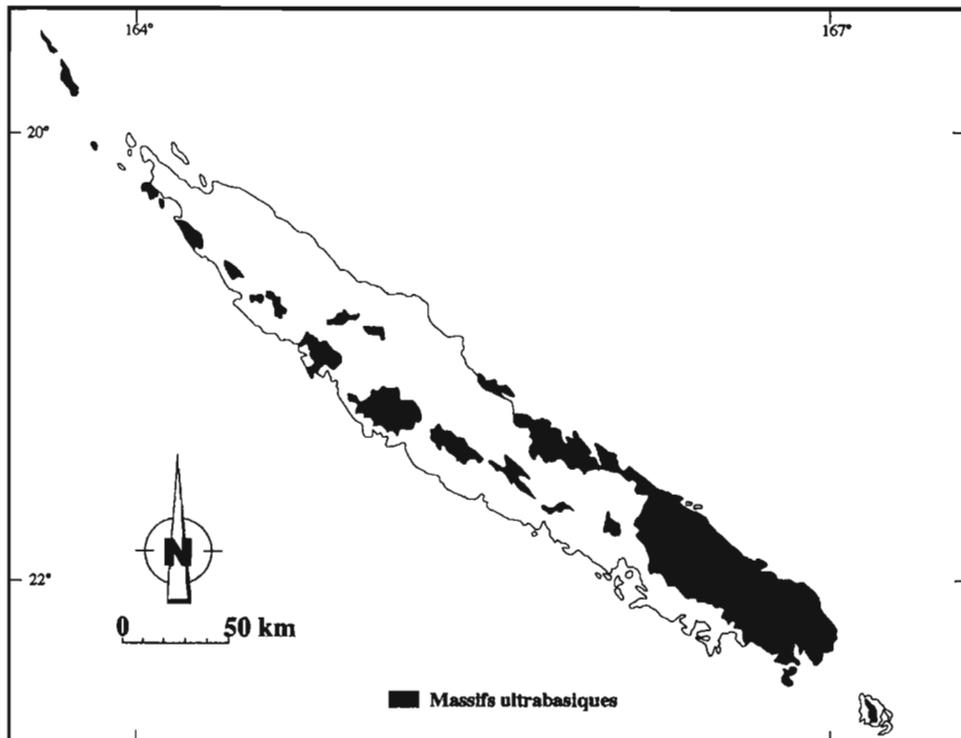
L'édification de l'archipel a commencé avant le Permien (noyau axial de la chaîne centrale). Entre la base du Permien (280 M.A.) et celle du Crétacé (80 M.A.), la Grande-Terre appartient à une marge continentale active du Gondwana, sans doute située au nord-est de l'actuel Queensland. Au Crétacé supérieur (vers 80 M.A.), alors que le Gondwana se fragmente, on assiste à l'ouverture de la mer de Tasman, qui se poursuit jusqu'au Paléocène (vers 60 M.A.). L'Australie se sépare de la ride de Norfolk, structure continentale portant la Nouvelle-Zélande, la Nouvelle-Calédonie, le plateau de Campbell, les îles Chatham et la ride de Lord Howe. Dans le même temps (entre 70 et 60 M.A.), s'ouvre le bassin de Nouvelle-Calédonie qui isole la ride de Lord Howe de celle de Norfolk. Dès lors, le socle néo-calédonien occupe une position définitive par rapport à la bordure Est de l'Australie (Figure 11).

Au cours de l'Eocène inférieur et moyen (entre 58 et 45 M.A.), le bassin des Loyauté se met en place. A l'Eocène moyen et supérieur, le socle néo-calédonien connaît une surrection partielle en liaison avec une grande activité tectonique (apogée de l'orogénèse alpine). A l'Eocène supérieur, le bâti néo-calédonien subit le charriage du nord-est vers le sud-ouest d'un lambeau de lithosphère océanique, en concordance avec le bassin des Loyauté (Figure 12). Commencé sous l'eau (il y a 39 M.A.), ce phénomène d'obduction est lent : il s'achève dans le sud du territoire vers 37 M.A. La majeure partie de la Grande-Terre est alors recouverte d'une couche de péridotites d'environ 2000 m d'épaisseur. Pendant la même période, le nord-est de l'île est affecté par un métamorphisme haute pression.

L'émergence du bâti amorcée à l'Eocène se généralise au cours de l'Oligocène (37 à 23 M.A.). Cette phase de tectonique active favorise les déformations et la fracturation du socle ainsi que le remaniement de la nappe ophiolitique. Au Miocène inférieur (22 M.A.), une transgression marine partielle interrompt ce processus. La surrection reprend au Miocène supérieur et se poursuit jusqu'à la fin du Pliocène. Depuis le Pléistocène (1,8 M.A.), on observe un mouvement général de subsidence du socle (226 m d'amplitude), qui permet le développement d'un récif barrière par compensation de l'enfoncement. Cette construction récifale a connu plusieurs interruptions à l'occasion des différents épisodes



**Figure 12** : Schéma de mise en place des péridotites (modifié de Dupont 1989)



**Figure 13** : Surface actuelle couverte par les massifs ultrabasiques

glaciaires. Depuis la dernière glaciation (18000 ans), le niveau marin n'a cessé de remonter en Nouvelle-Calédonie (plus de 120 m), avec un optimum supérieur de 1,3 m par rapport à l'actuel, atteint voici 5500 ans. Le Pléistocène et l'Holocène sont également marqués par une forte activité tectonique, liée au basculement du sud de la Grande-Terre. Ce dernier est la conséquence du bombement de la plaque australienne avant sa subduction au niveau de la fosse des Nouvelles-Hébrides.

Le groupe des Belep et l'île des Pins sont des prolongements structuraux de la Grande-Terre isolés par l'eustatisme. Les îles Loyauté et Walpole correspondent aux vestiges d'une chaîne de volcans dont l'activité s'est arrêtée au Miocène supérieur lors de la mise en place de la subduction des Nouvelles-Hébrides (9 à 10 M.A.). Ces volcans semblent portés par une ride plus ancienne, correspondant à un volcanisme de fracture. Après l'arrêt du volcanisme, une période de subsidence a permis le développement de récifs coralliens jusqu'au Pléistocène inférieur. Depuis cette époque, l'activité tectonique de la zone de subduction des Nouvelles-Hébrides est à l'origine de l'émersion et du basculement du groupe des Loyauté. Ces mouvements sont contemporains des variations eustatiques glaciaires et expliquent l'érosion karstique, responsable de la géomorphologie de l'archipel Loyaltien.

La période plio-quadernaire explique la géomorphologie actuelle du territoire, en particulier le creusement des vallées et la répartition des altérites ultrabasiqes (péridotites et serpentines), où sont concentrés les gisements de nickel, et qui, en raison de l'érosion, ne couvrent plus que le tiers de la Grande-Terre (Figure 13).

La variété des substrats géologiques et des conditions de pédogenèse rencontrées induit une grande diversité physico-chimique et minéralogique des sols. Tous les stades d'altération minérale en milieu tropical sont observés, depuis les sols minéraux bruts jusqu'à la ferritisation absolue (avec uniquement des oxydes et hydroxydes de fer). Huit des douze classes de sols de la classification française sont d'ailleurs représentés : sols peu évolués, vertisols, sols calcimagnésiques, sols brunifiés tropicaux, sols podzolisés, sols fersialitiques désaturés, sols ferralitiques fortement désaturés et sols hydromorphes (Latham 1981).

## **B. Les milieux naturels de la Nouvelle-Calédonie**

L'histoire géologique explique l'originalité et la diversité de la flore et de la faune. L'origine gondwanienne, le long isolement de toute masse continentale, le compartimentage des milieux par le relief et l'originalité des substrats édaphiques (en particulier ceux issus de la couverture ultrabasiqie) ont permis le maintien d'un fond biologique primitif (paléoendémisme) ainsi que la sélection de formes plus récentes (néoendémisme).

## 1. La Flore

“ Chaque jour, ils\* découvraient de nouvelles espèces végétales ”

\*Foster père et fils, botanistes de l'expédition

James Cook, 1774 in Pisier (1974)

### a) Présentation générale

C'est d'abord la grande richesse et l'originalité de la flore néo-calédonienne qui ont fasciné les naturalistes. Alors que son inventaire est inachevé, on recense actuellement 3344 espèces natives de plantes vasculaires, avec un taux d'endémisme supérieur à 76 %. Cette flore se répartit en 863 genres, dont 110 endémiques, et 191 familles, dont 5 endémiques (Jaffré *et al.* 1994, Morat *et al.* 1995).

À partir des travaux de Jaffré (1993), Jaffré *et al.* (1994), Morat *et al.* (1995), on peut en dégager les caractères singuliers :

⇒ L'ancienneté du fond floristique, qui s'exprime par l'abondance de Gymnospermes et d'Angiospermes primitives (Amborellacées, Balanopacées, Paracryphiacées, Sphénostémonacées, Triméniacées, Wintéracées), mais aussi par la présence de Ptéridophytes primitives notamment les Gleichéniacées (*Tmesipteris sp.* et *Stromatopteris sp.*) ou encore les Cyateacées (*Cyathea sp.* et *Dicksonia sp.*), remarquables par leur gigantisme (jusqu'à 30 m pour *C. novacaledoniae*)

⇒ La sur-représentation de certains groupes jeunes, qui témoigne d'une spéciation active récente (*Pittosporum sp.*, *Phyllanthus sp.*, *Psychotria sp.*, *Pancheria sp.*...)

⇒ La place prépondérante inhabituelle de certaines familles pantropicales (Myrtacées, Cunoniacées et Protéacées), la faible représentation d'autres familles (Composées, Campanulacées, Ericacées, Labiées, Mélastomacées, Scrophulariacées, Tiliacées), et l'absence de certaines (Balsaminacées, Bégoniacées, Marantacées, Zingibéracées...)

Cette richesse floristique est inégalement répartie dans l'archipel : la plupart des espèces proviennent de la Grande Terre, en particulier de sa partie ultrabasique (Sud et massifs ultrabasiques isolés de l'Ouest) et des massifs micaschisteux du Nord-Est. On recense 1844 espèces sur l'ultrabasique, dont près de 1200 sont inféodées à ce type de substrat, ainsi que 9 familles (dont 2 endémiques). La contribution du domaine ultrabasique (ou ultramafique) à la flore est donc importante puisque ce domaine représente moins du tiers de la surface de la Grande Terre. Dans le même temps, 1300 espèces se trouvent confinées aux autres substrats édaphiques (Jaffré *et al.* 1987, Morat *et al.* 1995). L'isolement et l'existence de sols ultrabasiques, très pauvres en éléments majeurs (N, P, K et Ca) mais enrichis en Mg et Fe et en métaux lourds toxiques (Ni, Mn, Co), ont agi comme de puissants agents de sélection pour la flore. Les végétaux à faible amplitude écologique ont

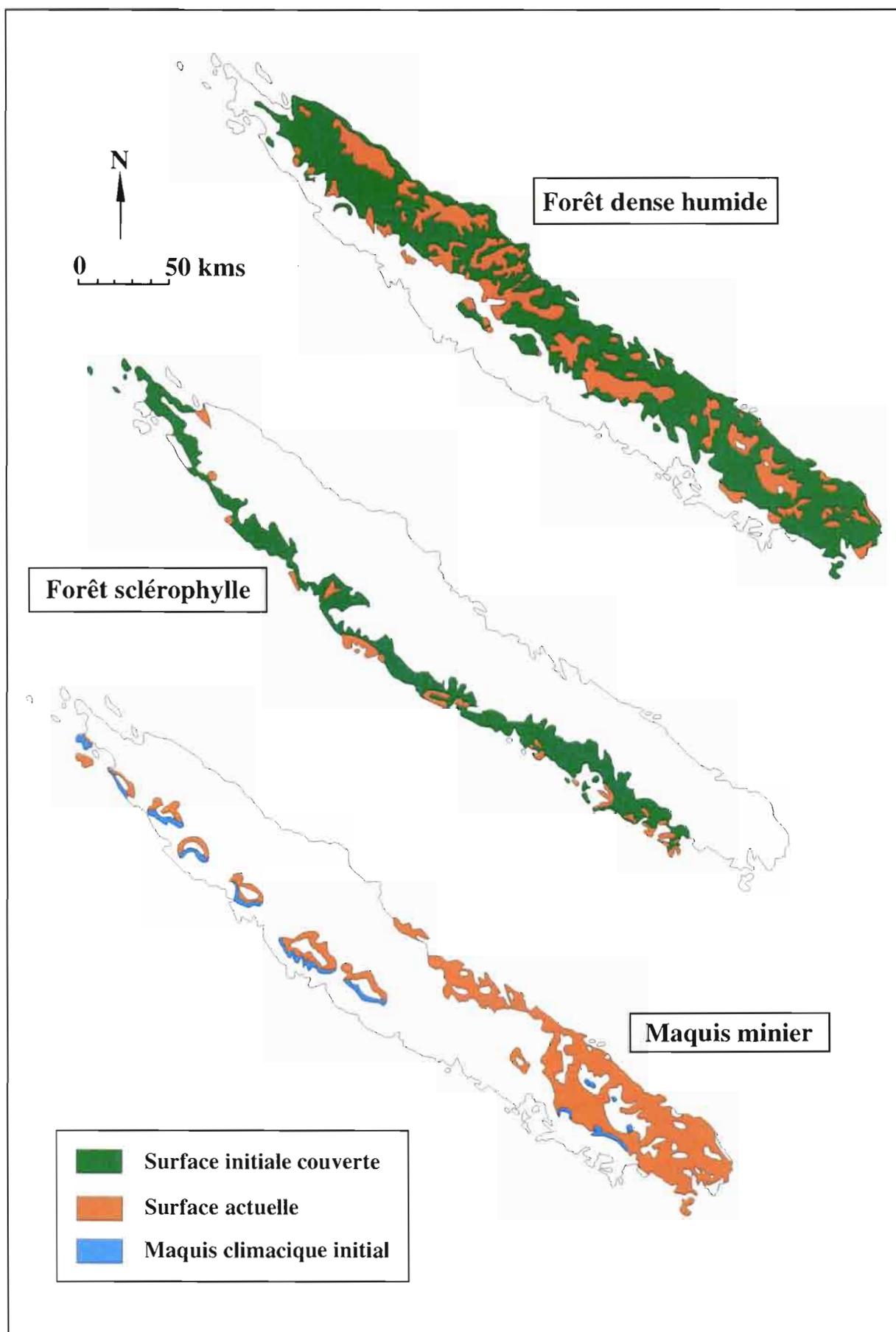
disparu et la spéciation par radiation adaptative a été facilitée. En outre, les conditions particulières de l'ultrabasique ont joué un rôle de barrière pour l'installation d'espèces pantropicales dispersées par l'activité humaine.

b) *Les principales formations végétales*

- **La forêt sclérophylle** se rencontre toujours à une altitude inférieure à 300m, dans des secteurs où la pluviométrie n'excède pas 1100 mm par an et qui sont soumis de façon apériodique à des sécheresses sévères. Cet écosystème occupe des substrats sédimentaires variés (phtanites, grès, flyschs, calcaires) et peut s'observer sur basaltes ; des colluvions ultramafiques peuvent recouvrir le substrat sédimentaire sans nuire à son développement. Le caractère sclérophylle de cette formation est donc lié au seul déficit hydrique du milieu (Jaffré et Veillon 1994). Ce type de forêt comporte une strate arborescente lâche, dont la hauteur n'excède pas 15 m, avec un sous-bois dense, constitué d'une importante strate arbustive sans stratification où les lianes sont abondantes (18 % de la flore totale). Cette formation se caractérise par l'absence de gymnospermes et d'angiospermes primitives telles que les Palmae, Winteraceae, Epacridaceae ou Fagaceae (Jaffré *et al.* 1993, 1994). Certains arbres de la strate dominante perdent simultanément leurs feuilles en période sèche, ce qui lui confère un caractère de forêt semi-décidue de basse altitude. Ce type de forêt appartient aux forêts sempervirentes saisonnières tropicales et subtropicales de la classification UNESCO (1973 in Jaffré et Veillon 1991). On y compte 409 espèces de phanérogames et de ptéridophytes réparties en 246 genres et 91 familles. Le taux d'endémisme atteint 56,3 %.

Sous la pression des feux de brousse, du pâturage et des défrichements, cette formation n'occupe plus aujourd'hui qu'une surface de 350 km<sup>2</sup> (1,8 % du territoire), sous forme de fragments reliques isolés, plus ou moins dégradés. Avant l'arrivée de l'homme, elle recouvrait la majorité des plaines de la côte Ouest, sur plus de 4000 km<sup>2</sup> (Figure 14). En raison de la faible superficie couverte (3 % de la surface initiale), cette formation apparaît appauvrie floristiquement par rapport à la forêt dense humide et au maquis minier : sa contribution à la flore autochtone du territoire n'atteint pas 13 % du total. A l'image des autres formations sclérophylles tropicales de la planète, reconnues comme les écosystèmes forestiers les plus menacées (Janzen 1988), la forêt sclérophylle est le milieu primaire néo-calédonien le plus menacé de disparition (Jaffré *et al.* 1993, Jaffré et Veillon 1994, Bouchet *et al.* 1995).

- **La forêt dense humide**, avec ses formes de transition, couvre près de 4000 km<sup>2</sup> (soit plus de 20 % du territoire). Répartie surtout au-dessus de 300 m d'altitude, elle est peu représentée sur la côte Ouest, à l'exception des pentes de quelques massifs (Koghis, Mt Mou, Mé Maoya). Cette formation peut être considérée comme un ensemble, malgré des différences de composition floristique liées à la nature du substrat édaphique (sédimentaire, métamorphique ou ultramafique) et à l'altitude (Jaffré *et al.*



**Figure 14** : Evolution des surfaces couvertes par les principales formations végétales en Nouvelle-Calédonie (modifié de Jaffré et Veillon 1994)

1994, Jaffré et Veillon 1990, 1994, 1995). Elle appartient à la catégorie des forêts sempervirentes tropicales et subtropicales définie par l'UNESCO (1973 in Jaffré *et al.* 1993).

Il s'agit de la formation néo-calédonienne la plus diversifiée, avec 2011 espèces vasculaires, réparties en 132 familles. Parmi elles, 1659 sont endémiques (soit 82,4 %). Cette formation abrite 58 % des espèces de la flore autochtone (Jaffré *et al.* 1994, Jaffré et Veillon 1994). La strate arborée culmine à 40 m, voire 60 m pour les *Araucaria* qui surciment la canopée.

Un trait remarquable de cette végétation est l'abondance des groupes primitifs de gymnospermes et d'angiospermes, notamment les palmiers avec 44 espèces recensées (Pintaud comm. pers). Les épiphytes y sont nombreuses (188 espèces) alors que les lianes ne représentent que 7,9 % de la flore. Sur une parcelle de 1,25 ha de forêt dense humide sur roches ultrabasiques, 131 espèces d'arbres (avec un diamètre supérieur à 10 cm) ont été recensées, soit autant que sur des parcelles de même taille en Amazonie (Morat *et al.* 1995).

Cette formation constitue donc un réservoir exceptionnel de biodiversité, compte tenu de la faible surface de l'archipel. Pourtant, 3 à 5 % de sa surface ont été coupés au cours des 20 dernières années (Morat *et al.* 1995). Selon Jaffré et Veillon (1994), une exploitation forestière mesurée et sélective ne menace pas à elle seule l'existence de ces forêts. En revanche, on observe une régression constante de cette formation du fait de dégradations injustifiables, parmi lesquelles la répétition d'incendies incontrôlés qui rognent ses marges (Figure 14). Cela explique qu'à basse et moyenne altitudes la forêt dense humide se réduise à des reliques toujours situées sur des versants abrités des alizés, sur les flancs et les fonds de vallées encaissées (Jaffré *et al.* 1997).

- ***Le maquis minier*** couvre environ 4500 km<sup>2</sup> (soit plus de 25 % de la Grande-Terre et 80 % des affleurements ultrabasiques). Il s'agit d'une formation spécialisée liée au facteur édaphique : on y trouve toutes les formations sur péridotites et serpentines qui n'appartiennent pas à la forêt dense humide ou aux forêts rivulaires. Le maquis se rencontre depuis le littoral jusqu'aux plus hauts sommets (Mont Humbolt), sur les deux versants de la Grande-Terre et même sur certains îlots du lagon. Cette répartition est indépendante des facteurs climatiques (pluviométrie annuelle de 800 à 4000 mm : Jaffré et Veillon 1994). Cette formation regroupe un ensemble diversifié de groupements sclérophylles, héliophiles, sempervirents. Ils peuvent être arbustifs, plus ou moins buissonnants, voire ligno-herbacés à strate cypéracéenne dense. La hauteur de la strate arbustive varie de 50 cm à 6-8 m ; elle est localement surcimée de plus de 10 m par une strate lâche d'*Araucaria sp.*, d'*Agathis sp.*, de *Gymnostoma sp.* ou d'*Arillastrum sp.* (Morat *et al.* 1986). Avec 1142 espèces recensées, cette flore apparaît moins riche que celle de la forêt dense humide sur ultrabasique, malgré un degré d'originalité équivalent (l'endémisme atteint 89,1 % pour les espèces et 18,2 % pour les genres). Néanmoins, la flore des maquis

minier contribue grandement à la richesse de la flore néo-calédonienne, avec près de 35 % des espèces et 36 % des genres de la flore autochtone (Jaffré *et al.* 1994).

La croissance des espèces y est lente. La pauvreté des sols est la principale cause de ce faible dynamisme. Elle explique aussi la remarquable stabilité floristique et structurale de cette formation. Les conditions où se développent les maquis permettent une certaine résistance aux invasions : en l'absence de perturbation, on ne connaît pas d'exemple d'envahissement durable par des espèces introduites grégaires, à l'exception de l'introduction volontaire récente de *Pinus caribaea* (Morat *et al.* 1986, Mac Kee 1994, Lemire Pêcheux 1996).

A l'origine, le maquis minier se rencontrait là où les conditions écologiques étaient défavorables à l'établissement de la forêt (crêtes rocheuses d'altitude, bas versants secs et hypermagnésiens...). Mais la surface occupée par le maquis s'accroît depuis plusieurs décennies en raison des incendies répétés et de l'activité minière (Figure 14). D'une manière générale, ces maquis apparaissent comme des formations secondaires, appauvries par rapport à la flore forestière initiale, mais qui possèdent cependant des éléments floristiques très originaux car pré-adaptés aux conditions ultrabasiques (Jaffré *et al.* 1997).

- **Les formations transformées** : Il s'agit de formations secondaires très appauvries par rapport à la flore forestière initiale, exclusivement rencontrées entre 0 et 700 m d'altitude en dehors des substrats ultrabasiques. Cette catégorie regroupe les savanes, les fourrés et les maquis sur roches acides. Ces formations dominent le paysage des plaines et couvrent actuellement 6500 km<sup>2</sup>. On estime qu'elles résultent pour l'essentiel de l'activité humaine, principalement des feux de brousse. De ce fait, leur superficie est en continuelle expansion (Jaffré *et al.* 1997).

Principale formation de cette catégorie, la savane est une formation ouverte, avec une strate herbacée continue, parsemée d'arbres ou d'arbustes. On y recense 129 espèces, dont 8 seulement sont endémiques. La strate arborée est dominée le plus souvent par une Myrtacée indigène, le niaouli, *Melaleuca quinquenervia*. La strate arbustive est presque absente alors que la strate herbacée est assez diversifiée (plus de 100 espèces) et dominée le plus souvent par un mélange de graminées. On peut observer localement un embroussaillage, qui transforme la savane en fourré arbustif monospécifique dominé le plus souvent par des plantes introduites : faux mimosa, goyavier, sensitive géante... mais parfois par une essence native, le gaïac *Acacia spirorbis* (Jaffré *et al.* 1994, Morat *et al.* 1995).

Enfin, on distingue 3 autres formations végétales qui ne couvrent que des surfaces restreintes (Jaffré *et al.* 1994) : les mangroves (formation forestière basse, regroupant une vingtaine d'espèces à répartition indo-pacifique et couvrant près de 200 km<sup>2</sup>), les formations des plages et arrières plages (ensemble hétérogène de formations psammophiles ou

saxicoles, soumis aux embruns, regroupant 180 espèces de phanérogames) et les forêts marécageuses et rivulaires, très localisées.

## 2. La Faune

### a) Présentation générale

Les données disponibles concernant la faune sont beaucoup moins abondantes que celles disponibles pour la flore : on recense un millier de travaux sur la systématique, l'écologie et la biogéographie de la faune terrestre de Nouvelle-Calédonie (Chazeau 1995). Moins de 5000 espèces sont décrites (Tableau 2), mais l'inventaire est très incomplet : une évaluation modérée de la faune totale conduit à un nombre d'espèces compris entre 15000 et 25000 espèces (Chazeau 1995). Si l'on se réfère à la méthode d'estimation de la richesse spécifique en insectes décrite par Gaston (1992), une estimation modérée du nombre d'espèces pourrait atteindre 40 000 espèces (cette évaluation s'appuie sur le nombre d'espèces de plantes, l'évaluation du ratio insecte/plante dans différentes régions tempérées, et la contribution globale des insectes à la faune mondiale).

L'intérêt de cette faune tient à son endémisme et au caractère archaïque de nombreux groupes. Ces traits correspondent à la spécificité de la flore qui la supporte. Les données paléontologiques et les révisions faunistiques s'accordent sur le même modèle : un fond faunistique très ancien, qui a évolué sur place, sur lequel sont venus se superposer des éléments modernes appartenant à des groupes mobiles, d'origines géographiques variées. La faune montre, pour les groupes les moins mobiles, des affinités avec la Nouvelle-Zélande, l'Afrique du Sud et le Sud de l'Amérique du Sud et, pour les groupes les plus mobiles, des affinités avec l'Australie et la région orientale (Chazeau 1993). Comme pour la flore, le domaine ultrabasique semble avoir joué un rôle de refuge pour la conservation de lignées primitives, favorisant la radiation ultérieure de certaines d'entre elles (Chazeau 1997).

- **La faune invertébrée** est la plus mal connue. On remarque que la dysharmonie est peu marquée au niveau supérieur, puisque seuls 3 embranchements ne sont pas représentés : les Cnidaires (en eau douce), les Tardigrades et les Onychophores. Chez les insectes, seuls quelques ordres sont absents : les Plécoptères, les Zoraptères, les Grilloblatodea, les Strepsiptères et les Mécoptères. Le taux d'endémisme varie de 100 % (Éphéméroptères, Coléoptères Pselaphidae, Trichoptères, Diptères Tabanidae...) à 38 % (Lépidoptères). Plus la capacité du groupe taxinomique à se disperser est faible, plus le taux d'endémisme est élevé, indiquant souvent un isolement ancien et l'absence d'une colonisation récente par des éléments extérieurs (Chazeau 1993). Pour les mollusques terrestres, l'endémisme atteint près de 85 % (Solem 1964). Les arachnides mygalomorphes sont endémiques à plus de 95 % (Raven 1991, 1994) ; ce taux est estimé à 65 % pour les araneomorphes (qui incluent cependant une famille endémique, les Bradystichidae), mais

**Tableau 2** : Nombre d'espèces inventoriées dans les principaux groupes taxinomiques de la faune terrestre néo-calédonienne, y compris les espèces introduites qui maintiennent des populations à l'état spontané dans la nature (modifié de Chazeau 1993)

Embranchements	Sous-Embranchements		Classes		Ordres	
<b>Invertébrés &lt; 5000</b>						
Spongiaires	5					
Plathelminthes	39					
Nemathelminthes	2					
Annélides	44					
Mollusques	213	Gasteropodes	210			
		Bivalves	3			
Arthropodes	> 4100	Chelicerates	>400	Arachnides	> 400	Acari 119
						Araneae > 300
						Scorpionida 6
						Autres 10
		Antennates	>3700	Crustacea	100	
				Myriapoda	88	
				Entognathes	51	
				<b>Insectes</b>	<b>&gt; 3500</b>	Coléoptères > 1500
						Diptères > 410
						Hymenoptères > 300
						Hemiptères > 350
						Lépidoptères 524
						Orthoptères 127
						Autres > 300
<b>Vertébrés 250</b>						
				Poissons	80	
				Amphibiens	1	
				Reptiles	54	
				Oiseaux	94	
				Mammifères	21	

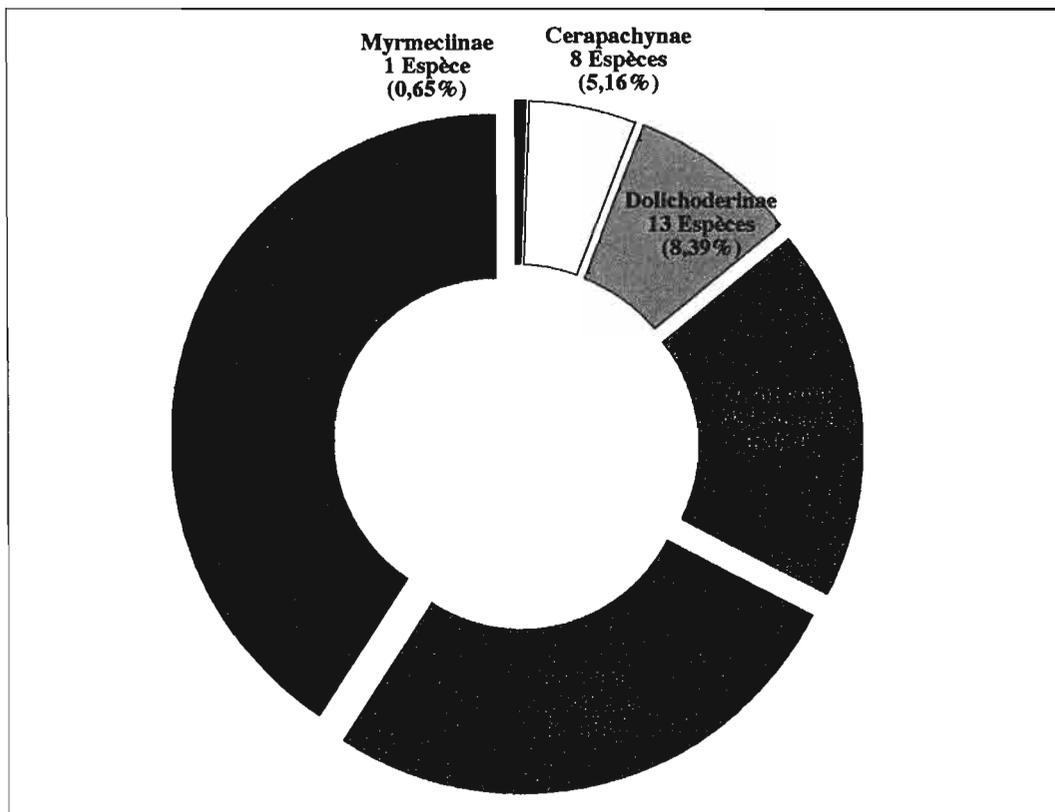
cet endémisme est largement sous-estimé du fait d'un grand nombre d'espèces non encore décrites (Platnick 1993). Certains groupes présentent des éléments très primitifs : le groupe des Lépidoptères Micropterygidae (Holloway 1979, 1993), les Phasmes Eurycanthinae (Nakata 1961), les Coléoptères Cupedidae (Nébois 1984 in Chazeau 1993), les Gryllidae Podoscirtinae (Ote *et al.* 1987 in Chazeau 1993). De plus, on trouve une importante radiation adaptative dans de nombreux groupes : Psocoptères Philotarsidae, Lépidoptères Micropterigydae, Mygalomorphes Barychelidae, Collembolles Neanuridae... (Thornton et Smithers 1974 in Chazeau 1993, Holloway 1993, Raven 1994, Deharveng comm. pers.). Pour les groupes diversifiés, on observe souvent un fort microendémisme, qui s'explique par la présence de substrats ultrabasiques ou par le compartimentage des milieux par le relief (Ward 1984, Chazeau 1997, Deharveng comm. pers.).

• **La faune vertébrée** est mieux inventoriée. Elle apparaît très disharmonique par rapport à celle de l'Australie : amphibiens et ophiidiens terrestres sont introduits, les seuls mammifères autochtones sont les chiroptères. La faune actuelle est relativement pauvre, avec moins de 215 espèces natives de Vertébrés.

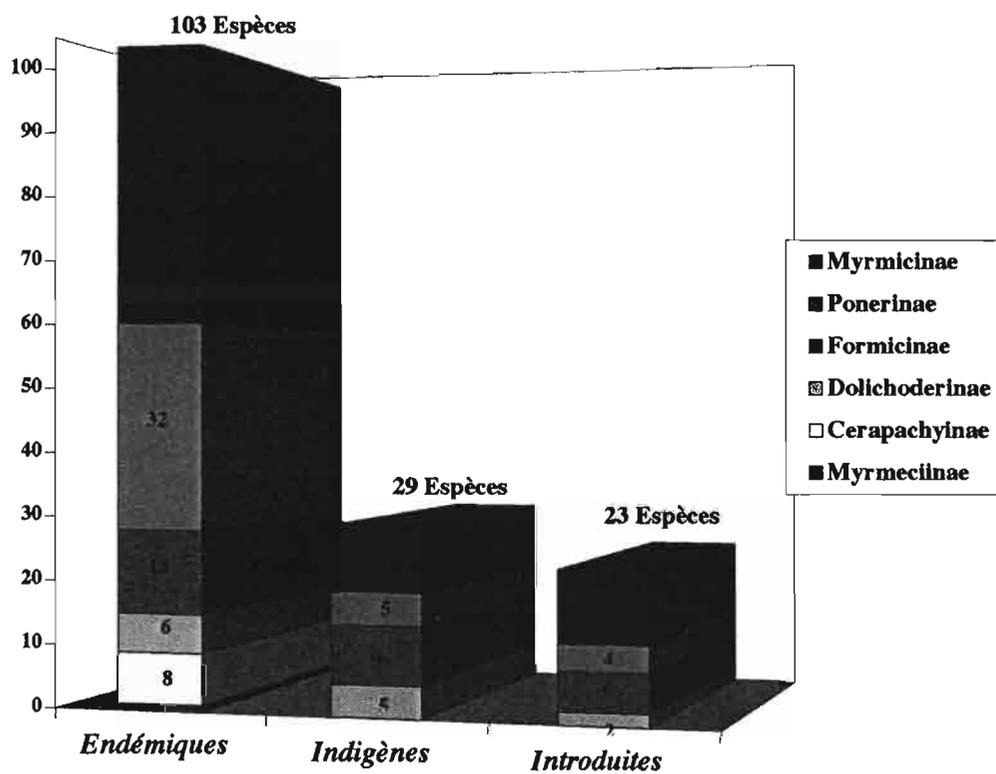
L'inventaire des poissons d'eau douce (en cours) constate une grande diversité : au moins 80 espèces (10 endémiques), réparties en 33 familles. Sept espèces introduites maintiennent des populations dans la nature. Mais, seulement un tiers des cours d'eau ont été prospectés et l'on ignore tout des zones au-dessus de 600 m (Marquet *et al.* 1997). Les eaux dulçaquicoles montrent des éléments reliques, témoins de la faune Gondwanienne : *Rhyacichthys guilberti* et *Nesogalaxias neocaledonicus*, qui appartiennent à 2 familles strictement d'eau douce (Rhyacichthidae et Galaxiidae), alors que les autres familles représentées sont à dominante marine. Le faible endémisme (12 %) est interprété comme la conséquence des événements tectoniques de l'Eocène, qui ont fortement affecté les cours d'eau (Séret et Dingerkus 1992, Marquet *et al.* 1997).

Pour les amphibiens, seule est présente la rainette *Litoria aurea*, a priori introduite par l'Homme au siècle dernier (Bauer et Vindum 1990). Paradoxe de la conservation, cette espèce est menacée dans son aire d'origine en Australie, alors qu'elle pullule ponctuellement en Nouvelle-Calédonie et que la prédation exercée sur la faune locale est considérée comme une menace (Gargominy 1993).

Par contre, la faune herpétologique terrestre actuelle est exceptionnellement riche. La Nouvelle-Calédonie est un centre majeur de radiation des Scincidae et des Geckonidae dans le Pacifique (Bauer 1988, Bauer et Sadlier 1993, Adler *et al.* 1995). Actuellement, 62 espèces sont décrites en 21 genres ; 12 genres et 54 espèces sont endémiques (Bauer et Sadlier 1993, Sadlier et Bauer 1997, Sadlier *et al.* 1997, 1998, 1999, Bauer *et al.* 1998). Enfin plusieurs espèces sont encore à décrire, notamment dans des espèces composites (*Bavayia cyclura*, *B. sauvagii*, *Caledoniscincus austrocalidonicus*), constituées en fait de plusieurs espèces apparentées cryptiques (Sadlier *et al.* 1998, Sadlier comm. pers., Jourdan *et al.* in press). Cette faune montre des éléments spectaculaires : on y trouve les plus grands



**Figure 15** : Contribution respective des différentes sous-familles de la myrmécofaune néo-calédonienne



**Figure 16** : Profil de la myrmécofaune néo-calédonienne

geckos avec le genre *Rhacodactylus* et de très grands lézards vrais (Scincidae) du genre *Phoboscincus*. Au moins 3 des 4 espèces de serpents terrestres répertoriés sont introduites (2 parmi les 3 espèces appartenant au genre *Typhlops* (Bauer et Devaney 1987) ainsi que le boa polynésien *Candoia bibroni*), il en va de même pour deux espèces de Geckonidae (*Hemidactylus frenatus* et *Lepidodactylus lugubris*) (Bauer et Sadlier 1993). Cet inventaire peut être complété par cinq espèces marines qui fréquentent la frange terrestre littorale : un Hydrophilidae et quatre tortues marines (Bauer et Vindum 1990).

L'avifaune compte 116 espèces établies ou rencontrées régulièrement en Nouvelle-Calédonie (Grande-Terre, îles Loyauté et lagon) : 94 sont strictement terrestres, dont 11 introduites et 20 endémiques (21,3 %). On observe 4 genres endémiques et 1 famille endémique monospécifique (Rhynochetidae). L'endémisme est sans doute plus important, si on considère que 45 espèces sont décrites comme des variétés propres à la Nouvelle-Calédonie. Si on comptabilise les espèces maintenues en captivité ou en semi-liberté, le total atteint près de 150 espèces (Sirgouant comm. pers.). Enfin, 30 espèces sont répertoriées comme accidentelles ou ne se rencontrent que sur des îlots isolés (Walpole, îles Chesterfield et îles Surprises). La faible proportion des passeriformes (à peine 1/3 du total) est la caractéristique la plus remarquable de cette avifaune (Delacour 1966, Hannecart et Letocart 1980, 1983).

La faune mammalienne indigène est exclusivement constituée par des Chiroptères (Flannery 1995) : quatre espèces de mégachiroptères frugivores (3 endémiques) et cinq microchiroptères insectivores (3 endémiques). Tous les autres mammifères ont été introduits par l'Homme et au moins 12 espèces maintiennent des populations à l'état sauvage : le cerf rusa (effectifs estimés à plus de 100000 individus : Chardonnet 1988), le chat domestique, le chien domestique, le porc domestique, trois espèces de rats (*Rattus norvegicus* se cantonnerait aux zones urbaines, alors que *Rattus exulans* et *Rattus rattus* s'observent également en dehors des zones anthropiques), la souris domestique (*Mus musculus*), la chèvre, la vache et deux espèces de lapins localement abondants (Tourneur 1994, Gargominy *et al.* 1996).

b) *Mise au point sur la myrmécofaune néo-calédonienne*

À partir des données de la bibliographie (Emery 1883, 1914, Forel 1894, Wilson 1957, Wilson et Taylor 1967a, Ward 1984, 1985, Bigot 1985, Taylor 1987, Shattuck 1993), on répertorie 100 espèces de Formicidae en Nouvelle-Calédonie. Mais, cet inventaire apparaît incomplet. En effet, nos récoltes et la visite de la collection de Formicidae de l'Australian National Insects Collection (Canberra) permettent d'estimer l'effectif de la myrmécofaune à 155 espèces, avec une quarantaine d'espèces à décrire (Annexe 1). Ce nombre est certainement encore sous-estimé, compte tenu de la nécessité de révision taxinomique précise dans certains genres (Camponotus, Monomorium (Chelaner), Paratrechina et Pheidole), de l'existence de collections en provenance de

Nouvelle-Calédonie dispersées dans différents Muséums (Paris, Londres, Bâle, Harvard, Gênes...) et surtout de l'absence de prospection méthodique de la myrmécofaune (à l'exception des missions de Sarrasin et Roux entre 1911 et 1913 et celle de Wilson entre décembre 1954 et janvier 1955, mais dont seules les Ponerinae ont été exploitées).

Les 155 espèces se répartissent en 45 genres et 6 sous-familles (Figures 15 et 16). Le taux d'endémisme est estimé, d'après les données disponibles, à au moins 66 % (102 espèces).

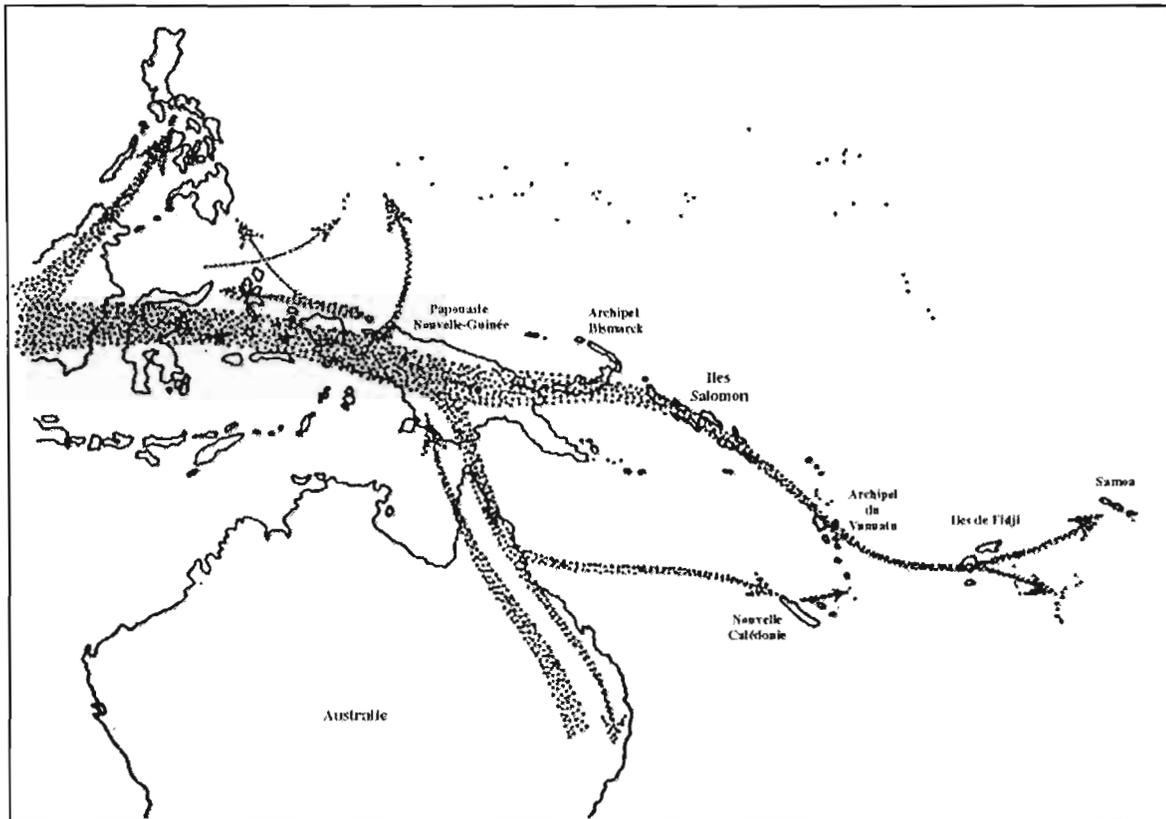
D'une manière générale, cette faune présente des caractéristiques ancestrales, avec un fond faunistique ancien, de type continental (Ward 1985). Cela est illustrées par la présence d'une espèce de Myrmeciinae (seule région en dehors de l'Australie où cette sous-famille est présente (Ogata 1991)) et la forte contribution des Ponerinae (au moins 41 espèces) et des Cerapachyinae (au moins 8 espèces). En effet, ces 3 sous-familles se caractérisent par une morphologie " ancestrale " : en particulier un faible dimorphisme entre reines et ouvrières) et des structures sociales de type primitives (sociétés sans reines, présence d'ergatoïdes, colonies fermées de petites tailles, affouragement solitaire sans recrutement de masse... (Hölldobler et Wilson 1990, Baroni Urbani *et al.* 1992, Peeters 1997). Ward (1985) souligne la grande originalité de cette myrmécofaune au travers de l'existence de sociétés sans reines " primaires " chez plusieurs espèces de Ponerinae et de Cerapachyinae (considérées comme " ancestrales " ), constituant un témoignage de l'ancienneté de l'assemblage faunistique, et de l'existence de sociétés sans reines " secondaires " chez certaines Myrmicinae (considérées comme plus " évoluées ") et expression de l'insularité. Enfin, on considère que les Cerapachyinae représentent des formes primitives de fourmis légionnaires (Wilson 1958c, 1964).

Le fort endémisme s'accompagne d'une radiation massive dans plusieurs genres : *Lordomyrma* sp. (19 espèces), *Rhytidoponera* sp. (18 espèces), *Camponotus* (au moins 8 espèces), *Monomorium* sp. (au moins 8 espèces), *Cerapachys* sp. (au moins 7 espèces), *Discothyrea* sp. (au moins 6 espèces). Selon Taylor (comm. pers), la radiation adaptative observée pour le genre *Lordomyrma* est l'une des plus spectaculaires de la planète compte tenu de la taille de l'île, du nombre d'espèces présentes (au moins 19 espèces) et de leur grande disparité morphologique (typiquement non monophylétique). Les 3 seules espèces décrites à ce jour ont été initialement rattachées à 3 genres différents (dont les 2 genres endémiques *Prodiocraspis* et *Promeranoplus*, qui depuis ont été mis en synonymie avec *Lordomyrma* (Bolton 1995a)). Pour le genre *Discothyrea*, les espèces non décrites présentes dans les collections de l'ANIC montrent que ce genre est plus diversifié en Nouvelle-Calédonie qu'il ne l'est pour l'ensemble de l'Australie. Les espèces sont très dissemblables, les variations observées semblent bien plus importantes que celles jamais observées pour ce genre sur n'importe quel continent (Taylor comm. pers.). Enfin, le genre *Rhytidoponera*, constitue un groupe d'espèces morphologiquement disparates et qui présente une diversité plus importante que n'importe quel territoire australien de taille

comparable où pourtant le genre *Rhytidoponera* est un genre majeur (Ward 1985, Taylor comm. pers.).

En outre, le micro-endémisme apparaît très élevé : certaines espèces sont très localisées et ne sont quelquefois connues que d'une localité, parfois même par le seul spécimen type (Emery 1883, 1914, Brown 1948, Wilson 1957, Ward 1984, Taylor comm. pers.). La spécificité de certains substrats géologiques et le fort morcellement des habitats résultant du relief accidenté de l'île ont contribué à développer ce micro-endémisme. À partir de la bibliographie et d'observations personnelles, deux pôles principaux d'endémisme semblent émerger : celui du domaine des forêts denses sur ultrabasique au Sud Ouest du territoire et celui des forêts denses humides sur roches acides du Nord-Est. Cette tendance est identique à celles observées pour la végétation (Morat *et al.* 1995) et pour différents groupes faunistiques (Chazeau 1997).

La situation est particulièrement intéressante dans le domaine ultrabasique. À partir des données disponibles dans la bibliographie (Emery 1883, 1897, 1914, Forel 1894, 1902a, Wilson 1957, 1958a, b, 1959b, c, Wilson et Taylor 1967a, Ward 1984, Taylor 1987, Bigot 1985) et d'observations de terrain, au moins 90 espèces fréquentent les substrats ultrabasiques dont 55 apparaissent endémiques à ce type de substrat (61 % des espèces rencontrées), soit 53,34 % des espèces endémiques du territoire. Ces espèces endémiques, spécifiques du domaine ultrabasique, représentent 35,5 % de la myrmécofaune totale. Ce dernier chiffre excède de beaucoup l'endémisme attendu, estimé à 20 % de la myrmécofaune totale (31 espèces), (taux théorique dans l'hypothèse d'une répartition de l'endémisme proportionnelle aux surfaces occupées, l'ultrabasique couvrant seulement le tiers de la superficie de l'île principale). Ainsi, 7 des 8 espèces de Cerapachyinae, la seule Myrmeciinae et au moins 19 Ponerinae apparaissent cantonnées à ce domaine. L'ultrabasique a pu constituer un milieu refuge permettant la survie et la radiation in situ d'espèces moins compétitives dans d'autres conditions de milieu, à l'image de l'endémisme ultrabasique des Lépidoptères hétérocères (Holloway 1993). L'oligotrophie des sols et leur toxicité constituent une barrière trophique à l'installation des espèces végétales et par voie de conséquences aux espèces animales. Les conditions de l'ultrabasique ont pu constituer un filtre efficace pour permettre la survie des espèces capables de s'y adapter et de s'y maintenir, leur conférant aujourd'hui un statut de reliques, à l'image de ce qui a été décrit pour la végétation (Jaffré *et al.* 1987). Tout se passe comme si cette faune primitive avait survécu, protégée dans un premier temps par l'insularité puis dans un second temps par les conditions drastiques du domaine ultrabasique, lequel a donc pu jouer le rôle d'une sorte d'île dans l'île. Néanmoins, l'échantillonnage des Formicidae n'offre pas une couverture complète de l'archipel. Il faut donc rester prudent et éviter de tirer des conclusions trop hâtives, même si ces tendances semblent très significatives. Ainsi, on peut estimer que la myrmécofaune montre une diversité représentative de la variété des habitats néo-calédoniens.



**Figure 17** : Principales voies de colonisation de la Mélanésie par les Ponerinae (modifié de Wilson 1959)

Pour replacer cette faune dans un contexte biogéographique, Bolton (1995b) considère que le territoire appartient à la région australasienne (Australie, Nouvelle-Zélande, Norfolk, Chatham), alors que le reste de la Mélanésie (Papouasie Nouvelle-Guinée, Iles Salomon, Vanuatu, Fidji) est rattaché à la région Indo-australienne. Cette opinion s'appuie sur les travaux de Wilson (1959a, 1961) qui estiment que la myrmécofaune néo-calédonienne n'est pas apparentée directement à celle de la Mélanésie, mais dérive quasi-exclusivement de myrmécofaune rencontrée en l'Australie orientale (Figure 17). Cette affinité avec l'Australie, et notamment le Queensland, a également été établie pour de nombreux groupes faunistiques (Chazeau 1993). Malgré un manque de données actualisées, cette opinion apparaît confortée par la comparaison avec les inventaires myrmécologiques menés en Mélanésie et en Polynésie (Mann 1919, 1921a., Wilson 1958a, b, 1959a, b, c, Wilson et Taylor 1967a, b, Taylor 1976), dont les myrmécofaunes apparaissent dominées par des espèces orientales. En outre, la faune des fourmis de Nouvelle-Calédonie, à l'image de la myrmécofaune australienne, ne montre aucun exemple de parasitisme social ou d'espèces esclavagistes (Andersen 1997a).

Du fait de son isolement ancien, la Nouvelle-Calédonie montre une faune disharmonique par rapport aux myrmécofaunes Australasienne et Indo-australienne voisines (Tableau 3). Elle se distingue de ces autres régions tropicales par les caractéristiques suivantes :

- Absence de genres largement répandus partout ailleurs sous les Tropiques : *Pachycondyla sp.*, *Podomyrma sp.*, *Oecophylla sp.*, *Aphaenogaster sp.*

- Faible représentation de genres dominants ailleurs : *Crematogaster sp.*, *Dolichoderus sp.*, *Polyrhachis sp.* (1 espèce seulement chacun). Cette absence renvoie à une autre caractéristique spectaculaire de la myrmécofaune de l'archipel : contrairement à la plupart des zones tropicales, les fourmis participent peu aux peuplements de la canopée en forêt dense humide et en forêt sclérophylle, elles représentent au mieux 5 % des guildes (Guilbert 1994, Guilbert et Casevitz-Weulersse 1997, voir le chapitre 3 de ce travail). Cette faiblesse des arboricoles avait déjà été suspectée par Wilson (1976). Cela explique pour une bonne part la disharmonie de la myrmécofaune avec la région Indo-australienne. Cette disharmonie laisse supposer que les niches écologiques occupées ailleurs par les Formicidae sont utilisées par d'autres organismes, qui ne sont pas forcément les mieux adaptés pour les exploiter ou alors que ces niches sont vacantes. Cela n'est pas sans conséquence pour l'évolution des peuplements face à l'arrivée d'un envahisseur capable d'exploiter ce compartiment.

- La disharmonie par rapport à la région australasienne est amplifiée par la faible proportion de taxa adaptés aux milieux arides et ouverts. Cette catégorie de taxa concentre la diversité et la richesse de la faune australienne : tous les genres australiens " mega-riches " (avec près de 100 espèces : *Melophorus*, *Camponotus*, *Iridomyrmex*, *Monomorium*, *Polyrhachis*, *Pheidole* et *Rhytidoponera*) se rencontrent principalement en milieu aride. D'ailleurs, en Australie, les zones de forêt dense apparaissent en comparaison

**Tableau 3** : Genres comptant le plus d'espèces natives en Nouvelle-Calédonie et dans les régions biogéographiques voisines

Région Australasienne*‡	Nouvelle-Calédonie	Région Indo-australienne‡
<i>Polyrhachis sp.</i> 95	<i>Lordomyrma sp.</i> 19	<i>Polyrhachis sp.</i> 280
<i>Myrmecia sp.</i> 88	<i>Rhytidoponera sp.</i> 18	<i>Camponotus sp.</i> 150
<i>Camponotus sp.</i> 80	<i>Camponotus sp.</i> 14	<i>Pheidole sp.</i> 100
<i>Rhytidoponera sp.</i> 75	<i>Monomorium sp.</i> 9	<i>Crematogaster sp.</i> 89
<i>Cerapachys sp.</i> 43	<i>Pheidole sp.</i> 8	<i>Tetramorium sp.</i> 62
<i>Iridomyrmex sp.</i> 43	<i>Cerapachys sp.</i> 7	<i>Strumigenys sp.</i> 48
<i>Monomorium sp.</i> 36	<i>Discothyrea sp.</i> 6	<i>Pachycondyla sp.</i> 43
<i>Podomyrma sp.</i> 35	<i>Paratrechina sp.</i> 5	<i>Cerapachys sp.</i> 41
<i>Meranoplus sp.</i> 28	<i>Iridomyrmex sp.</i> 4	<i>Vollenhovia sp.</i> 40
<i>Pheidole sp.</i> 26	<i>Leptogenys sp.</i> 3	<i>Leptogenys sp.</i> 38
<i>Leptogenys sp.</i> 24	<i>Proceratium sp.</i> 3	<i>Aenictus sp.</i> 37
<i>Melophorus sp.</i> 21	<i>Prionopelta sp.</i> 2	<i>Pseudolasius sp.</i> 32
<i>Dolichoderus sp.</i> 20	<i>Tetramorium sp.</i> 2	<i>Hypoponera sp.</i> 28
<i>Crematogaster sp.</i> 19		<i>Myopias sp.</i> 28
<i>Pachycondyla sp.</i> 19		<i>Myrmoteras sp.</i> 26
<i>Prolasius sp.</i> 19		
<i>Tetramorium sp.</i> 19		

\*: Nouvelle-Calédonie non comprise, ‡: d'après Bolton (1995b)

appauvries (Andersen 1997a, Shattuck 1999). Or, comme déjà mentionné précédemment, la myrmécofaune néo-calédonienne montre de très nettes affinités avec celle du Nord Est de l'Australie (Wilson 1959a), qui supporte la majorité des forêts denses humides australiennes (Adam 1992, Shattuck 1999). Aussi, la congruence de la faune des Formicidae de Nouvelle-Calédonie est-elle sans doute meilleure avec ce segment de la faune australienne, même s'il est difficile de faire une comparaison compte tenu de l'absence d'une synthèse précise de la faune forestière tropicale australienne. Cependant il existe des éléments nets de convergence, comme la faible représentation des Formicidae dans la faune de canopée, la faible contribution du genre *Iridomyrmex sp.* et plus généralement des Dolichoderinae à la myrmécofaune néo-calédonienne, une certaine dominance du compartiment arboricole par des Formicinae (*Camponotus sp.*) et certaines Myrmicinae (*Monomorium sp.* et *Pheidole sp.*). La pauvreté de la myrmécofaune arboricole en forêt dense australienne est une caractéristique différenciée par rapport au reste des Tropiques (Majer 1990). Les Dolichoderinae sont beaucoup moins présentes que dans les autres communautés australiennes et la faune arboricole (bien que réduite) est marquée par une contribution importante des Formicinae (*Oecophylla smaragdina*, *Polyrhachis sp.*, *Camponotus sp.*) et certaines Myrmicinae (*Pheidole sp.*, *Monomorium sp.*). Mais, en général, il n'y a pas véritable dominance d'une espèce, à l'exception d'*O. smaragdina* qui remplace la dominance exercée dans les autres communautés par le genre *Iridomyrmex* (Majer 1990, Andersen 1992a, b, 1997a, Reichel et Andersen 1994, 1996, Woinarski *et al.* 1998).

- Cependant, aucun genre ne semble dominer les communautés de fourmis en Nouvelle-Calédonie au point d'en contrôler la physionomie, à la différence de ce qui est observé en Australie avec le genre *Iridomyrmex sp.*, qui est responsable de la structuration des communautés australiennes de fourmis (Andersen 1992b, Andersen et Patel 1994, Andersen 1997a). D'une manière générale, on ne peut évaluer la dominance comportementale exprimée par les espèces néo-calédoniennes, car il existe un manque de données sur ce sujet. Néanmoins, on peut noter par exemple que les espèces du genre *Rhytidoponera* ne sont pas aussi opportunistes qu'en Australie : elles sont limitées aux zones de forêts denses et ne sont jamais observées dans les zones transformées ou dégradées.

- Par contre, on peut faire l'hypothèse d'une perte d'éléments de comparaison avec la myrmécofaune australienne du fait de la régression des milieux secs en Nouvelle-Calédonie. D'une façon générale, dans les zones de plaines, on a assisté au recul spectaculaire de la forêt sclérophylle, même si on note la présence de *repletes* chez *Leptomyrmex sp.*, ce qui est plutôt caractéristique des zones arides (Wilson 1971). La myrmécofaune qui fréquente les zones sclérophylles apparaît appauvrie aujourd'hui, à l'image de la végétation (Jaffré *et al.* 1993) : on y observe très peu de fourmis natives mais une abondance d'espèces introduites (Jourdan et Chazeau 1997, 1999). On peut alors s'interroger sur le sort d'espèces adaptées au milieu aride, compte tenu de l'altération ancienne du domaine sclérophylle (commencée avant l'arrivée des européens), comme par exemple l'espèce primitive *Myrmecia australis*. En effet, la famille des Myrmeciinae

**Tableau 4** : Plantes parmi les plus menacées en Nouvelle-Calédonie (modifié de Chazeau *et al.* 1994)

Familles taxinomiques	Noms scientifiques	Remarques
<b>Blechnaceae</b>	<i>Blechnum francii</i>	1 seule localité connue
<b>Podocarpaceae</b>	<i>Dacrydium guillauminii</i>	1 seule localité connue
<b>Cyperaceae</b>	<i>Chorizandra sp.</i>	
<b>Euphorbiaceae</b>	<i>Myricanthe discolor</i> <i>Trigonostemon cherrieri</i>	
<b>Goodeniaceae</b>	<i>Scaevola coccinea</i>	
<b>Gramineae</b>	<i>Oryza sp.</i>	1 seule localité connue
<b>Lauraceae</b>	<i>Cryptocarya bitriplinerva</i>	
<b>Leguminosae</b>	<i>Serianthes germainii</i>	
<b>Myrtaceae</b>	<i>Xanthostemon francii</i>	
<b>Palmae</b>	<i>Kentiopsis oliviformis</i> <i>Lavoixia macrocarpa</i>	1 seule localité connue
	<i>Pritchardiopsis jeanneneyi</i>	1 seule localité connue
<b>Rubiaceae</b>	<i>Bikkia pachyphylla</i> <i>Captaincookia margaretae</i>	
<b>Rutaceae</b>	<i>Zieria chevalieri</i>	

**Tableau 5** : Vertébrés les plus menacés en Nouvelle-Calédonie (modifié de Chazeau *et al.* 1994, Sadlier *et al.* 1997)

Noms vernaculaires	Noms scientifiques	Remarques
<b>Poissons</b>		
	<i>Nesogalaxias neocaledonicus</i>	Habitat réduit à certaines eaux saumâtres
<b>Reptiles</b>		
Geckonidae géants	<i>Rhacodactylus sarsasinorum</i> <i>Rhacodactylus ciliatus</i>	Rarement observé au cours des 50 dernières années
Scincidae	<i>Phoboscincus bocourcti</i> <i>Lacertoides pardalis</i>	Connu uniquement par le type. Récemment éteint ?* Restreint à des affleurements rocheux dans le massif ultrabasique du Sud Ouest. Une seule localité connue
<b>Oiseaux</b>		
Aegothèle calédonien	<i>Aegotheles cristatus savesi</i>	Un seul exemplaire connu. Récemment éteint ?
Engoulevent à gorge blanche	<i>Eurostopodus mysticalis exul</i>	Un seul exemplaire connu. Récemment éteint ?
Pigeon soyeux	<i>Drepanoptila holosericea</i>	Forte pression de chasse
Notou	<i>Ducula goliath</i>	Forte pression de chasse
Loriquet à diadème	<i>Charmosyna diadema</i>	Connu uniquement par le type. Récemment éteint ?*
Perruche d'Ouvéa	<i>Eunymphicus cornutus uveaensis</i>	Extrêmement localisé sur l'île d'Ouvéa
Râle de Lafresnaye	<i>Gallirallus lafresnayanus</i>	Non observé depuis 50 ans. Récemment éteint ?*
Cagou huppé	<i>Rhynchoceros jubatus</i>	12 <sup>ème</sup> oiseau le plus menacé selon IUCN (1988)
Merle calédonien	<i>Turdus poliocephalus xanthopus</i>	Non observé depuis 50 ans. Récemment éteint ? *
Merle de Maré	<i>Turdus poliocephalus mareensis</i>	Non observé depuis 50 ans. Récemment éteint ? *
Merle de Lifou	<i>Turdus poliocephalus pritzbueri</i>	Non observé depuis 50 ans. Récemment éteint ? *
Hémipode peint	<i>Turnix varia novaecaledoniae</i>	Non observé depuis 50 ans. Récemment éteint ?*
<b>Mammifères</b>		
Rousette calédonienne	<i>Pteropus ornatus</i>	Forte pression de chasse

\* critère d'extinction selon l'IUCN (1996)

regroupe en Australie des espèces de zones plutôt sèches et chaudes (Taylor comm.pers.). On peut raisonnablement penser que *M. australis* fréquente les habitats sclérophylles. Or, elle n'a été observée qu'à 2 reprises (Emery 1883, Williams 1945) et n'a plus été capturée depuis plus de 50 ans (critère d'extinction selon l'IUCN 1996). Il ne s'agit sans doute pas d'une erreur de localisation, Ogata (1991) a montré que cette espèce était bien distincte des autres Myrmeciinae. Compte tenu de la régression du milieu sclérophylle, on peut même penser qu'elle a disparu. Néanmoins, il faut rester prudent à l'image de *Nothomyrmecia macrops* en Australie qu'on pensait éteinte, alors qu'elle montre seulement une répartition très localisée, avec une activité discrète et nocturne qui réduit les chances d'observations (Taylor 1978, Shattuck 1999).

Si on compare la myrmécofaune néo-calédonienne avec celle de Polynésie (Wilson et Taylor 1967a, b, Morrison 1996a, b, 1997), on constate que l'endémisme est beaucoup plus important et que les espèces cosmopolites sont beaucoup moins nombreuses en Nouvelle-Calédonie. La faune polynésienne apparaît constituée d'assemblages beaucoup plus récents. En certains endroits du Pacifique insulaire, la myrmécofaune est parfois exclusivement constituée de fourmis introduites comme à l'Est d'une ligne formée par la Nouvelle-Zélande, Tonga et Rotuma (Wilson et Taylor 1967a). Par exemple aux îles Hawaii, les 40 espèces recensées sont toutes des introduites (Reimer *et al.* 1990, Reimer 1994, Wetterer *et al.* 1998a, b). Cependant, la myrmécofaune néo-calédonienne n'est pas exempte d'espèces introduites accidentellement par les activités humaines. Au moins 23 espèces maintiennent des populations dans la nature, ce qui représente moins de 15 % de la myrmécofaune néo-calédonienne (Annexe 1), parmi lesquelles 14 "tramp species" vraies (dont *W. auropunctata*), selon les critères de Passera (1994). En outre, plusieurs d'entre elles sont même capables de se maintenir naturellement sur les substrats ultrabasiques, pourtant réputés résistants aux envahisseurs (Jourdan 1997).

Incontestablement, on se trouve en présence d'une myrmécofaune unique, parmi les plus originales de la planète compte tenu de sa diversité et de sa richesse, rapportée à la surface du territoire qui la supporte. La confrontation entre cette myrmécofaune insulaire endémique, à priori moins compétitive, avec des espèces pionnières opportunistes pose un problème sérieux pour la conservation des équilibres des communautés en milieu naturel. Aussi l'arrivée de *Wasmannia auropunctata* et son expansion constitue-t-elle un exemple de choix pour faire le point sur les processus en cours et les menaces encourues par la biodiversité néo-calédonienne.

### **C. La Nouvelle-Calédonie : une province biogéographique menacée**

#### **• La province néo-calédonienne**

L'intérêt de la définition de régions biogéographiques strictes pour les îles est discuté par Carlquist (1974), mais nous la retenons puisque de nombreux auteurs ont attribué à la Nouvelle-Calédonie un statut à part entière au sein de la zone Pacifique, pour

**Tableau 6** : Quelques plantes introduites et leur période d'introduction (d'après Guillaumin 1942, Barrau 1956, Mac Kee 1994, Gargominy et al. 1996)

Noms vernaculaires	Noms scientifiques	Période d'introduction	Remarques sur les introductions	Statut
les Ignames	<i>Dioscorea spp. (au moins 10 espèces)</i>	par les Mélanésiens	Plantes à valeur alimentaire	
les Taros	<i>Colocasia spp.</i>	par les Mélanésiens	Plantes à valeur alimentaire	
Canne à sucre	<i>Saccharum officinarum</i>	par les Mélanésiens	Plante à valeur alimentaire	
Bananier	<i>Musa spp.</i>	par les Mélanésiens	Plante à valeur alimentaire	
Bambou	<i>Bambusa spp.</i>	par les Mélanésiens	Plantes pour construction ?	
Hibiscus	<i>Hibiscus rosa-sinensis</i>	par les Mélanésiens	Ornementale à valeur symbolique	Localement abondant
Banjan	<i>Ficus sp.</i>	par les Mélanésiens	Ornementale à valeur symbolique	Localement abondant
Patate douce	<i>Ipomoea batatas</i>	par les Polynésiens	Plante à valeur alimentaire	
Arbre à pain	<i>Artocarpus altilis</i>	par les Polynésiens	Plante à valeur alimentaire	
Cocotier	<i>Cocos nucifera</i>	par les Polynésiens	Plante à valeur alimentaire	
Manioc	<i>Manihot esculenta et M. dulcis</i>	vers 1852	Plante à valeur alimentaire	
Faux mimosa	<i>Leucaena leucocephala</i>	1855	A des fins fourragers	Envahissante, domine les plaines
Citronnier	<i>Citrus spp.</i>	à partir de 1855	Arbre fruitier	
Caféier	<i>Coffea spp.</i>	à partir de 1855	Culture de rente	
Flamboyant	<i>Delonix regia</i>	vers 1855	Comme plante ornementale	
Manguier	<i>Mangifera indica</i>	1859	Arbre fruitier	Dominant en savanes
Goyavier	<i>Psidium guajava</i>	autour de 1860	Arbre fruitier	
Maïs	<i>Zea mays</i>	1862	Plante à valeur alimentaire	
Lantana	<i>Lantana camara</i>	avant 1868	Comme plante ornementale	Envahissante, très abondante
Jacinthe d'eau	<i>Eichhornia crassipes</i>	1911	Comme plante ornementale	Localement abondante
Cram Cram	<i>Cenchrus echinatus</i>	1913	A des fins fourragers	Très commune
Sensitive géante	<i>Mimosa invisa</i>	1944	A des fins fourragers	Envahissante
Pin Caraïbe	<i>Pinus caribaea</i>	à partir de 1959	Reboisement	Localement abondant, en cours d'extension
Miconia	<i>Miconia calvescens</i>	1993	Plante ornementale	Limité au jardin d'un particulier

insister sur sa singularité. Van Balgooy (1960) a été le premier à distinguer dans le Pacifique trois grandes régions floristiques, dont l'une est réduite à la Nouvelle-Calédonie. Good (1964 in Morat 1993), puis Takhtajan (1969 in Morat 1993), ont également décrit l'archipel néo-calédonien comme une province biogéographique singulière, malgré de nettes affinités avec les flores australienne, malaise, néo-guinéenne ou néo-zélandaise.

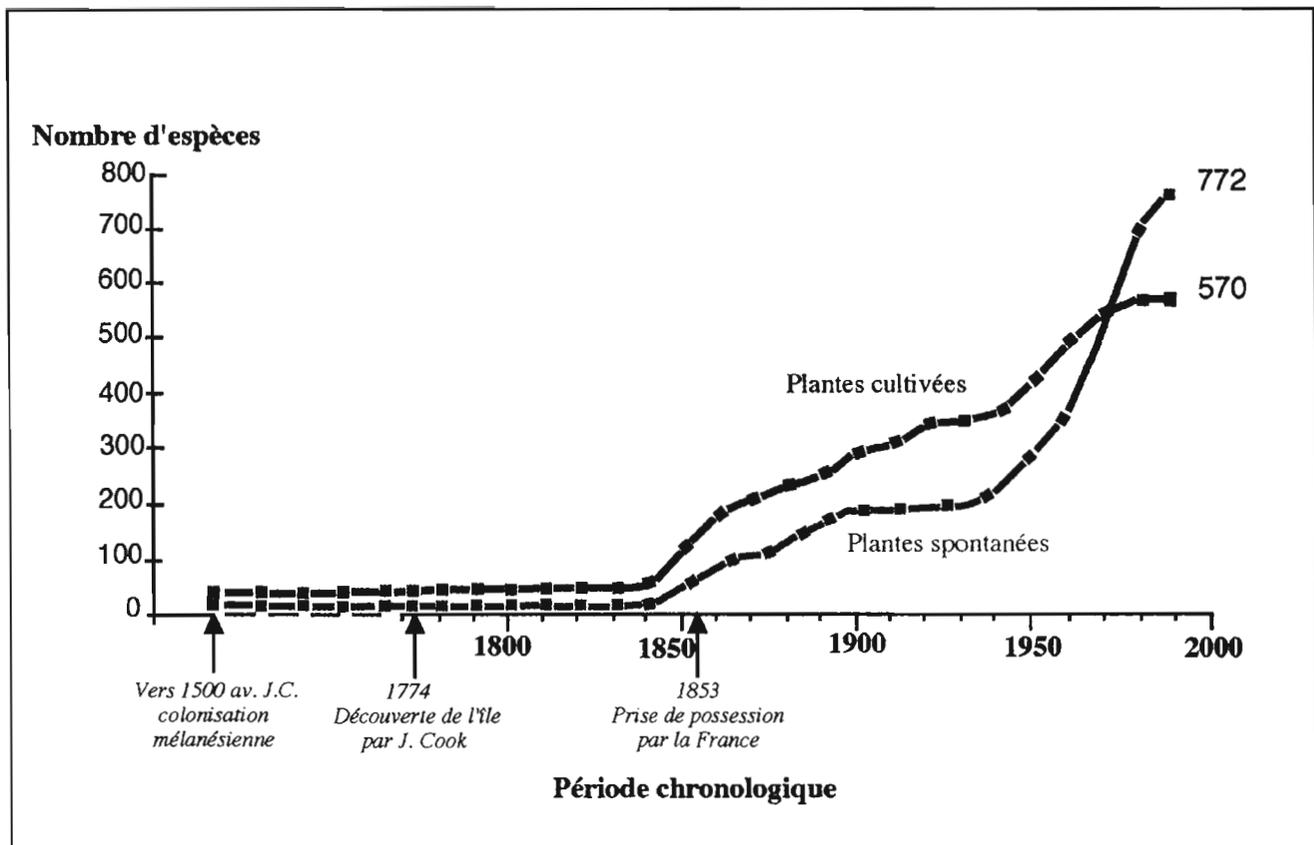
En ce qui concerne la faune, Thorne (1963) considère qu'il s'agit d'une sous-région à part entière de la région orientale et Gressit (1971) insiste sur la grande originalité de l'entomofaune par rapport au reste du Pacifique insulaire. Pourtant, certains auteurs comme Carlquist (1974) ou Diamond (1984), limitant leur analyse aux Vertébrés ou à des groupes mobiles, ont sous-estimé cette originalité et considéré la faune néo-calédonienne comme plutôt de type océanique. Cette position ne peut être soutenue aujourd'hui aux vues des données disponibles pour les invertébrés, et surtout des données paléontologiques récentes : près de 35 % des Vertébrés présents au Pléistocène ont disparu (Balouet 1987, 1991, Balouet et Olson 1989).

#### • Les menaces sur la biodiversité néo-calédonienne

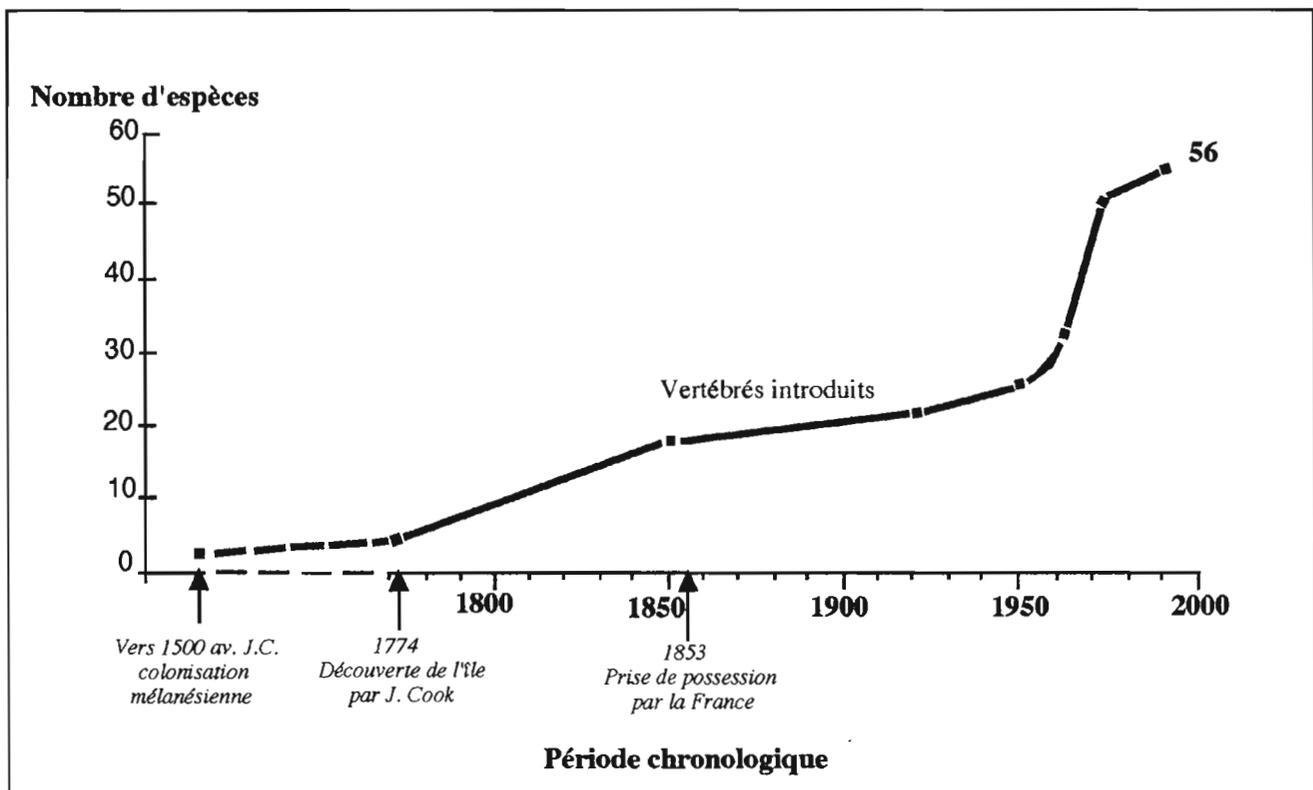
La biodiversité est menacée, comme dans la plupart des zones de la ceinture tropicale du globe : on estime aujourd'hui que 50 % de la végétation initiale du territoire a disparu (Morat *et al.* 1995). Le milieu terrestre calédonien subit des altérations anthropiques continues : pratiques agricoles, exploitation forestière, déboisement, mais surtout activités minières et plus encore feux de brousse, qui ravagent plus de 3 % de la surface du territoire annuellement (source ONG de l'environnement locales). On assiste donc à une régression et une anthropisation des habitats naturels, avec un parcellisation des biotopes. Ces processus impliquent le déséquilibre des communautés, avec un accroissement de la pression des espèces envahissantes introduites.

Myers (1988, 1990) estime donc que la Nouvelle-Calédonie est l'un des 18 "points chauds" de la planète en matière de biodiversité. C'est l'une des régions où la biodiversité est la plus fragilisée, si on considère l'ampleur des menaces par rapport à sa contribution à la biodiversité mondiale : les forêts denses de l'archipel représentent moins de 0,001 % de la surface des terres émergées, alors que cette flore contient 0,56 % de la flore mondiale connue. Malgré le manque de données actualisées, on peut dresser des listes d'espèces très menacées, aussi bien animales que végétales (Tableaux 4 et 5).

La transformation de l'environnement a débuté dès l'installation humaine, estimée à 3500 ans dans le Nord et l'Ouest de la Grande Terre (Belwood 1989, Semah *et al.* 1995). Comme ailleurs, l'Homme s'est montré un envahisseur biologique performant, à l'exception des milieux sur ultrabasique, substrat qui marque une frontière pour les populations humaines. La cartographie pré-coloniale des clans mélanésiens couvre la Nouvelle-Calédonie à l'exception exacte des massifs ultrabasiques, zones de parcours et de coupe où ne se pratiquaient ni chasse, ni agriculture (Chazeau 1997). La quasi-totalité des



**Figure 18** : Evolution du nombre de plantes introduites depuis l'arrivée de l'Homme en Nouvelle-Calédonie (modifié d'après Gargominy et al. 1996)



**Figure 19** : Evolution du nombre de Vertébrés introduits depuis l'arrivée de l'Homme en Nouvelle-Calédonie (modifié d'après Gargominy et al. 1996)

plantes de l'ultrabasique n'ont d'ailleurs pas de noms vernaculaires et sont très mal connues des populations autochtones (Caballion comm. pers).

D'une manière générale, la flore autochtone a fourni quelques ressources de cueillette aux populations humaines et très peu de plantes alimentaires ou industrielles. Les mélanésiens sont d'ailleurs arrivés avec un cortège de plantes cultivables et ornementales (Tableau 6). Leur technique d'agriculture itinérante sur brûlis a fait reculer les formations primitives, principalement la forêt sèche, et favorisé l'extension de savanes à niaouli (*Melaleuca quinqinerva*), essence native pyrophile qui est à l'origine une plante de marécages (Barrau 1956). Ce phénomène s'est amplifié depuis l'arrivée des européens et l'extension de l'élevage bovin.

• **Recensement des envahisseurs**

Comme la plupart des îles du Pacifique, la Nouvelle-Calédonie est restée longtemps loin des routes maritimes empruntées par les navires européens. L'archipel n'a été découvert par Cook que le 4 septembre 1774 (Pisier 1974). Pendant quelques décennies encore, la Nouvelle-Calédonie restera simplement un lieu d'escales temporaires pour baleiniers et santaliers. Ce n'est qu'après 1840 que s'installent durablement les missions religieuses européennes. Mais un flot d'envahisseurs déferle sur l'archipel dès ces premiers contacts, et le processus s'accroît après la prise de possession par la France, en 1853 (Figure 18).

Comme souligné dans d'autres régions par Crosby (1986) et Di Castri (1989), les colons européens ont immédiatement importé plantes alimentaires et animaux familiers, destinés aussi bien à l'alimentation qu'à rappeler la terre natale. Puis le développement de l'agriculture a amplifié le processus, avec la mise en place de fermes écoles et de jardins d'acclimatation (Barrau 1956, 1966, Barrau et Devambe 1957, Etesse 1976). L'arrivée des européens s'accompagne non seulement de l'acclimatation de nombreuses plantes "utiles" (fruits, légumes, céréales...), mais aussi de l'invasion par un cortège d'adventices (lantana, sensitive géante, goyavier, figuier de barbarie..) qui sont aujourd'hui des éléments familiers et parfois dominants des paysages néo-calédoniens.

La flore compte près de 1400 espèces introduites, dont 772 se retrouvent à l'état spontané alors que les autres n'existent qu'à l'état cultivé (MacKee 1994). Les groupements végétaux natifs sur roches ultramafiques ont été préservés d'apports allochtones, les espèces pantropicales répandues ailleurs par l'activité humaine restant limitées aux zones très anthropisées. Mais, cette résistance biotique des communautés végétales sur ultrabasique ne les met pas à l'abri de toutes les invasions animales (Jourdan 1997).

Aucune donnée précise n'est disponible sur le nombre d'animaux introduits. Les invasions sont sensibles dès le premier peuplement humain et, comme pour la flore, le phénomène s'est accentué avec l'arrivée des colons européens, peut-être plus encore au cours des dernières décennies (Figure 19). Plus de 30 vertébrés sont aujourd'hui établis à

**Tableau 7** : Principaux animaux introduits en Nouvelle-Calédonie (d'après Barrau et Devambe 1957, Chazeau et Brun 1986, Bauer et Vindum 1990, Balouet 1991, Gargominy *et al.* 1996)

Noms vernaculaires	Noms scientifiques	Période d'introduction	Remarques et statuts des espèces introduites
Rat Polynésien	<i>Rattus exulans</i>	par les Mélanésiens	Accidentel ? alimentation ?
Coq de Bankhiva	<i>Gallus gallus</i>	par les Mélanésiens	Alimentation
Margouillat	<i>Lepidodactylus lugubris</i>	par les Polynésiens	Accidentel ?
Boa des Loyauté	<i>Candoia bibroni</i>	par les Polynésiens	Alimentation ?
Chien domestique	<i>Canis familiaris</i>	1778, par Cook	Agrément
Cochon	<i>Sus scrofa domestica</i>	1778, par Cook	Alimentation, élevage
Cheval	<i>Equus caballus</i>	1845	Agrément, élevage
Souris	<i>Mus musculus</i>	après 1850	Accidentel
Rat noir	<i>Rattus rattus</i>	après 1850	Accidentel
Surmulot	<i>Rattus norvegicus</i>	après 1850	Accidentel
Bovins	<i>Bovis sp.</i>	vers 1850	Élevage
Chèvre	<i>Capra hircus</i>	vers 1850	Élevage
Chat domestique	<i>Felix catus</i>	avant 1860	Contre les rongeurs, agrément, localement abondant
Merle des Moluques	<i>Acridotheres tristis</i>	1867	À des fins de lutte biologique, abondant
Lapin de garenne	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	1870	À des fins cynégétiques, localement abondant
Cerf rusa	<i>Cervus timorensis rusa</i>	vers 1870	À des fins cynégétiques, abondant
Escargot petit gris	<i>Helix aspersa</i>	1879	Agrément
Moineau Domestique	<i>Passer domesticus</i>	avant 1927	Agrément
Margouillat	<i>Hemidactylus frenatus</i>	vers 1942	Accident
Guppy	<i>Poecilia reticulata</i>	vers 1942	À des fins de démoustication
Tique du bétail	<i>Boophilus microplus</i>	1942	Accidentel
Scolyte du café	<i>Hypothenemus hampei</i>	1948	Accidentel
Tilapia	<i>Oreochromis mossambica</i>	1954	Pêche loisirs
	<i>Sarotherodon occidentalis</i>	1954	Pêche loisirs
Escargot géant d'Afrique	<i>Achatina fullica</i>	vers 1972	Accidentel
Carpe japonaise	<i>Cyprinus carpio</i>	avant 1983	Pêche loisirs
Psylle du faux mimosa	<i>Heteropsylla cubana</i>	1985	Accident
Bulbull indien	<i>Pycnonotus cafer cafer</i>	1987	Agrément
Aleurode spirale	<i>Aleurodicus dispersus</i>	1992	Accidentel
Écrevisse à pattes rouges	<i>Cherax quadricarinatus</i>	1992 & 1996	Pisciculture

l'état spontané (Tableau 7). Signalons la capture de 2 tortues aquatiques (du type tortue de Floride) dans une rivière au pied du Koniambo en 1996.

Il est beaucoup plus difficile de quantifier les introductions d'invertébrés. Chazeau et Brun (1986) recensent au moins 398 espèces de ravageurs agricoles ou responsables de nuisances domestiques, dont une majorité sont des espèces introduites puisque la plupart des plantes cultivées sont d'origine exogène. A ce chiffre, il faut ajouter les introductions d'arthropodes à des fins de lutte biologique, pour lesquelles il n'existe pas de données précises (plusieurs dizaines). Pour les mollusques terrestres, les chiffres sont plus précis : on compte au moins 28 espèces introduites, pour la plupart avant 1910, à l'exception de l'introduction récente d'*Achatina fulica* et de 3 escargots prédateurs destinés à son contrôle biologique (*Euglandina rosea*, *Gonaxis quadrilateralis* et *G. kibweziensis*) (Solem 1964, Tillier 1992). *E. rosea* apparaît comme une menace pour la riche malacofaune native, en raison d'un comportement prédateur non spécifique (Tillier 1992, Gargominy 1993). Malgré un renforcement récent de la législation, on déplore l'introduction incontrôlée de l'écrevisse australienne *Cherax quadricarinatus* : elle serait spontanée depuis 1996, dans les rivières Tontouta et Dumbéa (P. Rual comm. pers.). Cette introduction constitue une menace pour les milieux d'eau douce, les dégâts occasionnés par ce type de prédateurs ont largement été démontrés dans d'autres régions du monde (Williamson 1996). Enfin, il est à signaler que les données concernant les introductions en eau douce et en zone littorale sont quasi-inexistantes.

- **Impact des envahisseurs**

L'étude de 5 sites paléontologiques majeurs découverts entre 1970 et 1980 nous renseigne sur les conséquences de l'arrivée de l'Homme et de certains commensaux (Balouet 1987). On observe, dans ces sites, des espèces actuelles, à côté de plusieurs espèces endémiques éteintes (Tableau 8). La Nouvelle-Calédonie a donc été le théâtre d'extinctions massives : 35 % des espèces de vertébrés terrestres inventoriées à l'état subfossile (il y a 3000 ans) ont aujourd'hui disparu, soit une vingtaine d'espèces. Cette faune comptait des éléments spectaculaires : une tortue à cornes (*Meiolania sp.*), un crocodile archaïque d'environ 2 m (*Mekosuchus inexpectatus*), un varan mesurant jusqu'à 1m 50 (*Varanus cf. indicus*), un galliforme géant de type megapode inapte au vol, sans doute frugivore ou granivore (*Sylviornis neocaledoniae* : poids environ 30 kg ; longueur bec/extrémité osseuse de la queue environ 1,4 m), un grand Rallidae, dont une légende canaque laisse supposer la survie jusqu'au milieu du siècle dernier (*Porphyrio kukwiedei*) (Balouet 1991), une autre espèce de mégapode (*Megapodius molistructor*) et une deuxième espèce de cagou plus grande que l'espèce actuelle (*Rhynochetos orarius*). Une analyse préliminaire des fossiles récoltés ajoute à ce constat d'extinction plusieurs espèces de passereaux (au moins 11 espèces non encore décrites) et peut-être certains geckos et scinques (Balouet 1991). Pimm *et al.* (1995) estiment, par extrapolation, pour l'avifaune néo-calédonienne, que les extinctions concerneraient au moins 24 espèces de passeriformes

**Tableau 8** : Vertébrés endémiques éteints, connus par leurs fossiles de la presqu'île de Pindai (d'après Balouet et Olson 1989, Balouet 1991)

Classes et Ordres Taxinomiques	Familles Taxinomiques	Genres et espèces
<b>Reptiles</b>		
Chelonia	<b>Meiolaniidae</b>	<i>Meiolania sp.</i>
Eusuchia	<b>Mekosuchidae</b>	<i>Mekosuchus inexpectatus</i>
Squamata	<b>Varanidae</b>	<i>Varanus sp.</i>
	<b>Geckonidae</b>	Plusieurs espèces indéterminées
	<b>Scincidae</b>	Plusieurs espèces indéterminées
<b>Oiseaux</b>		
Neognathae	<b>(incertaine)</b>	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>
Galliformes	<b>Megapodiidae</b>	<i>Megapodius molistructor</i>
Gruiformes	<b>Rhynochetidae</b>	<i>Rhynochetos orarius</i>
Gruiformes	<b>Rallidae</b>	<i>Porphyrio kukwiedei</i>
Columbiformes	<b>Columbidae</b>	<i>Caloenas canacorum</i>
Columbiformes	<b>Columbidae</b>	<i>Gallicolumba longitarsus</i>
Falconiformes	<b>Accipitridae</b>	<i>Accipiter efficax</i>
Falconiformes	<b>Accipitridae</b>	<i>Accipiter quartus</i>
Passeriformes		Plusieurs espèces indéterminées

et autant de non passériformes. Enfin, une dent fossile trouvée sur le cours du Diahot laisse planer un doute pour certains auteurs sur l'existence passée d'un marsupial Diprotodontidae. Mais, l'origine de ce fossile est douteuse et la présence d'un tel animal apparaît peu vraisemblable (Balouet 1991).

Toutes ces extinctions se seraient produites en 2000 ans, avec pour origine la colonisation humaine (Balouet 1987, 1991, Balouet et Olson 1989). Les datations au carbone (Balouet et Olson 1989) prouvent la contemporanéité entre l'Homme et les espèces disparues ( $1720 \pm 70$  ans sur le site de Pindai). On suspecte une action directe de l'Homme sur certaines de ces espèces. L'Homme a sans doute chassé les reptiles et les oiseaux comme l'attestent des ossements de *S. neocaledoniae* ou de *M. inexpectatus*, retrouvés associés à des restes de poissons et de coquillages. Il est aussi probable que le développement de l'agriculture, concomitant à la colonisation humaine, a eu une action indirecte sur certaines espèces, par la régression du milieu primaire, en particulier la forêt sclérophylle. Enfin, le rat polynésien *Rattus exulans* a sans doute contribué à ces régressions en exerçant une prédation sur les œufs et les jeunes, comme cela a été démontré ailleurs (Atkinson 1977). En Nouvelle-Calédonie, l'apparition d'ossements de ce rongeur dans les sites paléontologiques est contemporaine de la colonisation humaine (fouilles des sites de l'île des Pins et de Bouloupari : Balouet 1987).

On manque de données sur les extinctions imputables aux invasions dans la période moderne. Néanmoins, Bouchet *et al.* (1995) ont établi que la pression de pâturage exercée par les lapins et les cerfs est responsable de la disparition d'une espèce végétale, *Pittosporum taniaum*, qui n'était connue que de reliques forestières, réduites au seul îlot le Prédour dans la baie de Saint Vincent.

Ces différents éléments conduisent à s'interroger sur la situation actuelle des communautés naturelles : comment font-elles face à la pression d'envahissement exercée par le flot des espèces introduites au cours des dernières décennies ? L'explosion récente des populations de la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* offre la possibilité d'apporter des éléments de réponse quant au maintien de la biodiversité néo-calédonienne face à des épisodes invasifs.





# - Chapitre II -

## *Wasmannia auropunctata* : Taxonomie, biogéographie et biologie de l'envahisseur

### I. Caractéristiques de l'envahisseur

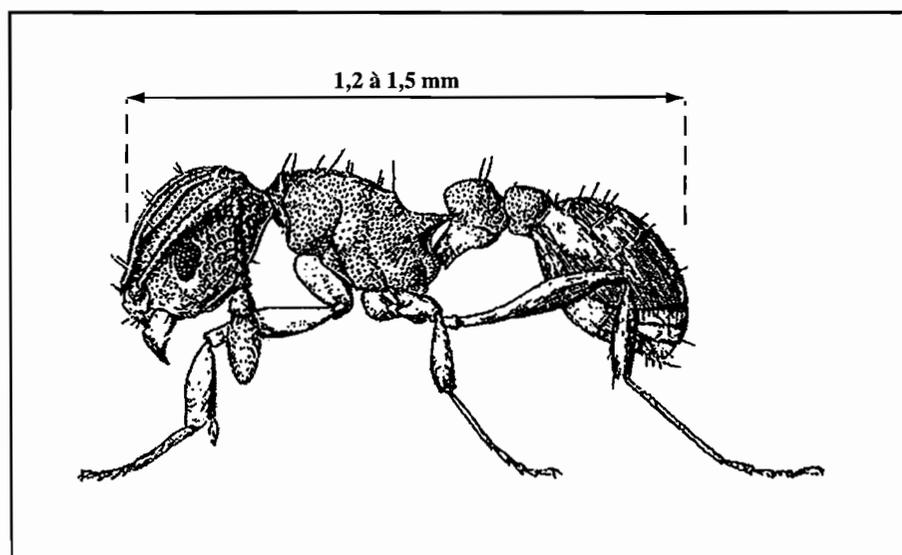
#### A. *Rappel taxinomique*

Le genre néotropical *Wasmannia* appartient à la sous-famille des Myrmicinae et regroupe 10 espèces (Tableau 9). Initialement classé dans la tribu des *Tetramoriini* par Wheeler (1910), il a été intégré par Emery (1914b) 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*, avec le seul genre *Blepharidatta* (Bolton 1995b), et il fait l'objet d'une révision taxinomique (par L. Tennant, Université d'Oklahoma). D'un point de vue phylogénétique, cette tribu est apparentée de façon proche à la tribu des *Attini* (fourmis champignonistes) sur la base de critères morphologiques et génétiques (Schultz et Meier 1995, Diniz *et al.* 1998, Wetterer *et al.* 1998b), même si Kugler (1978) trouve des affinités morphologiques de l'appareil piqueur avec celui des *Solenopsidini*.

*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 des caractères différents de ceux d'un *Tetramorium* sur des individus du

**Tableau 9** : Liste des espèces et sous-espèces du genre *Wasmannia*  
(d'après Bolton 1995b)

- W. affinis* Santschi, 1929 Brésil  
*W. auropunctata* (Roger) 1863 Cuba  
    *W. auropunctata australis* Emery, 1894 Brésil  
    *W. auropunctata laevifrons* Emery, 1894 Bolivie  
    *W. auropunctata nigricans* Emery, 1906 Paraguay  
    *W. auropunctata obscura* Forel, 1912 Colombie  
    *W. auropunctata pulla* Santschi, 1931 Panama  
    *W. auropunctata rugosa* (Forel) 1886 Guatemala  
*W. iheringi* Forel, 1908 Brésil  
*W. lutzi* Forel, 1908 Brésil  
*W. rochai* Forel, 1912 Brésil  
*W. scrobifera* Kempf, 1961 Surinam  
*W. sigmoidea* (Mayr) 1884 Guyane Française  
*W. sulcaticeps* Emery, 1894 Argentine  
    *W. sulcaticeps weiseri* Forel, 1914 Argentine  
*W. villosa* Emery, 1894 Brésil  
*W. williamsoni* Kusnezov, 1952 Argentine



**Figure 20** : Schéma d'une ouvrière de *Wasmannia auropunctata* (Roger)  
1863 (modifié d'après Smith 1947)

Guatemala, ce qui le conduit à placer l'espèce dans le genre *Ochetomyrmex* Mayr. En 1887, ce même auteur décrit le sous-genre *Tetramorium* (*Xiphomyrmex*), auquel il assigne l'espèce. En 1893, il décrit le genre *Wasmannia*, avec pour espèce-type *Wasmannia auropunctata* (Bolton 1995b). *W. auropunctata* compte six " variétés " décrites (Tableau 9). La morphologie de ses stades larvaires a été décrite par Wheeler et Wheeler (1954). *W. auropunctata* a été redécrite à plusieurs reprises. Selon Bolton (1995b), ces synonymes 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). Enfin, Brown (1973) a placé le genre *Wasmannia* en synonymie avec *Ochetomyrmex sp.*, ce qui explique, malgré l'invalidation de cette proposition par Kempf (1975) et Snelling (1981), qu'on retrouve *W. auropunctata* mentionnée sous le nom d'*Ochetomyrmex auropunctata* dans certains travaux (Nickerson 1983, Deyrup et Trager 1986, Williams et Wilson 1987, Hilburn *et al.* 1990).

## **B. Morphologie**

*Wasmannia auropunctata* est une espèce monomorphe, c'est-à-dire avec une seule caste d'ouvrières (Figure 20). Celles-ci sont petites (entre 1,2 et 1,5 mm), d'une couleur variant du brun doré au brun foncé. 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 est beaucoup plus long et large que les 2 précédents. Une fosse antennaire, bordée par une légère carène au-dessus de l'œil, rejoint le bord externe de l'occiput. La mandibule montre 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. Les ouvrières possèdent un aiguillon développé, associé à un venin puissant.

Les reines sont plus grandes (4,5 à 5,0 mm), de coloration plus foncée. Leur postpétiole est plus court que celui des ouvrières. La fosse antennaire est marquée, l'antenne compte également 11 segments. La pilosité et les sculptures sont identiques à celles des ouvrières mais l'abdomen est lisse et luisant. Les ailes antérieures ne montrent 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. L'antenne présente 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 qui sont plus claires. La nervation alaire antérieure est identique à celle des reines.

Les œufs sont ovales ( $l = 0,22$  mm), avec un chorion lisse d'un blanc translucide. À l'éclosion, les larves piriformes ( $l = 0,3$  mm) sont transparentes et mobiles dans leur partie postérieure (Ulloa-Chacon et Cherix 1988). Lorsque la larve atteint 1,2 mm, elle devient pré-nymphé, puis nymphé. Les nymphes ( $l = 1,05$  mm) sont nues, d'un blanc opaque (Wheeler et Wheeler 1954, Ulloa-Chacon et Cherix 1988).

### C. *Wasmannia auropunctata*, une "tramp species"

#### 1. Les déplacements d'espèces chez les fourmis

Quelle que soit la latitude considérée, les Formicidae connaissent un grand succès écologique (seules les régions arctique et antarctique sont dépourvues de fourmis) et leur contribution aux communautés, en particulier tropicales, est incontournable : elles ont tendance à être un élément abondant voire dominant (Fittkau et Klinge 1973, Wilson 1987a, Hölldobler et Wilson 1990). Mais, l'Homme contribue parfois à cette dominance en permettant le transport et le déplacement d'un certain nombre d'espèces. En certaines régions, la myrmécofaune peut même être exclusivement constituée de fourmis introduites. C'est le cas dans les îles isolées de l'Atlantique Sud (Tristan da Cunha, Sainte Hélène... Hölldobler et Wilson 1990), ou encore dans la région Pacifique, à l'Est d'une ligne formée par la Nouvelle-Zélande, Tonga et Rotuma (Wilson et Taylor 1967a) : ainsi, les 40 espèces répertoriées aux îles Hawaii sont toutes introduites (Reimer *et al.* 1990, Reimer 1994, Wetterer *et al.* 1998a, b).

Dès le siècle dernier, on signale ponctuellement l'introduction de fourmis (*Pheidole megacephala* et *Linepithema humile* à Madère (Heer 1856), *Anoplolepis gracilipes* à la Réunion (Stoll 1898)) puis de façon plus marquée au début du siècle (notamment Wheeler (1906, 1908) aux États-Unis). En 1911, Forel remarque l'existence d'un cortège de fourmis (15 espèces) facilement véhiculées par l'Homme. Donisthorpe (1927a) établit une liste de 57 espèces de fourmis déplacées par l'Homme en Grande-Bretagne (même si la plupart ne peuvent maintenir de populations dans la nature). Par la suite, l'introduction de fourmis dans diverses régions du monde sera l'objet d'une attention croissante (Clark 1941, Brown 1954, Taylor 1961).

Ainsi, à partir des données de la littérature, on recense au moins 162 espèces déplacées, dans 49 genres différents (espèces implantées, de façon temporaire ou définitive, en dehors de leur aire de répartition y compris dans des serres). Ce total pourrait atteindre 181 espèces (dans 53 genres) en intégrant les espèces capturées par les services de quarantaine, pour lesquelles on ne dispose pas d'informations précises sur la nature des interceptions (ouvrières isolées, colonies ?) (Annexe 2). Ces taxa appartiennent à 7 des 16

sous-familles actuelles de Formicidae (Myrmicinae, Formicinae, Ponerinae, Dolichoderinae, Cerapachyinae, Pseudomyrmecinae et Myrmeciinae), qui représentent plus de 96 % de la famille (Bolton 1995b). Les autres sous-familles ne sont pas déplacées, sans doute parce qu'elles sont représentées, soit par des espèces relictuelles à distribution très restreinte (Aenictogitoninae, Aneuretinae, Apomyrminae, Leptanilloidinae ou Nothomyrmeciinae), soit par des espèces aux caractéristiques biologiques incompatibles avec un transport anthropique (groupe des fourmis " légionnaires " : Ecitoninae, Dorylinae, Aenictinae et Leptanillinae). La proportion observée pour chaque sous-famille déplacée est proportionnelle à sa contribution à la myrmécofaune globale (Tableau 10), même si les Formicinae semblent sous-représentés par rapport à leur contribution à la faune mondiale. Cette sous-représentation pourrait provenir de l'abondance des taxa arboricoles dans cette sous-famille, ceux-ci semblent moins aptes à être transportés.

Si on se réfère à la classification fonctionnelle établie par Andersen (1990, 1995a, 1997a), les espèces déplacées appartiennent aux catégories des cryptiques, des opportunistes et des Myrmicinae généralistes. Les fourmis introduites sont majoritairement originaires des régions orientale et néo-tropicale (qui sont d'ailleurs les régions les plus riches en Formicidae). Enfin, toutes les zones du monde hébergent des fourmis introduites, mais c'est le Pacifique insulaire qui en a le plus, sans doute en raison d'une pauvreté naturelle initiale en liaison avec l'isolement géographique (Wilson et Taylor 1967a, Morrison 1996a).

Globalement, la règle empirique décrite par Williamson (1996) pour les espèces introduites semble s'appliquer pour les Formicidae déplacées : entre 10 % et 15 % des espèces déplacées et implantées avec succès dans de nouvelles zones (160 espèces) constituent des pestes dans leur région d'introduction (voir la liste des *tramp species* selon Passera 1994).

Mais les modalités et les conséquences du déplacement des fourmis sont très diverses. Un certain nombre d'espèces sont capables de produire des colonies ponctuelles, mais sans pour autant s'implanter durablement dans les nouvelles régions, à moins de conditions anthropiques très particulières (Santschi 1920, Donisthorpe 1927a, Wilson et Taylor 1967a, Ayre 1977, Anonyme 1979, Keall 1980a, b, Brandao et Paiva 1994, Reimer 1994). Si une majorité de fourmis déplacées s'implantent durablement, elles restent néanmoins discrètes voire rares dans leur région d'introduction et paraissent peu agressives pour les milieux colonisés. C'est par exemple le cas de nombreuses fourmis du compartiment de la faune du sol, qui s'intègrent discrètement aux peuplements préexistants : *Hypoponera sp.*, *Ponera sp.*, *Strumigenys sp.* ... (Wilson et Taylor 1967a, Deyrup *et al.* 1988), ou de parasites sociaux comme *Anergates atratulus*, parasite social de *Tetramorium caespitum*, introduit aux États-Unis (Brown 1957). Par contre, quelques espèces sont de redoutables colonisatrices cosmopolites, pour lesquelles il y a non seulement extension de l'aire de répartition mais aussi domination des espaces colonisés et interférences avec les activités et les intérêts de l'Homme : elles se comportent comme des pestes anthropiques. Ces espèces ne sont pas un échantillon aléatoire de l'ensemble des

**Tableau 10** : Contributions respectives des différentes sous-familles à la myrmécofaune mondiale et aux espèces susceptibles d'être dispersées par l'Homme

<b>Sous-Familles de Formicidae</b>	<b>Contribution à la myrmécofaune mondiale *</b>	<b>Contribution aux espèces déplacées par l'Homme **</b>
<b>Myrmicinae</b>	<i>45,89 %</i>	<i>48,77 %</i>
<b>Formicinae</b>	<i>25,77 %</i>	<i>22,22 %</i>
<b>Ponerinae</b>	<i>13,62 %</i>	<i>16,66 %</i>
<b>Dolichoderinae</b>	<i>5,81 %</i>	<i>6,79 %</i>
<b>Cerapachyinae</b>	<i>2,08 %</i>	<i>1,23 %</i>
<b>Pseudomyrmicinae</b>	<i>2,07 %</i>	<i>3,70 %</i>
<b>Myrmeciinae</b>	<i>0,93 %</i>	<i>0,62 %</i>
<b>Autres sous-familles</b>	<i>3,83 %</i>	<i>0 %</i>

\* D'après Bolton (1995b),

\*\* dans le calcul on ne tient pas compte des espèces capturées uniquement par les services de quarantaine.

fourmis déplacées, mais partagent des caractéristiques biologiques et écologiques qui permettent de les regrouper sur une base fonctionnelle, malgré leur diversité taxinomique : ce sont les *tramp species* ou “ espèces vagabondes ” (Passera 1994).

## 2. Les “ tramp species ”

Il s'agit d'une classification fonctionnelle indépendante de la phylogénie et qui associe un ensemble d'espèces taxinomiques très divers. C'est Forel (1911) qui est le premier à dresser une liste de 15 espèces qui ont tendance à devenir cosmopolites sous le contrôle des activités humaines (Tableau 11). Mais ce sont Wilson et Taylor (1967a) qui donnent la première définition formelle du groupe : le critère retenu est “ la capacité à être déplacée par l'Homme dans de nouvelles régions et d'y établir des populations ”. À partir de cette base, ces auteurs dressent une liste de 38 espèces (Tableau 11). Leur définition est reprise et complétée par Hölldobler et Wilson (1990) : “ espèces typiquement polygynes largement distribuées dans le monde par le commerce humain et vivant en association étroite avec l'Homme, pouvant être unicoloniales et pouvant se propager par bouturage ”.

En 1994, Passera donne une définition fonctionnelle du groupe, basée non seulement sur le fort lien aux activités humaines et à l'environnement anthropique mais aussi sur des caractéristiques biologiques communes. Cette définition réduit le nombre d'espèces concernées, formant les “ vraies ” *tramp species* (Tableau 11). Cet auteur retient 8 traits principaux pour décrire leurs sociétés :

- *Réduction ou absence du vol nuptial, avec accouplement intra-nidal et bourgeonnement des nouvelles colonies*
- *Polygynie fonctionnelle* : plusieurs reines sont présentes, elles pondent sans dominance hiérarchique. Il s'agit d'une polygynie secondaire : la cohabitation entre les reines a toujours lieu en présence d'ouvrières (à la différence de la polygynie primaire où il y a fondation par pléométrie sans ouvrières (Herbers 1993))
- *Unicolonialité*, qui correspond selon Bustos et Cherix (1998) à la capacité d'échanger des individus (ouvrières, reines ou couvain) entre plusieurs nids occupant une même zone, voire une même région, sans aucune agressivité intra-spécifique.
- *Tendance à la migration*, il y a déplacement fréquent des nids à la moindre perturbation, ce qui leur permet d'utiliser une gamme vaste de sites même temporaires
- *Agressivité interspécifique exacerbée*
- *Brièveté de la durée de vie des reines*
- *Stérilité des ouvrières*
- *Petite taille et monorphie des ouvrières*

**Tableau 11** : Liste des espèces répondant aux critères de tramps species

D'après Forel (1911)	D'après Wilson et Taylor (1967)	D'après Passera (1994)
<p><b>Dolichoderinae</b> :</p> <p><i>Linepithema humile</i> <i>Tapinoma melanocephalum</i></p> <p><b>Formicinae</b> :</p> <p><i>Anoplolepis gracilipes</i> <i>Paratrechina longicornis</i> <i>Paratrechina vividula</i></p> <p><b>Myrmicinae</b> :</p> <p><i>Cardiocondyla emeryi</i> <i>Monomorium destructor</i> <i>Monomorium floricola</i> <i>Monomorium pharaonis</i> <i>Pheidole megacephala</i> <i>Solenopsis geminata</i> <i>Tetramorium bicarinatum</i> <i>Tetramorium simillimum</i> <i>Tetramorium striatidens</i></p> <p><b>Ponerinae</b> :</p> <p><i>Odontomachus simillimus</i></p>	<p><b>Cerapachyinae</b> :</p> <p><i>Cerapachys biroi</i></p> <p><b>Dolichoderinae</b> :</p> <p><i>Linepithema humile</i> <i>Tapinoma melanocephalum</i></p> <p><b>Formicinae</b> :</p> <p><i>Anoplolepis gracilipes</i> <i>Brachymyrmex obscurior</i> <i>Camponotus variegatus</i> <i>Plagiolepis alluaudi</i> <i>Plagiolepis exigua</i> <i>Paratrechina bourbonica</i> <i>Paratrechina longicornis</i> <i>Paratrechina vaga</i></p> <p><b>Myrmicinae</b> :</p> <p><i>Cardiocondyla emeryi</i> <i>Cardiocondyla nuda</i> <i>Cardiocondyla wroughtoni</i> <i>Monomorium destructor</i> <i>Monomorium floricola</i> <i>Monomorium latinode</i> <i>Monomorium minutum</i> <i>Monomorium pharaonis</i> <i>Monomorium sechellense</i> <i>Pheidole megacephala</i> <i>Quadristruma emmae</i> <i>Solenopsis geminata</i> <i>Strumygenys godeffroyi</i> <i>Strumygenys lewisi</i> <i>Strumygenys rogeri</i> <i>Tetramorium caespitum</i> <i>Tetramorium bicarinatum</i> <i>Tetramorium simillimum</i> <i>Tetramorium striatidens</i> <i>Trichoscapa membranifera</i> <i>Wasmannia auropunctata</i></p> <p><b>Ponerinae</b> :</p> <p><i>Hypoconera eduardi</i> <i>Hypoconera punctatissima</i> <i>Hypoconera opacipes</i> <i>Leptogenys maxillosa</i> <i>Odontomachus simillimus</i> <i>Pachycondyla solitaria</i> <i>Pachycondyla stigma</i></p>	<p><b>Dolichoderinae</b> :</p> <p><i>Linepithema humile</i> <i>Tapinoma melanocephalum</i> <i>Technomyrmex albipes</i></p> <p><b>Formicinae</b> :</p> <p><i>Anoplolepis gracilipes</i> <i>Lasius neglectus</i> <i>Paratrechina bourbonica</i> <i>Paratrechina fulva</i> <i>Paratrechina longicornis</i> <i>Paratrechina vaga</i> <i>Plagiolepis alluaudi</i></p> <p><b>Myrmicinae</b> :</p> <p><i>Cardiocondyla emeryi</i> <i>Cardiocondyla nuda</i> <i>Cardiocondyla wroughtoni</i> <i>Monomorium destructor</i> <i>Monomorium floricola</i> <i>Monomorium pharaonis</i> <i>Pheidole megacephala</i> <i>Wasmannia auropunctata</i></p> <p>Espèces qui ne remplissent pas toutes les conditions</p> <p><b>Formicinae</b> :</p> <p><i>Brachymyrmex obscurior</i></p> <p><b>Myrmicinae</b> :</p> <p><i>Solenopsis invicta</i> <i>Solenopsis geminata</i></p>

La plus importante parmi ces caractéristiques est l'aptitude au mouvement, qui leur permet d'être très opportunistes dans l'utilisation du milieu et aussi de supporter l'instabilité constante des milieux anthropiques alors que la plupart des autres fourmis sont éliminées. La relocation des nids n'est cependant pas un phénomène rare chez les fourmis : un certain nombre d'espèces sont capables de déplacer leur nid à l'occasion d'événements variés, en général une perturbation ou une raréfaction des ressources (Smallwood 1982, Hölldobler et Wilson 1990). Ces déplacements peuvent même être saisonniers comme chez certaines espèces polydomiques, du type *Leptorax sp.* (Herbers 1989). Mais, pour les *tramp species*, la polydomie est extrême et les deux phénomènes se conjuguent : non seulement il y a relocation à la moindre perturbation, mais il existe aussi des variations saisonnières très fortes de la taille des nids (fusion/division des nids). Cette capacité à déplacer rapidement leur nid, leur permet d'être opportunistes dans le choix des sites de nidification et d'utiliser des sites très instables, à faible durée de vie (Hölldobler et Wilson 1990).

L'aspect saisonnier de ces migrations a notamment été observé chez *Linepithema humile*. Newell et Barber (1913), Markin (1970) et Kaufmann (1996) observent des migrations divisionnelles au printemps (le nombre des nids augmente tandis que leur taille diminue) et des migrations de concentration à l'automne (le nombre de nids diminue et leur taille augmente), sans doute en liaison avec des préférences thermiques et la disponibilité en ressources. En période d'élevage des sexués, Benois (1973) et Kaufmann (1996) observent des agrégats montrant uniquement des nymphes dans des endroits ensoleillés, alors que les œufs, larves et reines restent dans des agrégats ombragés. L'unicolonialité renforce les possibilités de mouvement des colonies : au niveau d'une zone, tous les nids peuvent participer aux cycles réguliers ou irréguliers de dispersion et de concentration (Markin (1968) a démontré chez *L. humile* la dispersion rapide, dans les agrégats, d'ouvrières ayant consommé des appâts marqués radioactivement). Ces migrations constantes permettent un brassage aléatoire intense de la population, et compensent sans doute la faible capacité de dispersion des femelles. La propagation par bourgeonnement de nouvelles colonies complète le système de migration et permet la dispersion des reines.

On observe également que les espèces vagabondes ont une large distribution géographique, à l'image de la plupart des envahisseurs biologiques (Williamson 1996). On ne connaît pas d'espèces à distribution localisée qui aient connu un large succès colonisateur, à l'exception peut-être de *Lasius neglectus* (Van Loon *et al.* 1990) dont le statut de "tramp vraie" n'est pas complètement établie (Passera 1994).

L'expansion de l'aire des fourmis vagabondes met en jeu deux mécanismes : l'un permet l'établissement d'un nouveau peuplement, l'autre permet son extension. Le premier est entièrement dépendant des activités humaines, puisqu'il n'y a pas de vol de dispersion et que les femelles inséminées apparaissent incapables de fonder seules, comme cela a été montré chez *L. humile* (Keller et Passera 1989) ou chez *W. auropunctata* (Ulloa-Chacon 1990). Le second est un phénomène lent : on observe un front de progression avec conquête des territoires adjacents à ceux déjà colonisés. L'extension se produirait lorsque les

besoins de la population ont dépassé les capacités alimentaires et les capacités de nidification du territoire déjà conquis (Newell et Barber 1913, Benois 1973). Ce type de progression est lent en moyenne, mais il peut présenter des épisodes brusques lorsque les conditions de milieu changent (Cole *et al.* 1992, Meier 1994). Certains éléments naturels constituent des barrières physiques à cette progression (les cours d'eau), d'autres ralentissent la dispersion (les routes ou autres " déserts ") (Newell et Barber 1913).

### 3. Les caractéristiques biologiques de *Wasmannia auropunctata*

Les caractéristiques biologiques de la fourmi électrique recourent en grande partie celles que l'on vient d'évoquer pour les *tramp species*. Nous les détaillons ici en y ajoutant d'autres particularités qui complètent l'efficacité écologique de cette espèce.

L'espèce est très 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. La polygynie est associée à la stérilité des ouvrières (Ulloa-Chacon et Cherix 1988).

Les sociétés de *W. auropunctata* sont polycaliques. Elles restent ouvertes, ce qui permet d'observer, selon les variations des conditions de milieu, des fusions/divisions des nids avec échanges de couvain, d'ouvrières et de reines (Ulloa-Chacon et Cherix 1989, 1994). L'espèce est unicoloniale et les nids sont donc interconnectés en réseau, sans agressivité entre individus (Ulloa-Chacon 1990). En outre, la fondation est dépendante : les reines sont incapables de fonder seules (Ulloa-Chacon 1990). Une reine vit environ 14 mois, contre environ 45 jours pour une ouvrière et de quelques jours à quelques semaines pour un mâle (Ulloa-Chacon 1990, Jourdan obs. pers.).

Malgré des déplacements plutôt lents, *W. auropunctata* montre une forte capacité à exploiter et à monopoliser les ressources alimentaires, grâce à un recrutement de masse rapide et continu : toute ouvrière disponible à proximité est sollicitée. Dans la nature, il n'est pas rare d'observer de longues colonnes d'ouvrières montant et descendant le long du tronc des arbres et des arbustes (Fabres et Brown 1978, Meier 1994). Cette capacité est renforcée par la sécrétion d'une molécule répulsive qui lui permet d'exclure les espèces de fourmis compétitrices et de monopoliser des ressources alimentaires (Smith 1936, Howard *et al.* 1982, Meier 1994). Cette molécule (le 2,5 diméthyl-3-isopentylpyrazine) est sécrétée par les glandes mandibulaires. Cette substance constituerait également un signal d'alerte pour le recrutement de masse d'autres ouvrières (Howard *et al.* 1982). Cette phéromone appartient à la famille des alkylpyrazines dont la production est largement répandue chez les Formicidae (Formicinae, Dolichoderinae, Ponerinae et Myrmicinae). Il est intéressant de noter que *Linepithema humile* produit une molécule de même type, également sécrétée par les glandes mandibulaires, et apparemment impliquée dans le même type de contexte (Cavill et Houghton 1974 in Howard *et al.* 1982). Cette convergence est très intéressante dans la mesure où ces 2 espèces connaissent un succès colonisateur important, et pour lequel ces substances pourraient intervenir.

L'agressivité interspécifique exacerbée (Clark *et al.* 1982, Howard *et al.* 1982) est accentuée par la présence d'un venin puissant, sans doute à base d'alcaloïdes, comme chez la fourmi de feu (Howard *et al.* 1982). L'appareil piqueur a été décrit par Kugler (1978) : cet auteur a signalé des similarités morphologiques avec l'appareil piqueur des *Solenopsis*, alors que ces 2 genres appartiennent à des tribus distinctes. Signalons également qu'à l'image des *Solenopsis spp* et contrairement à de nombreuses fourmis, *W. auropunctata* utilise son aiguillon et son venin comme un vrai moyen de défense et d'agression contre les autres fourmis, et accessoirement pour la capture de proies (Schmidt 1986). La piqûre est toujours infligée au niveau d'une membrane intersegmentaire, du fait de la faible taille de l'aiguillon (Schmidt 1986).

Le régime alimentaire de *W. auropunctata* est opportuniste et polyphage, avec un large spectre de ressources alimentaires (Clark *et al.* 1982, Lubin 1984, Torres 1984a). Elle préfère les miellats d'homoptères (jusqu'à 60 % du régime alimentaire : Lubin 1984, Clark *et al.* 1982). Par ailleurs, Delabie *et al.* (1994) ont montré que *W. auropunctata* est capable de déplacer et d'établir des populations de cochenilles (*Planococcus citrii*) en plantations de cacao. Rappelons que pour les fourmis qui entretiennent un mutualisme avec les Homoptères, les miellats fourniraient l'apport en carbohydrates, alors que les proies et les cadavres fourniraient les ressources en protéines (souvent ces fourmis tuent ou transportent des cadavres d'homoptères pour compléter leur régime en protéines) (Way 1963). Mais *W. auropunctata* se comporte aussi comme un prédateur très agressif d'invertébrés (Clark *et al.* 1982, Lubin 1984, Torres 1984a) et consomme occasionnellement de la matière organique (excréments et matière en décomposition) (Torres 1984a) ou des éléments végétaux (nectar floral ou extrafloral, graines, fleurs, débris végétaux voire champignons...) (Clark *et al.* 1982, Lubin 1984, Horvitz et Schemske 1984, 1990, Torres 1984a, Meier 1985, 1994). La consommation de graines intervient peu dans le régime alimentaire de *W. auropunctata* (Clark *et al.* 1982, Torres 1984a) par rapport à ce qui s'observe chez d'autres *tramp species*, comme *Solenopsis invicta* aux États-Unis (Ready et Vinson 1995, Morrison *et al.* 1999). Néanmoins, Kaspari (1996b) a montré, en forêt dense au Costa Rica, que *W. auropunctata* intervient de façon non négligeable dans un assemblage de fourmis granivores : elle fait partie des 20 espèces les plus fréquentes parmi un total de 44 espèces impliquées dans la consommation de graines contenues dans des déjections d'oiseaux. Elle montre une préférence pour les graines de petite taille (0,3 à 0,7 mm). Clark *et al.* (1982) signalent une plus grande contribution des éléments végétaux au régime alimentaire de *W. auropunctata* en période sèche (au moins aux Galapagos), soulignant ainsi le grand opportunisme alimentaire de cette espèce. Enfin, *W. auropunctata* consomme fréquemment du nectar extra-floral en région néotropicale, ce qui pourrait constituer une source de carbohydrates alternative aux miellats d'Homoptères. *W. auropunctata* a notamment été observée sur les nectaires extra-floraux de plantes appartenant aux familles suivantes : Broméliacées, Cactacées, Costacées, Leguminosées, Mimosées, Moracées, Orchidacées, Passifloracées, Vochysiées, 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 1997a). Dans ce cadre, *W. auropunctata* participerait à la protection des plantes à nectaires extra-floraux contre les herbivores (Schemske 1980, Oliveira *et al.* 1987, de la Fuente et Marquis 1999). Selon Brandao et Paiva (1994), *W. auropunctata* serait également capable de mettre en œuvre des comportements de cleptobiose : ces auteurs ont observé au Brésil le vol de proies récoltées par une espèce de *Pheidole sp.*, alors que la seule entrée du nid de leurs victimes avait été neutralisée pour éviter tout recrutement de renfort.

L'opportunisme alimentaire est renforcé par une activité continue des colonies : aux Galápagos, Clark *et al.* (1982) ont observé un rythme d'activité continue, avec des ouvrières actives quel que soit le moment de la journée. En outre, on trouve des fourrageuses même lorsqu'il pleut (Tennant 1994, Jourdan obs. pers.).

Très peu exigeante pour les sites de nidification (Torres 1984a, Ulloa-Chacon 1990, Byrne 1994), *W. auropunctata* ne construit pas de véritable fourmilière ou nid. C'est une espèce plutôt terricole pour l'établissement de ses colonies. Elle tolère une large gamme de substrats à la surface du sol, mais elle peut parfois s'établir dans la végétation (Torres 1984a), comme sous les stipes de certains palmiers ou bananiers, (Way et Bolton 1997, Jourdan obs. pers.) ou dans les parties aériennes de végétaux, comme certaines plantes à domaties telles que *Conostegia setosa*, ou des épiphytes telles que *Aechmea bracteata* ou *Tillandsia spp.* (Tennant 1994, Dejean *et al.* 1995, Dejean et Olmsted 1997, Alonso 1998). 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 aux pieds 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 (jusqu'à 30 cm (?) selon Abedrabbo 1994) notamment au pied des arbres (Fabres et Brown 1978) et Ulloa-Chacon (1990) observent une utilisation préférentielle de substrats différents entre saison humide (litière et pierre) et sèche (morceau de bois), c'est-à-dire un refuge vers des substrats plus favorables (plus humides). D'une manière générale, les micro-habitats humides seraient privilégiés (Spencer 1941, Kuznesov 1951, Clark *et al.* 1982). Les agrégats sont très mobiles et déménagent à la moindre perturbation, ce qui leur permet de supporter, entre autres, la proximité de l'Homme (Ulloa-Chacon 1990, Passera 1994).

Tous ces caractères confèrent à *W. auropunctata* une plasticité écologique exceptionnelle, qui la prédispose à être déplacée par l'Homme dans la ceinture tropicale. Bien que les modalités soient encore mal connues, son activité au détriment des faunes locales a déjà été observée aux Galápagos (Clark *et al.* 1982, Lubin 1984) où l'espèce tend à saturer les biotopes envahis (Meier 1994), allant même jusqu'à former " en maints endroits un véritable tapis vivant de fourmis " (Hölldobler et Wilson 1994). Cette monopolisation de l'espace contraste avec la situation observée dans son aire d'origine. En Amérique tropicale, *W. auropunctata* est une fourmi discrète dans les milieux forestiers natifs (Levings 1983,

Horvitz et Schemske 1990, Tennant 1994), elle ne domine jamais les communautés forestières (0,05 à 0,13 nids/m<sup>2</sup> au Costa Rica et au Panama : Levings et Franks 1982, Tennant 1994). Mais, elle peut ponctuellement pulluler et dominer à l'occasion de l'ouverture du milieu (chablis, déforestation, zone agricole) (Moutinho *et al.* 1993, Cabrera et Jaffe 1994, Fowler et Delabie 1994, Perfecto et Snelling 1995, Quiroz-Robledo et Valenzuela-Gonzalez 1995). Cover (in Tennant 1994) a observé au Pérou des densités supérieures dès qu'il existe des "trous" dans la canopée. Elle peut devenir dominante dans les milieux anthropiques et perturbés : pâturages, plantations de café ou de cacao, bord de routes, zones secondaires, zones urbaines... (Delabie et Fowler 1993, Moutinho *et al.* 1993, Majer *et al.* 1994a, 1997, Delabie *et al.* 1998). En dehors des phénomènes compétitifs avec les autres espèces de fourmis, les facteurs abiotiques pourraient donc jouer un rôle dans l'intensité de son expression (Fowler et Delabie 1993, Meier 1994).

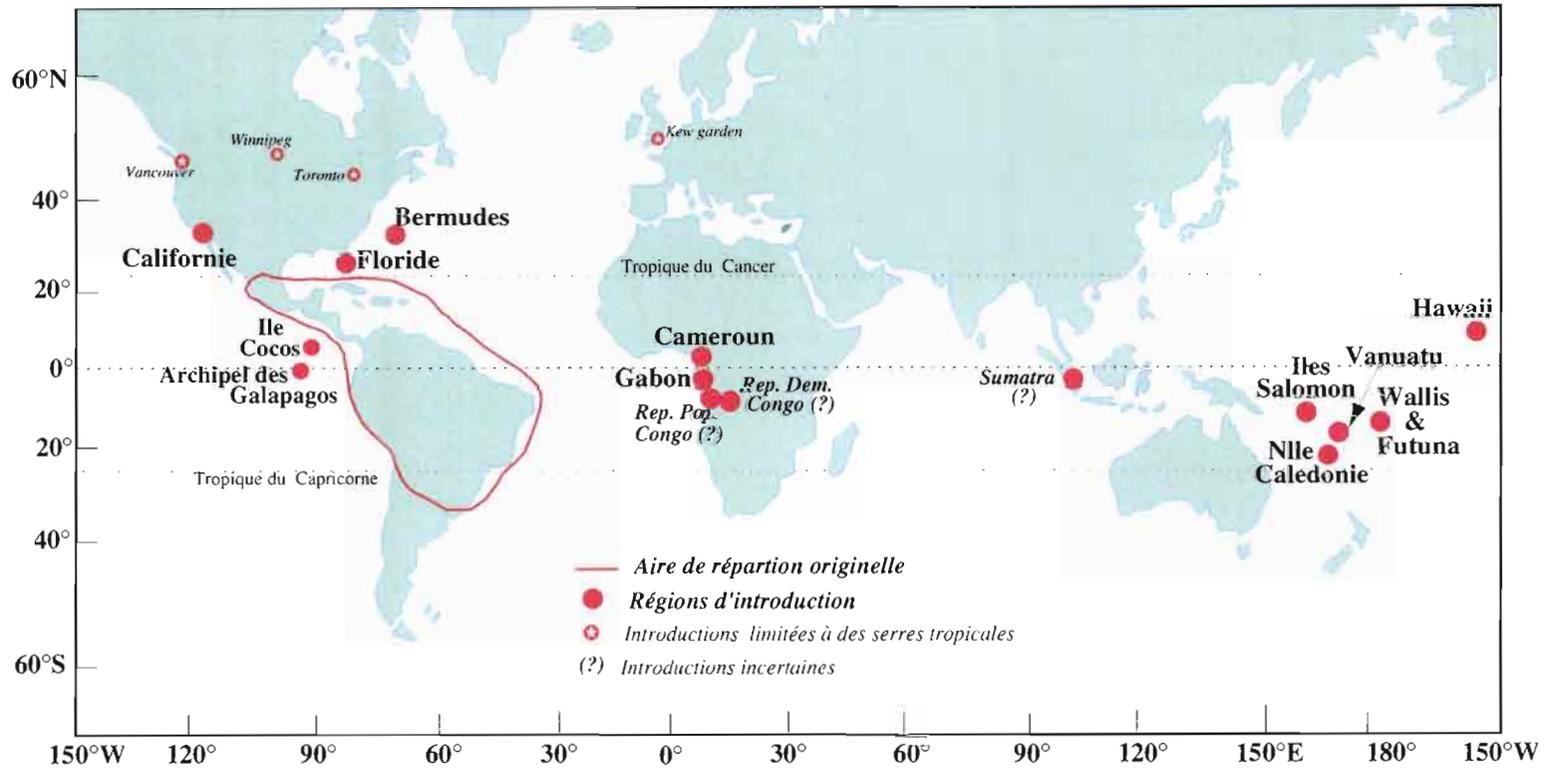
## **II. Aire originelle de distribution et zones d'introduction**

Originnaire d'Amérique Tropicale, *Wasmannia auropunctata* est l'espèce du genre qui a la plus grande aire de répartition géographique (Kempf 1972, Brandao 1991) : elle se rencontre naturellement depuis les Caraïbes jusqu'au Nord de l'Argentine en passant par l'Amérique Centrale (depuis le Sud du Mexique), principalement en plaine mais aussi en altitude, jusqu'à au moins 1000-1100 m comme observé en Colombie ou en république Dominicaine (Fabres et Brown 1978), voire 1500 m comme au Costa Rica (Longino et Nadkarni 1990).

Au cours des dernières décennies, elle a été répandue accidentellement par l'Homme dans la ceinture tropicale du globe (Figure 21) et l'on peut aujourd'hui la considérer comme pantropicale.

Elle est présente aux Bermudes (Hilburn *et al.* 1990), en Californie (Nickerson 1983), en Floride (Wheeler, 1929, Spencer 1941), au Cameroun (De Miré 1969) et au Gabon depuis 1914 (Santschi 1915). Dans le Pacifique, on la rencontre dans l'archipel des Galápagos (Siberglied 1972), sur l'île Cocos au large du Mexique (Forel 1902b), aux îles Salomon depuis le début des années 60 (Macfarlane in Waterhouse et Norris 1989), en Nouvelle-Calédonie avant 1972 (Fabres et Brown 1978), à Wallis et Futuna (Gutierrez 1981), au Vanuatu (Chazeau comm. pers.) et enfin à Hawaï (VanGelder comm.pers.). Elle serait également présente sur l'île de Sumatra (Bruneau de Miré comm. pers.) et au Congo dans la région de Pointe Noire (Veysseyre comm. pers.). Enfin, elle aurait été observée dans l'ex-Zaïre par Meer Mohr (1927 in Fowler *et al.* 1994). On trouvera à l'annexe 3 le détail de ces introductions.

Des populations ont été observées ponctuellement dans des jardins botaniques ou zoologiques : par exemple, dans des serres tropicales à Kew Garden près de Londres (en 1927, elle y était même la plus commune Donisthorpe 1927a), à Winnipeg (Ayre 1977), en Colombie Britannique (Naumann 1994) ou encore au Zoo Toronto (Anonyme 1979). Mais



**Figure 21** : Répartition géographique de *Wasmannia auropunctata*

aucune population spontanée ne semble pouvoir s'établir dans ces localités en raison de la rigueur de l'hiver, *W. auropunctata* ne supportant qu'un climat tropical ou subtropical (Creighton 1950).

Dans le Pacifique, elle est régulièrement interceptée par les services de quarantaine, ce qui confirme son caractère de *tramp species* : à Hawaii (Wilson et Taylor 1967a), en Nouvelle-Zélande (Keall 1980b) et en Australie (Wilson et Taylor 1967a).

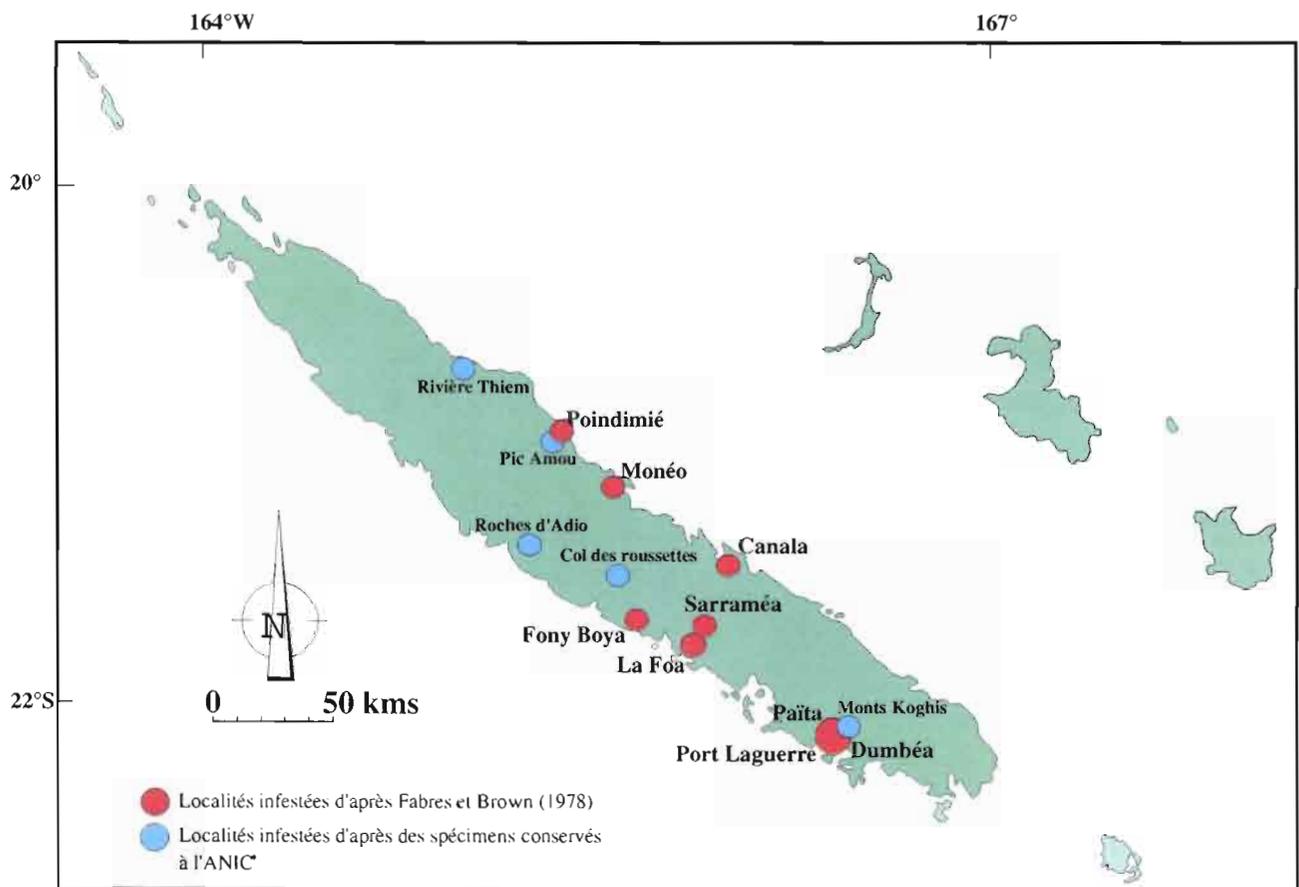
### **III. Historique de l'invasion de la Nouvelle-Calédonie : milieux anthropiques et milieux primaires**

“ ...Là-bas sur la côte, où pullulent les petites fourmis électriques... ”  
D. Gorodé 1985

#### **A. Origine de l'invasion**

L'introduction accidentelle de *Wasmannia auropunctata* en Nouvelle-Calédonie a vraisemblablement eu lieu entre 1960 et 1970. Elle a été signalée pour la première fois en 1972 à Port Laguerre (Côte Ouest), puis en 1974 à Monéo (Côte Est), alors qu'elle était absente en janvier 1955 (E.O. Wilson comm. pers.). En 1978, lorsque Fabres et Brown publient la première note à son sujet, elle semble sporadiquement distribuée sur le territoire : seuls quelques foyers isolés sur la côte Ouest et sur la côte Est ont été identifiés (Figure 22). La plupart de ces sites correspondent à des sites anthropiques (habitations, jardins, zones maraîchères, plantations de café) et un seul site en milieu naturel (Fony Boya). Mais l'étude de spécimens récoltés la même année par Peck et Peck et par Kuschel (Australian National Insect Collection) laisse penser que l'espèce était déjà bien établie et plus largement distribuée dans la nature dès cette époque (Figure 22).

Différentes hypothèses peuvent expliquer son introduction accidentelle : avec l'importation de grumes, de plantes ou de marchandises en provenance d'Amérique Tropicale. L'hypothèse la plus sérieuse serait une arrivée sur le territoire par l'intermédiaire de lots de mycorhizes destinés aux plantations de pins Caraïbe (*Pinus caribæa* var *hondurensis* (Wild)). Les premiers essais d'implantation de cet arbre datent de 1957, à partir de l'importation de graines seules (Cremière et Ehrhart 1990). L'échec de ces premiers essais conduit, à partir de 1963, à de nouvelles tentatives avec importation simultanée de lots d'organismes symbiotiques en provenance du Honduras ou du Costa Rica (Lemire Pecheux 1996). On peut imaginer que certains lots aient été contaminés par *W. auropunctata*, d'autant que le site de Port Laguerre (première localité où l'espèce a été signalée) est un lieu où des pépinières ont été mises en place. La faible taille de cette fourmi, associée à son mode de fondation, permettent de 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, processus assez général pour les invasions par des insectes sociaux (Moller 1996).



\*Spécimens récoltés par Peck et Peck en 1978, par Kuschel en 1978 et conservés à Canberra, à l'Australian National Insect Collection

**Figure 22** : Répartition des localités infestées par *Wasmannia auropunctata* en 1978

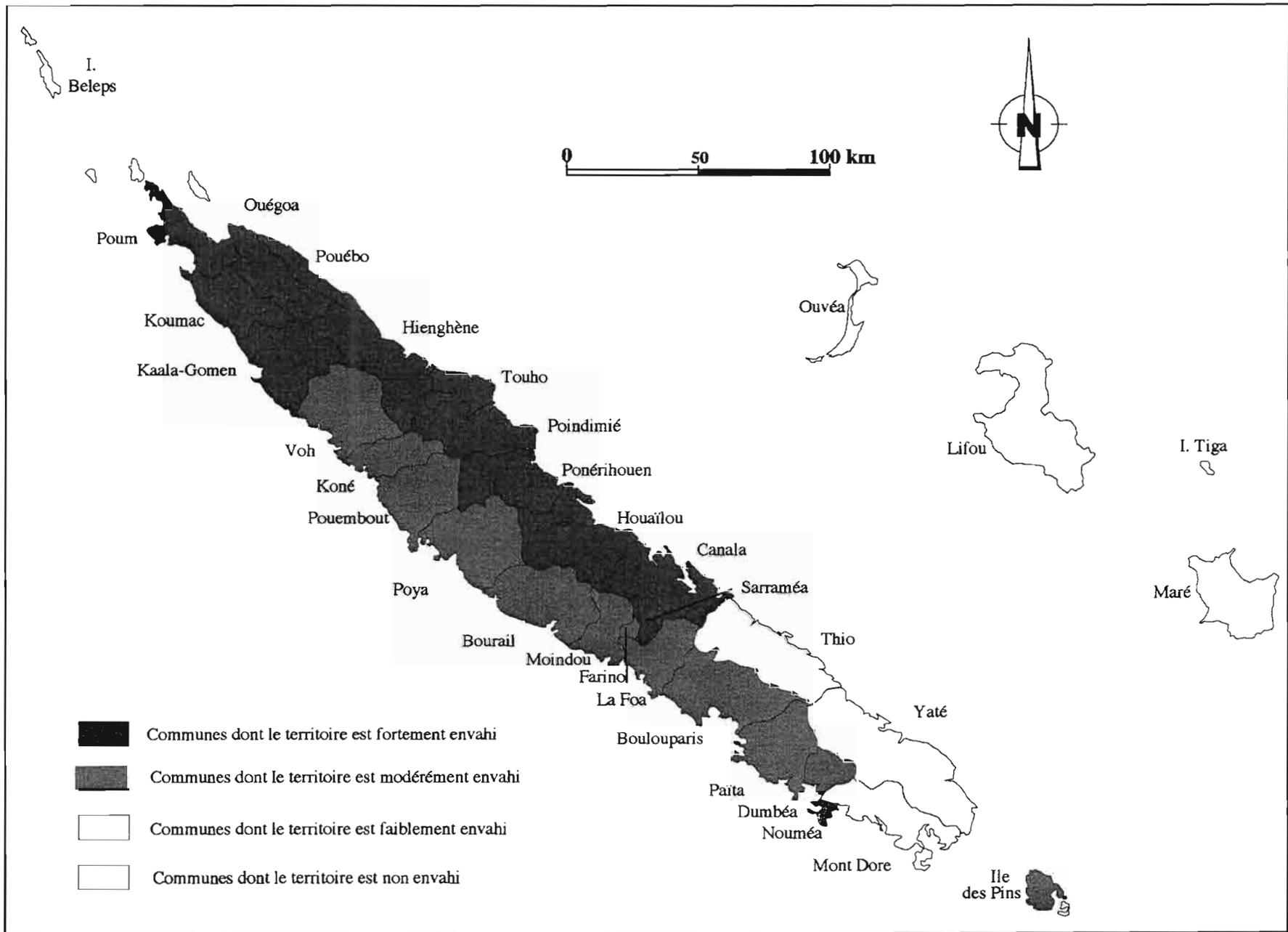
Moins de 25 ans ont été nécessaires à *W. auropunctata* pour se disperser dans la quasi-totalité de l'archipel : les 33 communes de la Grande Terre, les Iles Loyauté, l'Île des Pins et même l'île de Walpole, pourtant très isolée et inhabitée. Seules les îles Belep et Tiga semblent encore épargnées, ainsi que plupart des îlots du lagon. Compte tenu de la faible capacité de propagation des reines, 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 Caraïbe (Kohler 1984) ou la relance de la filière café auprès des populations Mélanésiennes à partir de 1978 (Kohler et Pillon 1987) ont notamment pu favoriser son extension.

Néanmoins, à l'occasion de pluies fortes, on observe à la surface de certains cours d'eau des amas dérivants plus ou moins compacts de *W. auropunctata* vivantes. Ces amas peuvent être ou non supportés par des débris végétaux. Cette flottaison a pu permettre ponctuellement la colonisation de certains territoires (zones d'habitations dans la région de Ponérihoun : Cochereau comm. pers.). Ce phénomène est connue pour plusieurs espèces de fourmis d'Amérique tropicale (Jaffé 1993) et il a été établi que ce type de flottaison permet la colonisation de nouveaux territoires pour *S. invicta* (Morill 1974) et *L. humile* (Barber 1916) aux États-Unis. Des agrégats flottants de *W. auropunctata* ont également été observés à près d'1 km du rivage, dérivant sur le lagon Sud (Hannecart comm. pers.). Avec des éléments végétaux de plus grande taille (bois flotté), 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). Si ce processus souligne un risque de colonisation des îlots proches du littoral néo-calédonien, il n'explique pas la colonisation de l'île Walpole beaucoup trop éloignée, pour laquelle on retient l'implication humaine.

### **B. Invasion des milieux natifs**

Le territoire calédonien n'est cependant pas complètement envahi. Il subsiste de nombreuses 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 Ouest, les massifs du Humbolt et du Kouakoué, ou le massif micashisteux du Nord-Est (Mont Colnett, Mont Ignambi). La Figure 23 schématise l'intensité du phénomène invasif, dont l'ampleur variable met en évidence l'influence de l'Homme : les communes 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. Les travaux de Guilbert *et al.* (1994) et Guilbert (1994) ont attiré l'attention sur cette invasion et nous avons, dans un travail préliminaire, établi que les habitats sur roches ultrabasiques sont aussi envahis (Jourdan 1997), malgré leur résistance naturelle générale (Jaffré *et al.* 1994, Chazeau 1997). Des spécimens examinés dans les collections de l'ANIC (Australian National Insect Collection) permettent d'établir que le phénomène n'est pas récent : en



**Figure 23** : Carte schématique de l'intensité d'invasion par *Wasmannia auropunctata* en 1996. Dans la plupart des communes, l'infestation se limite aux zones côtières ou de plaines. Le code couleur fait référence à une échelle arbitraire d'intensité, déterminée par le degré de nuisance perçue par les populations humaines

1984, Monteith et Cook récoltaient des ouvrières en milieu ultrabasique (réserve forestière de la Thy, Rivière des Pirogues).

*W. auropunctata* n'est pas limitée aux plaines : des populations ont été observées jusqu'à 400 m d'altitude aux Monts Koghi, dans le Sud, et à plus de 600 m d'altitude au Mont Panié, dans le Nord. L'examen des collections de l'ANIC complète nos observations de terrain : elle a été récoltée à 500 m d'altitude au col des Roussettes, et déjà aux Koghis, par Peck et 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. Comme une très faible surface du territoire est située au-dessus de 900 m, il est donc acquis que l'altitude ne constitue pas une barrière à l'expansion de l'envahisseur.

### C. Les nuisances

*“ 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 J. M. Kohler, 1984*

L'invasion de *Wasmannia auropunctata* a une incidence sensible sur les activités humaines, directement ou de manière induite.

#### ● Perturbations directes

Elles sont liées à sa piqûre très irritante qui lui vaut des noms vernaculaires évocateurs : “ *little fire ant* ” pour les anglophones, “ *abdelaya* ” pour les hispanophones, “ *formiga pixixica* ” pour les brésiliens, “ *petite fourmi de feu* ” aux Antilles Françaises, “ *albayalde* ” à Porto Rico, “ *tchabe* ” au Cameroun, “ *hormiga colorada* ” aux Galapagos, ou encore “ *fourmi électrique* ” en Nouvelle-Calédonie. Ces perturbations sont de 2 ordres :

⇒ *Perturbations économiques*

\* Le maraîchage, l'arboriculture, la caféiculture où les travaux agricoles (cueillette) sont fortement perturbés (Spencer 1941, Wolfenbarger 1947, Osburn 1948). La désaffection pour la caféiculture en Nouvelle-Calédonie est souvent imputée à l'invasion du territoire par la fourmi électrique (Deloumeau 1995).

\* On estime que l'invasion a, ou aura à terme, un impact sur le tourisme, puisque les sites les plus envahis ont tendance à être évités par l'Homme. En particulier lorsque ces sites sont aménagés à des fins touristiques, la désaffection du public peut se solder par un coût économique, par perte d'usage d'infrastructure. Une évaluation de cette désaffection, semblable à celle menée au Texas avec *S. invicta* (Erwin et Tennant 1990), devrait être entreprise.

**Tableau 12** : Liste des Homoptères pour lesquels un mutualisme avec *W. auropunctata* a été observé

Espèces d'Homoptères observées	Plantes hôtes	Régions	Références bibliographiques
<b>Aphidae</b> : <i>Aphis gossypii</i>	sur Cotonnier ( <i>Gossypium sp.</i> )	<b>République Dominicaine</b>	<i>Menozzi et Russo (1931)</i>
<b>Coccidae</b> : <i>Pseudococcus sp.</i>	sur <i>Inga vera</i> en caferaias		
<b>Coccidae</b> : <i>Saissetia sp.</i>		<b>Cameroun</b>	<i>Bruneau de Miré (1969)</i>
<b>Psylloidea</b> : <i>Mesohomotoma sp.</i>			
<b>Psylloidea</b> : <i>Phacopteron sp.</i>	sur Okoumé ( <i>Aucoumea klaineana</i> )		<i>Grimaldi (in Bruneau de Miré 1969)</i>
<b>Coccidae</b> : <i>Pseudococcus spp.</i>	sur Cacao ( <i>Theobroma sp.</i> )		<i>Muller et al. (1970)</i>
<b>Fulgoroidea</b> : <i>Tarophagus proserpina</i>	sur Taro ( <i>Colocasia spp.</i> )	<b>Wallis et Futuna</b>	<i>Gutierrez (1981)</i>
<b>Aphidae</b> : <i>Toxoptera citricida</i>	sur Citronnier ( <i>Citrus spp.</i> )	<b>Porto Rico</b>	<i>Michaud (1998)</i>
<b>Aphidae</b> : <i>Toxoptera aurentii</i>	sur Agrumes	<b>Floride</b>	<i>Nielsson et al. (1971)</i>
<b>Coccidae</b> : <i>Planococcus citri</i>	sur Cacao ( <i>Theobroma sp.</i> )	<b>Brésil</b>	<i>Delabie et al. (1994)</i>
	sur Agrumes ( <i>Citrus spp.</i> )	<b>Floride</b>	<i>Spencer (1941)</i>
	sur Café ( <i>Coffea sp.</i> )	<b>Porto Rico</b>	<i>Smith (1936)</i>
<hr/>			
<b>Coccidae</b> : <i>Cerastoplastes ceriferus</i> et <i>C. rubens</i>	sur Manguier ( <i>Mangifera indica</i> ), Jamelonier ( <i>Syzygium lateriflorum</i> ), Niaouli ( <i>Melaleuca quinquenervia</i> ), "Acajou" ( <i>Semecarpus atra</i> ), <i>Pinus</i> <i>Caraibeae</i> et <i>Citrus spp.</i>	<b>Nouvelle-Calédonie</b>	<i>Cochereau (comm. pers.)</i>
<i>Coccus viridis</i>	sur <i>Citrus spp.</i> , Frangipanier ( <i>Plumeria</i> <i>alba</i> ), <i>Coffea spp.</i>		
<i>C. elongatus</i>	sur <i>Citrus spp.</i>		
<i>Pulvinaria psidii</i> & <i>Pulvinaria sp.</i>	sur Frangipanier ( <i>P. alba</i> ), <i>Coffea spp.</i> , Goyavier ( <i>Psidium guajava</i> )		
<i>Saissetia nigra</i>	sur <i>Citrus spp.</i> , Frangipanier ( <i>P. alba</i> ) et <i>Coffea spp.</i>		
<i>Saissetia hemisphaerica</i>	sur <i>Coffea spp.</i>		
<b>Aphidae</b> : <i>Aphis sp.</i> ( Pucerons noirs)	sur Manguier ( <i>M. indica</i> )		<i>Jourdan (obs. pers.)</i>
<b>Psyllidae</b> : espèce indéterminée	sur <i>Acacia spirorbis</i>		<i>Chazeau et al. (1997)</i>

\* *W. auropunctata* peut perturber des installations électriques, à l'image de ce qui a déjà été observé avec *Solenopsis invicta* aux États-Unis (Vinson et Mc Kay 1990), *Lasius emarginatus* (Jolivet 1986) et *L. niger* (Passera comm. pers.) en France, ou *Technomyrmex albipes* en Nouvelle-Zélande (Little 1984). Ainsi, en Nouvelle-Calédonie, on a répertorié l'accumulation de fourmis dans certains appareils (transformateurs, relais téléphoniques...) ou boîtiers de connexion (arrosage automatique...), ce qui peut même provoquer des courts-circuits (Hannecart comm. pers.). Les fourmis pourraient être attirées par les champs électro-magnétiques (Vinson et Mc Kay 1990).

\* Enfin, des témoignages font état de conséquences sur l'élevage (Cochereau comm. pers.) : prédation sur de jeunes lapereaux et poulets, exclusion du bétail de certaines aires de pâturages envahies, aveuglement de chats et de chiens domestiques par conjonctivite résultante de piqûres répétées - phénomène également rapporté par Wetterer (1997b) aux Iles Salomon -. Mais en l'absence d'enquête zootechnique ou vétérinaire, il est difficile d'évaluer l'importance de la nuisance en ce domaine. On remarquera que des atteintes similaires ont été décrites cliniquement (ulcérations de la conjonctive) aux États-Unis sur des veaux, en réponse à la piqûre de la fourmi envahissante *Solenopsis invicta* (Joyce 1983 in Jemal et Hugh-Jones 1993).

⇒ *Problèmes de santé publique*

\* *W. auropunctata* pénètre facilement dans les maisons et peut y établir des nids (Spencer 1941, Klotz *et al.* 1995, Delabie *et 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 (Fowler *et al.* 1993, Bueno et Fowler 1994), mais l'incidence sanitaire de contamination par des fourmis est controversée (Passera comm. pers.). En Nouvelle-Calédonie, elle pose des problèmes en habitat traditionnel mélanésien où elle est capable d'établir des nids et interférer alors avec la vie des habitants.

\* Sa piqûre douloureuse pose un problème sanitaire direct : il y a une réaction cutanée qui peut durer plusieurs jours, avec des démangeaisons plus ou moins intenses. Chez certains sujets, des phénomènes allergiques ont été signalés (hypersensibilisation à la piqûre : Spencer 1941, Cochereau comm. pers.), sans jamais avoir la gravité observée pour *S. invicta* aux États-Unis (Jemal et Hugh-Jones 1993, Vinson 1997) ou pour certaines *Myrmecia sp.* en Australie (Shattuck 1999), où l'allergie peut aller jusqu'à nécessiter l'hospitalisation du sujet voire entraîner la mort de la victime.

● **Perturbations induites**

*W. auropunctata* est impliquée dans de nombreuses relations mutualistes avec une large gamme d'Homoptères. Ce mutualisme avec les Homoptères s'observe en Nouvelle-Calédonie comme ailleurs (Tableau 12). Ce mutualisme se traduit par des



**Figure 23bis:** Explosion de fumagine dans un paysage néo-calédonien  
(Source : Cochereau)

problèmes phytosanitaires : attaques des cultures par les Homoptères protégés par la fourmi (voir ce qui est décrit en plantations de cacao au Brésil : Delabie 1990, Delabie *et al.* 1994), mais aussi par une action spectaculaire sur les paysages, en particulier en savanes (Figure 23<sup>bis</sup>). On y observe des “ explosions ” de fumagine, de plus en plus fréquentes et de plus en plus importantes, en particulier en saison sèche : la surface des feuilles des niaoulis se couvre d'un feutrage mycélien noir, prolifération d'un ascomycète (*Meiola sp.*) sur des miellats abondants, conséquence des pullulations de la cochenille *Cerastoplastes rubens* mutualiste de *W. auropunctata* (Cochereau comm. pers). Ce phénomène est classique, il peut être observé ponctuellement à l'occasion de la pullulation de nombreux Homoptères sur de nombreuses variétés d'arbres et d'arbustes, en association avec plusieurs autres espèces de fourmis mutualistes. Mais, on remarque ici la constante implication de *W. auropunctata*, qui semble directement responsable de cette prolifération explosive par son efficacité à exploiter et protéger les pullulations d'Homoptères. Des explosions de fumagine liées à plusieurs autres cochenilles ont été aussi observées sur des fruitiers (manguiers, frangipaniers, citronniers...), toujours en présence de *W. auropunctata*. La présence de fumagine signale la présence de fortes populations de l'envahisseur et souligne l'ampleur du phénomène invasif dans le paysage calédonien. En outre, la répétition de ces pullulations spectaculaires pourrait affaiblir les végétaux qui en sont victimes avec des conséquences inconnues pour le devenir des écosystèmes et des paysages.

Cochereau et Potiaroa (1995) signalent aussi l'interférence de *W. auropunctata* avec un programme de lutte biologique en plantations de café : prédation lors de l'émergence de l'hyménoptère auxiliaire *Cephalonomia stephanoderis*, introduit contre le scolyte du grain de café *Hypothenemus hampei*.

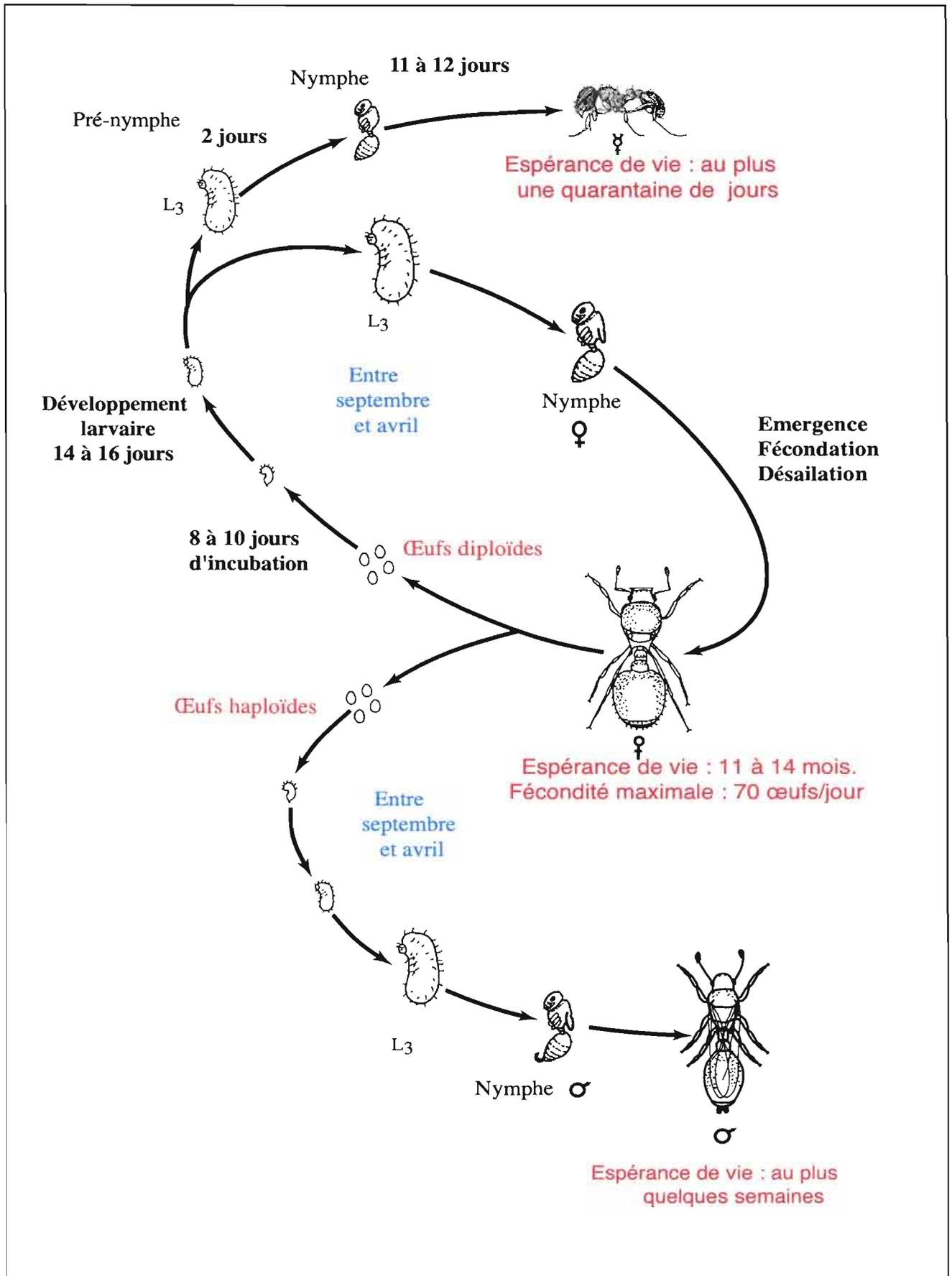
L'action de cette petite myrmicyne n'est pas toujours néfaste, puisqu'elle se comporte parfois en véritable auxiliaire de lutte biologique et peut éliminer certains parasites agricoles.

Selon Menozzi et Russo (1931), elle fournirait une protection contre certaines cochenilles en plantations de café en République Dominicaine (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 une espèce de Miridae (*Sahlbergella singularis*), déplaçant la fourmi de plantations en plantations malgré la nuisance de sa piqure (Bruneau de Miré 1969). La protection offerte par *W. auropunctata* à certaines *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 *et al.* 1970).

Aux îles Salomon, MacFarlane (in Waterhouse et Norris 1989) signale une prédation efficace contre une autre Miridae (*Amblyopelta cocophaga*) sur cocotier.

En Martinique et en Guadeloupe, Jaffe *et al.* (1991) proposent d'utiliser *W. auropunctata* comme auxiliaire contre des charançons du citronnier *Diaprepes sp.*



**Figure 24 :** Cycle de développement des différentes castes de *Wasmannia auropunctata* (modifié d'après Ulloa-Chacon et Chérix 1988)

(prédation exercée sur les œufs et le premier stade larvaire) alors qu'au Vénézuéla, Goitia et Cerda (1998) indiquent que *W. auropunctata* pourrait être utilisée comme prédateur du charançon du bananier *Cosmoplites sordidus*.

Au Brésil, Majer et Delabie (1993) envisagent une utilisation potentielle en plantations de cacao. Pollard et Persad (1991) proposent de l'utiliser contre le psylle du faux mimosa *Heteropsylla cubana*.

Signalons toutefois la variabilité et l'ambiguïté des relations entretenues avec les psylles : en Nouvelle-Calédonie, *W. auropunctata* semble favoriser une espèce inféodée aux Gaïacs (*Acacia spirorbis*) dans les zones sclérophylles (Chazeau *et al.* 1997) et Bruneau de Miré (1969) fait état de la protection de 2 espèces de psylles sur okoumé et cacao (Tableau 12).

Néanmoins, son efficacité d'auxiliaire biologique est controversée : Souza *et al.* (1998) estiment au contraire que *W. auropunctata* ne permet pas le contrôle des phytophages en plantations de cacao au Brésil, en raison de fortes fluctuations saisonnières de ses effectifs.

#### **IV. Cycle biologique et vol nuptial de *Wasmannia auropunctata* : état des connaissances et compléments acquis en Nouvelle-Calédonie**

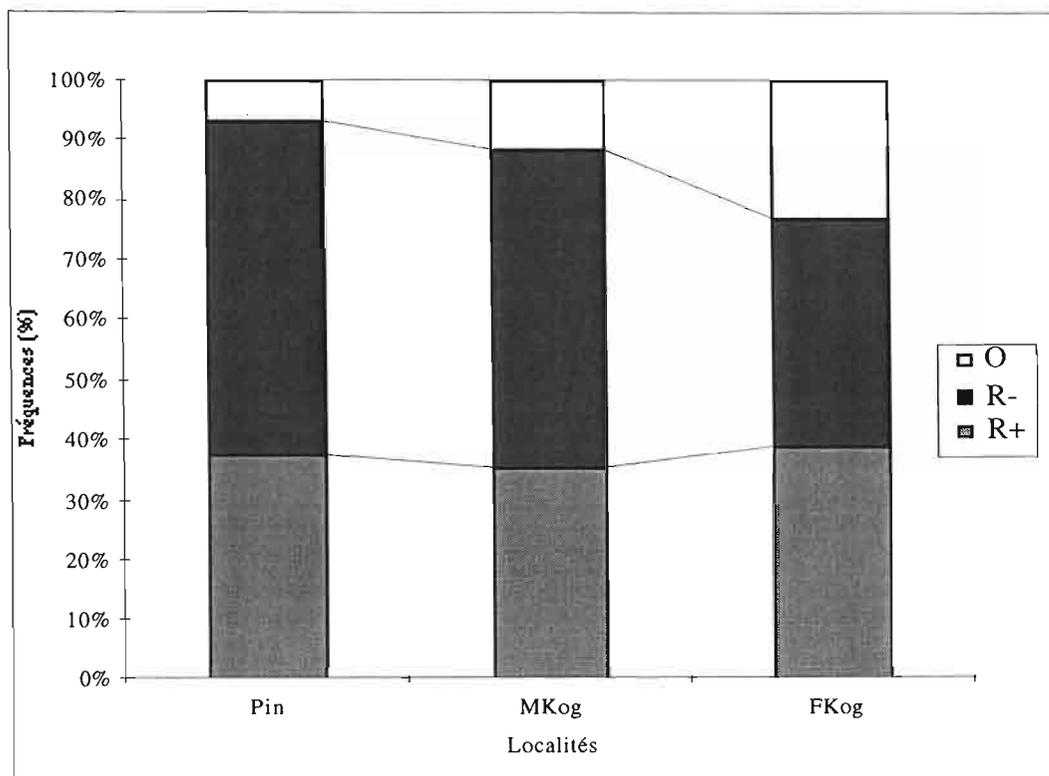
##### **A. Cycle de développement : durée du cycle, production des sexués et fusion/division des colonies**

Le développement post-embryonnaire de *Wasmannia auropunctata* comprend 3 stades larvaires, suivis d'une nymphe nue (Figure 24). Le déterminisme de la caste de l'individu (reine ou ouvrière) interviendrait au cours du troisième stade. La durée du développement est de 35 à 40 jours pour l'ouvrière, mais n'est pas établie précisément pour les mâles et les femelles (plus de 50 jours) (Ulloa-Chacon 1990, Jourdan non publié).

##### **1) Observations en Nouvelle-Calédonie**

Des observations réalisées au cours de 2 cycles annuels, dans la nature, nous ont permis de noter la production de couvain sexué (L3) depuis la fin août jusqu'aux mois de mars-avril. De femelles ailées sont présentes entre septembre-octobre et avril-mai, les mâles seulement entre septembre-octobre et janvier-février. Cette période couvre près de 8 mois de l'année.

On ne peut à proprement parler de nids chez *W. auropunctata*, mais plutôt d'agrégats qui, à l'échelle d'une zone, constituent une colonie "composée". Comme pour les autres espèces vagabondes, l'extrême polygynie et l'unicolonialité des sociétés rendent les limites des nids très floues, les colonies apparaissent très diffuses, constituées par un ensemble de sous-unités interconnectées. Comme Ulloa-Chacon (1990), on observe sur le



(Pin=Forêt Sclérophylle, Mkog= Maquis ultrabasique, Fkog=Forêt dense sur ultrabasique)

**Figure 25** : Fréquences des 3 types d'agrégats, observées en Octobre 1996, dans les 3 zones étudiées

**Tableau 13** : Paramètres de distribution des agrégats dans chacun des 3 milieux étudiés (Octobre 1996)

	Pin	MKog	FKog
<b>ID des nids (Var/moy)</b>	0,66	0,74	0,66
<b>Indice de Green (mesure de l'agrégation des nids)</b>	-0,018	-0,014	-0,017
<b>Test de conformité du Khi<sup>2</sup></b> $\chi^2=ID (n-1)$ <b>n= 20, dl=19</b>	$\chi^2=12,60$ p<0,001	$\chi^2=14,03$ p<0,001	$\chi^2=12,50$ p<0,001

(Pin=Forêt Sclérophylle, Mkog= Maquis ultrabasique, Fkog=Forêt dense sur ultrabasique)

**Tableau 14** : Résultats des dénombrement de nids et de reines, réalisés en Octobre 1996, dans les 3 milieux étudiés (n= 20 quadrats/milieu)

	Pin	MKog	FKog
<b>Nbre agrégats R+</b>	28 * ‡	6 *	5 *
<b>Nbre agrégats R-</b>	42 * ‡	9 *	5 *
<b>Nbre agrégats O</b>	5	2	3
<b>Nbre total de nids</b>	<b>75</b>	<b>17</b>	<b>13</b>
<b>Nbre moyen de nids/m<sup>2</sup></b>	3,75±1,58	0,85±0,79	0,65±0,65
<b>Nbre total de reines</b>	<b>86</b>	<b>10</b>	<b>7</b>
<b>Nbre moyen de reines/nid</b>	1,15±2,30	0,59±0,91	0,54±0,75
<b>Nbre moyen de reines/m<sup>2</sup></b>	4,3±5,75	0,5±1,24	0,4±0,73

(Pin=Forêt Sclérophylle, Mkog= Maquis ultrabasique, Fkog=Forêt dense sur ultrabasique)

\* présence de couvain de sexués dans au moins un agrégat (L3 ou nymphes)

‡ présence de sexués ailés récemment émergés dans au moins un agrégat

terrain 3 types d'agrégats : avec reines et couvain (R+), sans reines mais avec du couvain (R-) ou uniquement composés d'ouvrières (O). Des observations réalisées au cours des différentes saisons nous ont permis d'observer la présence de ces 3 catégories pendant toute l'année, mais leurs proportions respectives varient au cours du temps. En saison chaude et humide (décembre-avril), il y a peu d'agrégats R-. Par contre en saison sèche et fraîche (Août-Novembre), les agrégats R- sont dominants. En outre, en saison fraîche, les agrégats semblent moins nombreux et leur taille plus importante (plus de spécimens présents). Toutefois, il ne nous a pas été possible de préciser quantitativement ces variations saisonnières. Néanmoins, nous avons évalué la densité et la distribution des peuplements de *W. auropunctata* en Octobre 1996 (i.e. pendant la saison sèche et chaude) dans 3 conditions de milieu. Cela nous permet d'avoir une idée de la pression de l'envahisseur sur les milieux pendant la période de l'année où son abondance est la plus faible dans la nature et où l'on assiste au démarrage de la production de sexués (d'après les observations ponctuelles de terrain et d'après les observations du chapitre 3).

*Matériel et méthodes.* Dans 3 milieux différents (forêt sclérophylle, forêt dense sur ultrabasique et maquis sur ultrabasique), nous avons évalué la densité et la distribution spatiale des agrégats à partir de leur dénombrement au niveau de quadrats (1m\*1m), distribués au hasard dans les stations. Les parcelles étudiées correspondent aux sites envahis utilisés dans le chapitre 3 (se reporter à ce chapitre pour leur description). Dans chaque parcelle, 20 quadrats ont été explorés. Nous avons également évalué la contribution des différents types d'agrégats (O, R+, R-) et noté la présence ou non de couvain sexué.

*Résultats.* Dans chaque milieu, nous avons caractérisé la distribution spatiale des nids à partir du calcul de l'indice de dispersion ( $ID = \text{Var}/\text{Moy}$ ). Puis nous avons réalisé un test de conformité du  $\chi^2$  (avec  $\chi^2 = ID(n-1)$ , puisque  $n < 30$ ), afin de voir si la distribution observée est conforme à la distribution théorique à laquelle elle se rapporte. Nous avons aussi utilisé l'indice de Green, formule pour évaluer l'agrégation des nids. Les résultats sont présentés dans le tableau 13. Dans les 3 milieux, la distribution observée des nids ne diffère pas significativement d'une distribution de Poisson : les nids sont distribués au hasard et il n'y a pas d'agrégation entre eux, au moins pendant la saison sèche, où les populations sont les plus faibles.

Si les 3 catégories d'agrégats sont présentes (O, R+, R-) dans les milieux, leur contribution aux peuplements est différente (figure 25). Les proportions de chaque catégorie sont à peu près identiques dans les 3 habitats. On s'aperçoit que les agrégats R+ constituent environ le tiers des agrégats rencontrés (>35 %), quel que soit le milieu. Les agrégats R- sont majoritaires (fréquence > 50 %) en forêt sclérophylle et en maquis minier, leur contribution est plus faible en forêt dense mais égale à celle des agrégats R+ (plus de 38 %). Les agrégats constitués seulement d'ouvrières participent peu en forêt sclérophylle et en maquis, mais représentent plus de 20 % du total en forêt dense. Cette observation est

cependant à mettre en perspective avec la faible densité observée en forêt dense. D'ailleurs, le peuplement de Pindaï apparaît plus dense et plus riche en reines (Tableau 14). Nous avons alors comparé les 3 peuplements pour voir si les différences sont significatives. Pour se faire nous avons réalisé des analyses de variance, après avoir transformé les données en  $\sqrt{x+0,5}$  du fait de la distribution de Poisson (Sokal et Rolf 1995). Il apparaît que les peuplements sont significativement différents du point de vue de la densité de nids par m<sup>2</sup> ( $F(2,57)=51,128$ ,  $p < 0,001$ ) et du nombre de reines par m<sup>2</sup> ( $F(2,57)= 10,219$   $p < 0,001$ ). Un test de Scheffe ( $p=0,05$ ) réalisé a posteriori nous permet de confirmer que la population de Pindaï est significativement différente des 2 populations des Monts Koghis pour les 2 caractères. Par contre, en ce qui concerne le nombre de reines par nids, les populations ne sont pas significativement différentes ( $F(2,102)=0,647$ ,  $p=0,52$ ). Le peuplement de Pindaï est beaucoup plus dense, mais les populations de reines sont au plus bas dans les nids.

Au cours du dénombrement des agrégats et des reines, nous avons pu observer la production de couvain sexué dans les 3 milieux étudiés (dans des agrégats R+ et R-). À Pindaï, nous avons observé la présence de nymphes et même de sexués déjà émergés (majoritairement des mâles et quelques femelles, mais toujours observés avec une proportion de nymphes de sexués non négligeable) alors qu'aux Monts Koghi, nous n'avons observé que des larves III de sexués. Ces observations indiquent l'existence de légers décalages pour la production de sexués entre agrégats d'une localité mais aussi des décalages entre localités. L'observation à Pindaï de mâles émergés pour très peu de femelles et associés toujours à un stock de nymphes non émergées, laisse supposer une émergence des mâles plus précoce que celle des femelles. Des observations ponctuelles réalisées pendant toute l'étude vont dans le même sens, même si nous n'avons pas eu l'occasion de valider quantitativement cette tendance.

À l'occasion du dénombrement des quadrats, aucun nid d'autres Formicidae n'a été observé en forêt sclérophylle. Par contre, en maquis sur ultrabasique, 2 nids de *Brachymyrmex obscurior* (dont un sous une pierre sous laquelle se trouvait également un nid de *W. auropunctata*) ont été inventoriés, alors qu'en forêt dense un nid de *Camponotus gambeyi* ainsi qu'un nid de *Crematogaster sp.* ont été répertoriés.

## 2) Discussion

### a) Production et renouvellement des sexués

Dans l'aire d'origine de *W. auropunctata*, on observe des sexués ailés presque toute l'année, du moins de janvier à octobre-novembre pour les femelles, et uniquement pendant la période de janvier à juin pour les mâles (Ulloa-Chacon 1990). En Nouvelle-Calédonie, les observations de terrain indiquent une production probable pendant près de 8 mois. Nos observations réalisées en forêt sclérophylle laissent penser que l'émergence des mâles et des femelles n'est pas synchrone : les mâles apparaîtraient dans un nid avant les femelles et il semble exister de légers décalages pour l'émergence des

sexués entre les différents agrégats d'une même zone. Ce phénomène a déjà été observé pour une autre *tramp species*, *Linepithema humile* (Passera et Keller 1994).

En outre, la situation est variable selon les régions du territoire. Un décalage a été observé entre les stations côtières et les zones d'altitude : sur la côte Ouest, l'apparition du couvain sexué est plus précoce en plaine qu'en altitude (d'au moins 3 semaines), vraisemblablement sous le contrôle des conditions microclimatiques locales. Nos observations en saison sèche sont en concordance avec celles d'Ulloa-Chacon (1990) qui a montré que dans la nature on assiste à l'apparition de couvain sexué lorsqu'il y a peu de reines par agrégats et que les agrégats R- sont les plus nombreux. Par ailleurs, 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 sont élevées lorsque la production d'œufs est faible (peu de reines dans la colonie ou présence de reines âgées). Cela s'expliquerait par l'augmentation du rapport ouvrière/larve, et/ou par la présence d'œufs pondus par des reines âgées (au moins 10 mois), ces derniers paraissant plus susceptibles de donner du couvain sexué. Ces mécanismes permettraient le renouvellement des reines. Compte tenu de la faible espérance de vie d'une reine (de 11 à 15 mois selon Ulloa-Chacon et Cherix (1989)), le remplacement des reines est un processus important pour la survie des communautés de *W. auropunctata*, et le maintien des nids déjà en place. L'existence de cette capacité à remplacer les reines est une convergence avec d'autres *tramp species* où l'on observe le même type de remplacement : *Monomorium pharaonis* (Peterson-Braun 1978 in Keller *et al.* 1989) et *L. humile* (Keller *et al.* 1989). Cette aptitude permettrait une grande efficacité de colonisation des milieux : un petit groupe d'ouvrières et du couvain pourrait autoriser l'établissement de nouvelles colonies, comme proposé par Keller *et al.* (1989) pour *L. humile*.

Enfin, il est à noter que la période de 8 mois couvre globalement les époques les plus chaudes et les plus humides de l'année, avec les jours les plus longs (12 à 14 h de jour). Selon Cohic (1950), cette période est d'ailleurs celle où l'on observe le vol nuptial de nombreuses fourmis indigènes (décembre et janvier surtout, jusqu'en mai pour certaines espèces). Ce synchronisme accroît les risques de compétition entre fourmis, la production de sexués a un coût énergétique supérieur, donc nécessite de plus grandes quantités de ressources trophiques. Cela implique un plus grand nombre d'ouvrières fourrageant dans les milieux. Ces besoins accrus pourraient expliquer la plus grande agressivité de *Wasmannia auropunctata* perçue par les populations humaines au cours de la saison chaude.

Toutefois, cette apparente augmentation de l'agressivité pourrait être simplement le reflet de populations plus abondantes dans la nature en réponse aux besoins du couvain, l'effectif d'ouvrières plus important augmentant les chances d'être confronté à des individus.

### b) *Fusion/division des agrégats*

Dans la nature, *Wasmannia auropunctata* présente une polygynie fonctionnelle, même si, au laboratoire, on constate une diminution de la fécondité individuelle (nombre moyen d'œufs pondus par reine) lorsque le nombre de reines augmente, 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 (Ulloa-Chacon 1990). L'augmentation du nombre de reines diminuerait l'attraction exercée par chacune d'elle sur les ouvrières, ces dernières seraient alors moins efficaces dans les soins offerts, même si une inhibition phéromonale n'est pas exclue (Ulloa-Chacon 1990). En laboratoire, cet auteur a montré que l'acquisition de la maturité sexuelle est rapide chez *W. auropunctata* : 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, avec en moyenne 32,5 œufs par jour et plus de 70 œufs par jour chez certains individus). Cette fécondité diminue significativement avec l'âge des individus (principalement à partir du 7ème mois) même si les reines pondent jusque dans les derniers jours de leur existence (la fécondité est réduite de 85 %) (Ulloa-Chacon et Cherix 1989, Ulloa-Chacon 1990). Au laboratoire, Ulloa-Chacon (1990) a montré un effet inhibiteur du couvain sur la fécondité des reines : on observe une réduction de la ponte quand il y a une augmentation du couvain, en particulier de l'abondance des larves II (phénomène de compétition pour la nourriture et les soins entre les reines et le couvain ou action inhibitrice de l'hormone de croissance).

Ces différents éléments apportent un éclairage intéressant sur l'existence de 3 types de sous-unités sur le terrain. L'inhibition de la fécondité sous le contrôle du nombre de reines et de l'abondance du couvain laisse présager un rendement meilleur dans les petites sociétés plutôt que dans les grandes agrégations. La structure en petites agrégations interconnectées permettrait de maximiser les capacités de reproduction et donc de colonisation du milieu. L'existence de calies sans reines, dédiées à l'élevage du couvain, permet à la ponte de rester à un niveau élevé dans les unités avec reines. On peut supposer, comme Ulloa-Chacon (1990), qu'il y a une meilleure répartition des tâches des ouvrières (soins au couvain ou aux reines) et réduction de la compétition entre couvain et reines pour les soins offerts par les ouvrières résidentes.

Cette structure en agrégats permet 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+, même si la mortalité des reines est aussi associée à l'apparition d'agrégats R-. Ce phénomène se rapproche de celui décrit par Herbers (1993) pour les espèces à sociétés polydomiques : lors du "bourgeonnement" 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 processus pourrait permettre une augmentation continue de la densité des sociétés et des reproducteurs dans les biotopes, avec une exploitation et une colonisation des biotopes disponibles. En outre, un tel mode de

propagation expose peu les femelles, elles semblent maintenues plutôt dans des agrégats existants.

Ulloa-Chacon (1990) remarque que les fluctuations des conditions de milieu contrôlent les sociétés : il existe une corrélation entre les précipitations et la production de reines (chute de leur nombre avec la saison sèche). Cela conduit cet auteur à proposer l'existence d'un cycle de la société sous le contrôle des conditions microclimatiques et de la faible longévité des reines. Dans la nature, Ulloa-Chacon (1990) note une prédominance des agrégats R+ en saison humide et une prédominance des agrégats R- en saison sèche. Les agrégats R+ sont également plus peuplés en ouvrières. Ces éléments suggèrent une réduction des effectifs pendant la saison sèche. La réduction des effectifs sous le contrôle des conditions microclimatique serait responsable du déclenchement de la nouvelle production de sexués qui permettra le redéploiement des populations lorsque les conditions redeviennent plus favorables à la saison humide. De plus, Ulloa-Chacon (1990) note une utilisation de substrats différents entre saison humide (litière et pierre) et 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, 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 semble indiquer un usage préférentiel de ces sites de nidification plus humides pendant cette saison alors qu'on sait que *W. auropunctata* est opportuniste pour la nidification et n'utilise pas uniquement des cavités préformées. Il existe donc une influence des conditions de milieu sur la capacité d'expansion de l'espèce. On peut imaginer des cycles réguliers de division et de fusion des colonies selon les saisons : le renouvellement rapide des reines lié à la faible longévité contrôle les fluctuations et l'expansion de *W. auropunctata*. Il y a alternance de phases d'abondance et de phases de faible présence, sous le contrôle des conditions du milieu. D'ailleurs, selon Fernald (1947), en Floride, il existe une fusion saisonnière des agrégats qui correspond à une réduction des populations : *W. auropunctata* disparaît aux premières baisses de température d'automne pour ne réapparaître qu'au printemps avec les premières chaleurs. En outre, Souza *et al.* (1998) signalent des pullulations saisonnières de *W. auropunctata* en plantations de cacao au Brésil. Des variations saisonnières de taille et de localisation des colonies ont été également décrites chez d'autres *tramp species* comme *L. humile* par Markin (1968) et Kaufmann (1996).

Nos observations en saison sèche supportent celle d'Ulloa-Chacon (1990) en Colombie et aux Galapagos, il y a une 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).

Dans la littérature, on trouve des valeurs de densité et un mode de distribution variés selon les milieux. En forêt dense, à Panama, Levings et Franks (1982) ont observé, en saison sèche, des densités faibles (0,05 et 0,13 nids/m<sup>2</sup>) 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 Galapagos, Ulloa-Chacon (1990) a observé dans une zone cultivée de l'île de Santa Cruz  $9,4 \pm 4,5$  nids/m<sup>2</sup> avec une distribution contagieuse. Lubin (1985 in Tennant 1994) sur l'île de San Salvador observe de 0,75 à 1,75 nids/m<sup>2</sup>. Dans le travail d'Ulloa-Chacon (1990), on trouve 2 autres estimations de la densité des nids, dans 2 stations de vergers : avec  $3,2 \pm 1,8$  nids/m<sup>2</sup> sur l'île de Gorgona (Colombie) et  $2,7 \pm 1,2$  nids/m<sup>2</sup> dans la ville de Cali (Colombie). Les 3 densités observées en Nouvelle-Calédonie sont plus fortes que celles observées en forêt dense néotropicale mais elles restent inférieures à celles observées dans des milieux anthropiques. Toutefois, la période de l'année où ces évaluations ont été faites n'est pas précisée, ce qui ne facilite pas une comparaison. Dans les 3 milieux néo-calédoniens échantillonnés, les agrégats suivent une distribution de Poisson : les nids sont distribués au hasard sans agrégation entre eux, y compris pour le peuplement de la forêt sclérophylle qui est beaucoup plus dense, ce qui rejoint les observations de Levings et Franks (1982) en forêt dense à Panama. Des auteurs comme Levings et Traniello (1981), Levings et Franks (1982) ou Levings (1983) expliquent les variations de densité et de distribution spatiale des nids de fourmis dans la nature par la compétition biotique entre espèces de fourmis. Mais il est aujourd'hui établi que ces variations dépendent aussi des habitats locaux : conditions microclimatiques (humidité...), disponibilité en ressources et sites de nidification (litière) (Byrne 1994, Kaspari 1996a). En Nouvelle-Calédonie, la distribution au hasard des agrégats de *W. auropunctata* pendant la saison sèche pourrait être le reflet d'un retrait des populations vers des microbiotopes favorables au maintien de l'espèce. Ceux-ci sont a priori répartis aléatoirement dans les parcelles et la distribution des agrégats serait plutôt expliquée par leur disponibilité plutôt que par une compétition avec les autres espèces de fourmis. D'ailleurs, très peu de nids d'autres espèces de Formicidae ont été observés lors du dénombrement des quadrats, et en présence de *W. auropunctata* il y a, en outre, une réduction du nombre d'espèces de fourmis (voir chapitre 3). En tout cas, on n'a pas retrouvé une distribution contagieuse comme celle qui a été observée par Ulloa-Chacon (1990) sur l'île de Santa Cruz, distribution qui correspond à l'expression de l'unicolonialité, sans agressivité entre les nids. Mais Ulloa-Chacon ne précise pas la période de l'année à laquelle l'observation a été réalisée. Compte-tenu de toutes ces observations, on peut faire l'hypothèse de l'existence de variations saisonnières du mode de distribution des agrégats, en relation avec leur abondance et les variations des conditions climatiques.

Bien sûr, un certain nombre d'éléments décrits précédemment sont à préciser. En particulier, des travaux complémentaires sont à mener pour connaître l'évolution du mode de distribution des agrégats dans les milieux, de la proportion des différents types d'agrégats au cours du temps, de l'abondance des ouvrières, du couvain et des reines dans chaque catégorie et au cours du temps ainsi que la recherche des conditions d'apparition des sexués. Enfin, tout cela doit être mis en perspective avec les conditions de milieu et les variations microclimatiques.

## **B. Vol nuptial**

### **1) Fondation dépendante et vol nuptial ?**

Il subsiste de nombreuses incertitudes sur la stratégie de reproduction de *W. auropunctata*. Ainsi, aucun vol nuptial massif n'a jamais été signalé, bien qu'il existe des sexués ailés. Plusieurs éléments réduisent les chances d'avoir un vol massif :

- 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), et qui place *W. auropunctata* dans le groupe des fourmis à fondation dépendante, incompatible avec une fondation claustrale (selon la méthode d'évaluation du mode de fondation développée par Keller et Passera (1989)) ;

- l'incapacité d'une jeune femelle récemment désailée à fonder seule : il n'y a pas d'oviposition lorsqu'elle est isolée des ouvrières (Ulloa-Chacon 1990)

En outre, d'un point de vue évolutif, la faible espérance de vie des reines est une caractéristique biologique supplémentaire qui réduit l'intérêt d'un vol nuptial massif pour les sociétés de *W. auropunctata*. En effet, cette faible longévité implique un remplacement continu des reines dans les colonies établies pour en assurer la pérennité, ce qui réduit l'intérêt d'avoir un vol de dispersion des reines, compte tenu des besoins en jeunes reines dans les colonies d'origine. Les observations d'Ulloa-Chacon (1990) suggèrent également le maintien des reines dans les agrégats après leur accouplement, ce qui contribue au remplacement des reines dont l'espérance de vie est faible.

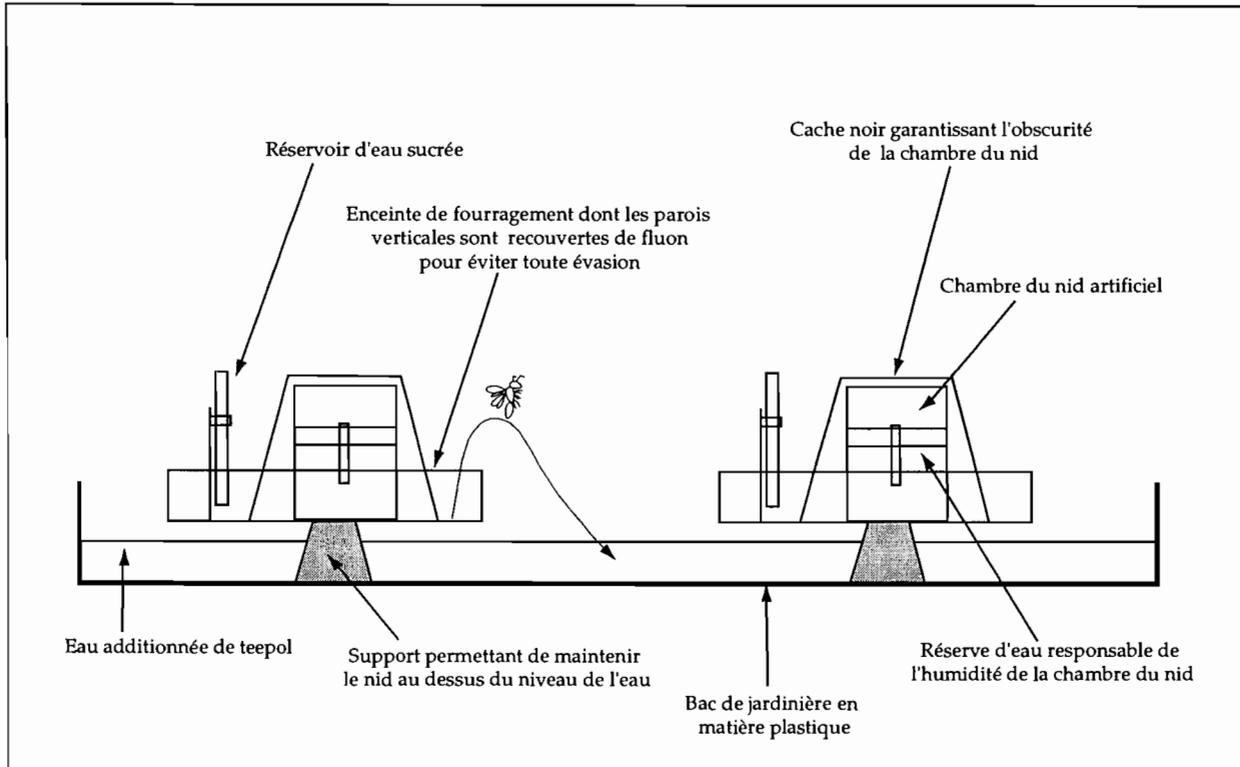
Cependant, Ulloa-Chacon (1990) a montré que le stock de glycogène accumulé par les jeunes reines au niveau de leurs muscles alaires ( $5,3 \pm 0,4$  % glycogène/poids sec) est compatible avec un vol fonctionnel (d'après les critères établis par Keller et Passera (1990)).

Ces différentes observations nous ont conduit à surveiller l'activité de vol de *W. auropunctata* en Nouvelle-Calédonie.

### **2) Observations en Nouvelle-Calédonie**

#### *a) Au laboratoire*

*Matériel et méthodes.* Des sociétés ont été maintenues en élevage (voir chapitre 5), en conditions " naturelles " (photopériode et conditions de températures et d'hygrométrie sous le contrôle des variations naturelles). Du couvain sexué a été produit en petite quantité, ce qui nous a permis de surveiller un groupe de 15 nids pour l'activité de vol, pendant la période estivale (décembre 1994-janvier 1995). Chaque nid artificiel est placé au cœur d'une aire d'affouragement (enceinte plastique) dont les parois sont enduites de fluon (Polytetrafluoroéthylène D), pour éviter toute évasion. Les colonies sont disposées, par groupe de 2, dans des jardinières dans lesquelles on maintient un niveau d'eau additionnée de détergent (Teepol) (Figure 26). Des bacs contenant ce mélange sont aussi placés sous



**Figure 26** : Conditions d'élevage de colonies de *W. auropunctata* permettant la capture des individus qui volent

les fenêtres, principales sources de lumière dans la pièce d'élevage. Pour sortir des nids, les individus sont contraints de voler. Les élevages sont visités le matin (entre 7h00 et 8h00) et à la tombée du soir (19h00 et 20h00) afin de préciser, en cas d'envol, la période favorable.

*Résultats.* Entre le 29 décembre 1994 et le 4 janvier 1995, nous avons retrouvés un total de 14 mâles noyés dans les jardinières (dont 2 spécimens près des fenêtres). Par contre, aucune femelle n'a été capturée.

**Tableau 15** : Effectif capturé pendant la surveillance du vol nuptial au laboratoire

	29/12/94	30/12/94	31/12/94	01/01/95	02/01/95	03/01/95	04/01/95
Nombre d'individus capturés	3 M	3 M	4* M	0 M	2* M	0 M	2 M

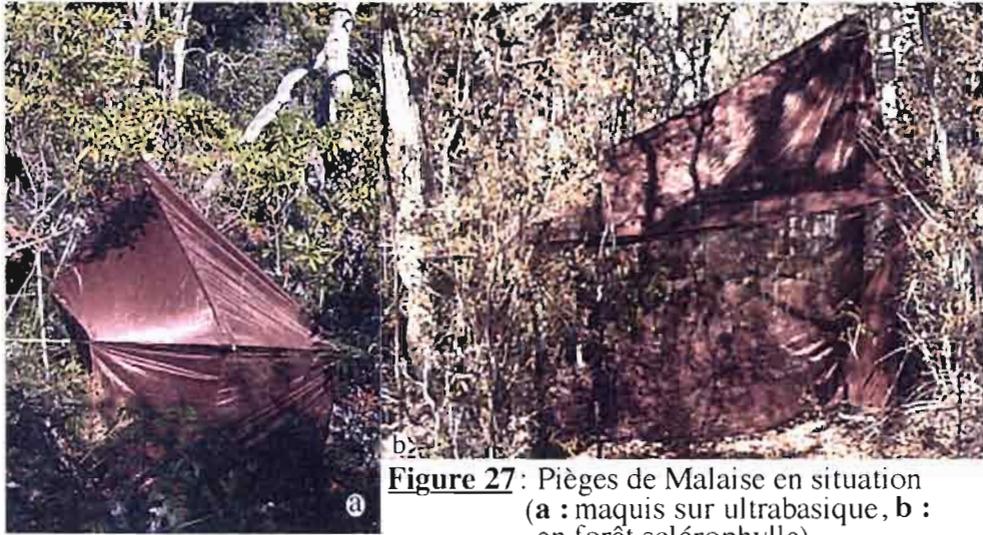
\* : Au moins un individu retrouvé près des fenêtres de la pièce

Tous les spécimens ont été retrouvés le matin, ce qui laisse présager d'un envol qui se produit au lever du jour. Cependant, compte tenu du faible effectif observé, ces résultats ne sont que préliminaires. En effet, dans les élevages surveillés, il y a eu un défaut de production de sexués (nombreuses nymphes jamais émergées) : peu de mâles (23) et encore moins de femelles (6) produits. De plus cette expérience n'a pu être renouvelée ultérieurement, faute de production de sexués dans les élevages.

#### b) Dans la nature

*Matériel et méthode.* Pour compléter les observations au laboratoire, 2 pièges d'interception pour les insectes volants (pièges de Malaise) ont été maintenus dans la nature, dans 2 sites envahis, entre décembre 1994 et mai 1995 : l'un dans un maquis sur roches ultrabasiques aux Monts Koghis et l'autre dans une parcelle de forêt sclérophylle sur la presque île de Pindaï (Figure 27). Leur contenu a été contrôlé toutes les 3 semaines pour observer la présence ou non de sexués de *W. auropunctata*.

*Résultats.* Aucune capture massive de sexués de *W. auropunctata* n'a été enregistrée. Une seule femelle ailée a été capturée aux Koghis, au mois de janvier, alors qu'à Pindaï, 1 puis 2 femelles ailées ont été capturées au cours des mois de Janvier et Février (respectivement). Ces très faibles captures apparaissent plus comme une contamination par des individus venus du sol, plutôt que l'expression d'une dispersion par vol des femelles (en effet, dans les pièges, on note la présence de nombreuses ouvrières). De même, des tentatives de pièges lumineux ponctuels et la surveillance intermittente des lampadaires, n'ont pas permis d'observer d'individus sexués volants. En tout cas, ces observations ponctuelles n'excluent pas l'existence d'un vol nuptial à court terme des seuls mâles.



**Figure 27:** Pièges de Malaise en situation  
(**a** : maquis sur ultrabasique, **b** :  
en forêt sclérophylle)

### 3) Discussion et perspectives

Ces différentes observations permettent d'estimer qu'il n'y a pas de vol nuptial massif. Par contre, un vol à courte distance, impliquant un seul sexe (les mâles) semble être confirmé par l'absence d'observations auprès des lampadaires ou dans les pièges de Malaise. Cette hypothèse est renforcée par les observations de Wasman (1897) à propos de la prédation exercée par *Polybia scutellaris* sur des mâles de *W. auropunctata*. Cette prédation implique la présence de mâles exposés dans la nature (cependant l'effectif observé par Wasman est très faible). Cependant, il existe des observations contradictoires :

√ dans les serres tropicales de Kew Garden, Donisthorpe (1927a) signale la présence de sexués (mâles et femelles) sur les parois des serres pendant la période où ils apparaissent dans les nids (décembre et janvier), ce qui laisse penser à l'existence d'un vol.

√ en Floride, Frost (1964) signale la capture aux pièges lumineux, à 2 reprises en novembre 1958, de spécimens de *Wasmannia auropunctata*. À chaque fois moins de 10 spécimens sont capturés, malheureusement, le sexe des individus capturés n'est pas précisé. Cette observation suggère une capacité de vol plus importante que celle notée en Nouvelle-Calédonie.

√ au Brésil, en bordure de littoral, Delabie (comm. pers.) a récolté à plusieurs reprises des sexués de *W. auropunctata* dans des pièges lumineux. La majorité des captures concerne des femelles. Elles ont toujours été réalisées au petit matin. Ces observations laissent donc penser que les femelles peuvent également être impliquées dans le vol nuptial.

Sur la base de ces observations, on peut faire l'hypothèse que l'émergence décalée entre mâles et femelles pourrait amener les mâles à s'envoler d'abord, les femelles ne participant au vol nuptial que sous certaines conditions (défaut de dispersion de mâles vers des nids où il n'y a pas eu de production de mâles par exemple...). Dans une telle perspective, il serait souhaitable de tester l'existence ou non d'une stratégie alternative, c'est-à-dire l'aptitude des femelles vierges à produire des œufs mâles qui, une fois arrivés à maturité, pourraient s'accoupler avec leur mère, comme cela a été décrit chez *L. humile* (Passera et Aron 1993).

À la lumière des captures différentes réalisées en Nouvelle-Calédonie et au Brésil, on ne peut exclure l'existence d'un changement de stratégie de dispersion, avec la disparition du vol des femelles dans les zones récemment colonisées, ce qui correspondrait au renforcement du caractère unicolonial des sociétés. Un tel type de transition comportementale est connue chez *Solenopsis invicta*, où l'on rencontre deux types de structures sociales : des sociétés monogynes et d'autres polygynes avec respectivement un vol nuptial ou un bouturage (Glancey *et al.* 1974, Vargo et Porter 1989). Glancey *et al.* (1987) ont signalé les premiers un accroissement plus rapide de la forme polygyne. Ross *et al.* (1996) ont décrit une évolution sociale entre la zone d'introduction (États-Unis) et la

région d'origine (Nord de l'Argentine), expliquant ce phénomène. Dans la zone d'introduction, les sociétés polygynes sont constituées de reines peu apparentées entre elles alors qu'elles sont très apparentées en Argentine. Cette caractéristique pourrait être responsable d'une moindre discrimination entre individus issus de nids différents donc d'une moindre agression intraspécifique. Ce qui permettrait une augmentation des densités de populations dans le milieu, tout en réduisant l'intérêt d'un vol nuptial pour les femelles, comme le proposent Ross et Keller (1995) : une plus grande densité en nids décroît les chances de fonder seul et accroît l'occurrence de la polygynie avec adoption, amplifiant alors le phénomène unicolonial.

Des observations similaires existent également pour *Linepithema humile* entre les zones d'introduction et l'aire d'origine, et pourraient être responsable d'une réduction de l'agression intraspécifique (renforcement de l'unicolonialité), accroissant le succès envahisseur (Holway *et al.* 1998, Holway et Suarez 1999). Il serait intéressant de réaliser le même type de comparaison avec l'Amérique tropicale pour *W. auropunctata*.

Quoiqu'il en soit en Nouvelle-Calédonie, l'existence de vols nuptiaux massifs apparaît peu probable, plusieurs mécanismes contribuent à réduire les chances de son apparition : la reproduction intra-nidale associée à une émergence précoce des mâles dans les agrégats et à l'incapacité à fonder des reines sans l'aide d'ouvrières, ainsi que la faible espérance de vie des reines. Nos observations restent préliminaires, plusieurs incertitudes subsistent sur la reproduction et la dispersion des sociétés de *W. auropunctata*. Cependant compte tenu des nombreux points de convergence avec *Linepithema humile*, sa biologie de la reproduction ne devrait pas en être éloignée : les mêmes pressions évolutives conduisant à la sélection de traits semblables.

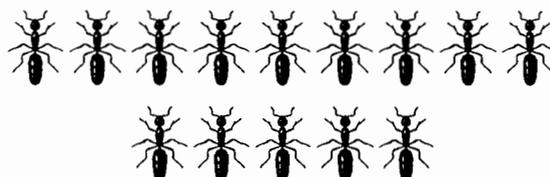
À ce propos, nous rappelons ci-dessous les principales caractéristiques du cycle de reproduction de la fourmi d'argentine :

L'émergence des sexués n'est pas synchrone, les mâles émergent 2 à 3 semaines avant les femelles (Passera et Keller 1992). Celles-ci sont fécondées à l'intérieur du nid très rapidement après leur émergence, cette insémination précoce pourrait permettre d'expliquer l'absence de vol nuptial en conditions habituelles : les jeunes femelles n'ont pas le temps d'accumuler les réserves de glycogène nécessaires pour un vol efficace (Passera et Keller 1990). Par contre, les mâles peuvent se disperser en volant vers d'autres nids mais uniquement lorsque toutes les femelles de leur nid d'origine ont été fécondées (Passera et Keller 1994). Après l'envol, ils seraient récupérés par les ouvrières sur les pistes et acceptés dans un autre nid seulement s'il existe des femelles vierges (Passera et Keller 1994). Leur capacité de dispersion est inconnue, mais on a pu observer des mâles volants autour de lampadaires (Markin 1970), témoignant donc d'une certaine capacité de vol. Les jeunes femelles montrent une préférence à se faire féconder par un mâle étranger plutôt que par un de leur frère (Keller et Passera 1993). L'accouplement intra-nidal limite les risques de perte de femelles, ce qui conduit les colonies à un investissement réduit pour leur production alors qu'il y a compensation pour les mâles (10 fois plus nombreux (Passera et

Aron 1996)). En outre, les femelles produisent des œufs haploïdes toute l'année, alors que l'élevage des mâles est sous le contrôle des ouvrières et des conditions trophiques (Passera et Aron 1996). En tout cas, la capacité d'élever à tout moment des mâles, dont la capacité d'envol est maintenue, permet à des groupes isolés de se maintenir et de participer à la génération suivante, ce qui peut être intéressant dans des situations où l'espèce n'est pas dominante, lorsque la distribution des sociétés est parcellaire.

Bien sûr, de nombreux travaux restent à conduire pour établir l'existence de convergences, en particulier dans la perspective de l'existence d'un " syndrome évolutif *tramp species*". Tout cela suppose la mise en place de protocoles précis tant sur le terrain qu'au laboratoire, pour l'évaluation de la sex-ratio, de la chronologie d'émergence, de la capacité d'adoption de sexués par des nids étrangers, du temps de résidence des mâles (et de leur longévité) et des femelles vierges dans les nids...

En outre, tous les mécanismes suspectés doivent avoir une incidence sur les flux géniques, donc sur la structure génétique des populations. L'étude de cette structure devrait également contribuer à mieux connaître les mécanismes de la reproduction de *W. auropunctata*. À ce propos, on verra quelques pistes initiales au chapitre 5.





# - Chapitre III -

## Conséquences de l'invasion pour la faune native

*" Accidentally introduced by commerce into one or two islands in the Galapaos Islands in the late 1960's or early 1970's, it has spread outward across the archipelago forming in many places a living blanket of ants that kill and eat nearly all other ants in their path. "*

*B. Hölldobler et E.O. Wilson, 1994*

### **I. Objectifs et limites de l'étude**

Dans ce travail de thèse, notre objectif est d'évaluer la dynamique de la biodiversité de différents milieux naturels néo-calédoniens sous la pression de la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata*. Nous nous sommes attachés à identifier, et si possible quantifier, les modifications de la structure des peuplements qui sont attribuables à l'action de l'envahisseur.

D'une façon générale, une communauté est caractérisée par une richesse spécifique organisée selon des interactions intra et interspécifiques, c'est-à-dire par une structure et un fonctionnement. L'identification des taxa et de leur abondance permet donc de dégager la structure d'un peuplement : l'organisation numérique est l'expression de l'organisation biologique. Encore faut-il ne pas négliger les caractéristiques stationnelles et temporelles (variations saisonnières) dans la recherche des invariants caractéristiques d'un

peuplement. Comme le souligne Guilbert (1994), la seule richesse taxinomique ne suffit pas à rendre compte de la structure d'une communauté. Aussi, la structure d'un peuplement peut-elle se définir selon trois dimensions principales : une dimension spatiale, une dimension temporelle et une dimension trophique (expression la plus facile à établir des relations fonctionnelles entretenues entre les différents composants d'une communauté). La démarche comparative entre communautés contribue à l'identification des éléments spécifiques et permet de discuter leur signification fonctionnelle.

Le contraste entre les situations permet d'inférer l'évolution de la structure taxinomique et trophique des peuplements et de dégager les facteurs écologiques qui sont responsables des états observés de la diversité. Ce travail correspond à une approche "top-down" de la biodiversité. Cette approche fournit des explications *a posteriori* sur la diversité observée et sur les modifications intervenues, par la recherche de corrélations entre occurrences de taxa. On analyse la composition des communautés et les interactions entre espèces présentes dans un même milieu, en recherchant les caractéristiques susceptibles d'expliquer leur coexistence, ou au contraire les dominances et les exclusions (définition de groupes sensibles et de groupes tolérants, résilience ou fragilité, originalité ou pauvreté des peuplements). Tout cela conduit à dégager les implications du phénomène invasif pour le devenir et le maintien des communautés.

Nous sommes bien conscients que la représentation des communautés que nous avons obtenu n'est pas exhaustive. Chaque méthode d'échantillonnage présente des biais puisque toutes les espèces n'ont pas la même probabilité de capture : la stratégie retenue conditionne l'image observée des peuplements, la richesse observée est une fonction croissante de l'intensité de l'échantillonnage. Chaque biocénose étudiée est réduite à une taxocenose, la collection des taxa susceptibles d'être capturés par nos méthodes d'échantillonnage.

Nous avons exploré deux compartiments du milieu : la surface du sol et la canopée. Il nous a donc été nécessaire de prélever des échantillons stables, représentatifs des peuplements et permettant d'estimer et de caractériser la biodiversité. Pour se faire, nous avons été attentifs à sélectionner des stations homogènes au point de vue des conditions abiotiques et de couvert végétal (conditions du milieu à méso-échelle), mais cela ne garantit pas l'homogénéité des peuplements animaux. L'hétérogénéité est une donnée constante des systèmes écologiques : il existe toujours des taxa rares. Cela nous renvoie à des problèmes d'échelle d'observation des phénomènes, donc de définition du cadre spatial de l'étude : quelle surface doit être échantillonnée pour répondre aux questions posées ?

Nous avons apporté une réponse pragmatique à cette question : dans la mesure où nous cherchons à évaluer l'évolution des peuplements d'invertébrés sous la pression d'un envahisseur, la surface "standard" échantillonnée a été choisie de manière à ce que la taille soit suffisante pour que les effectifs capturés supportent une analyse statistique des répartitions. Au niveau de la surface du sol, l'utilisation d'une grille de pièges d'interception fixe ce cadre spatial, alors qu'en canopée, le cadre spatial est fixé par les

nappes de récoltes (voir plus loin dans ce chapitre pour les détails). Pour la faune de la surface du sol, l'échantillonnage est trimestriel, couvrant un cycle saisonnier complet, avec quatre campagnes de prélèvement. Cela constitue le cadre temporel de notre travail. Une première campagne exploratoire (juillet 1994), non retenue dans les analyses présentées, a précédé le cycle de l'étude et a permis la mise en place définitive du dispositif. Pour le compartiment de la canopée, une seule campagne de prélèvement a été réalisée en fin de période estivale. Compte tenu des données disponibles pour les milieux sclérophylles et de forêt dense sur ultrabasique (Guilbert 1994), cela correspond à la période où l'abondance de la faune est maximale.

## II. Matériels et méthodes

### A. *Stations étudiées*

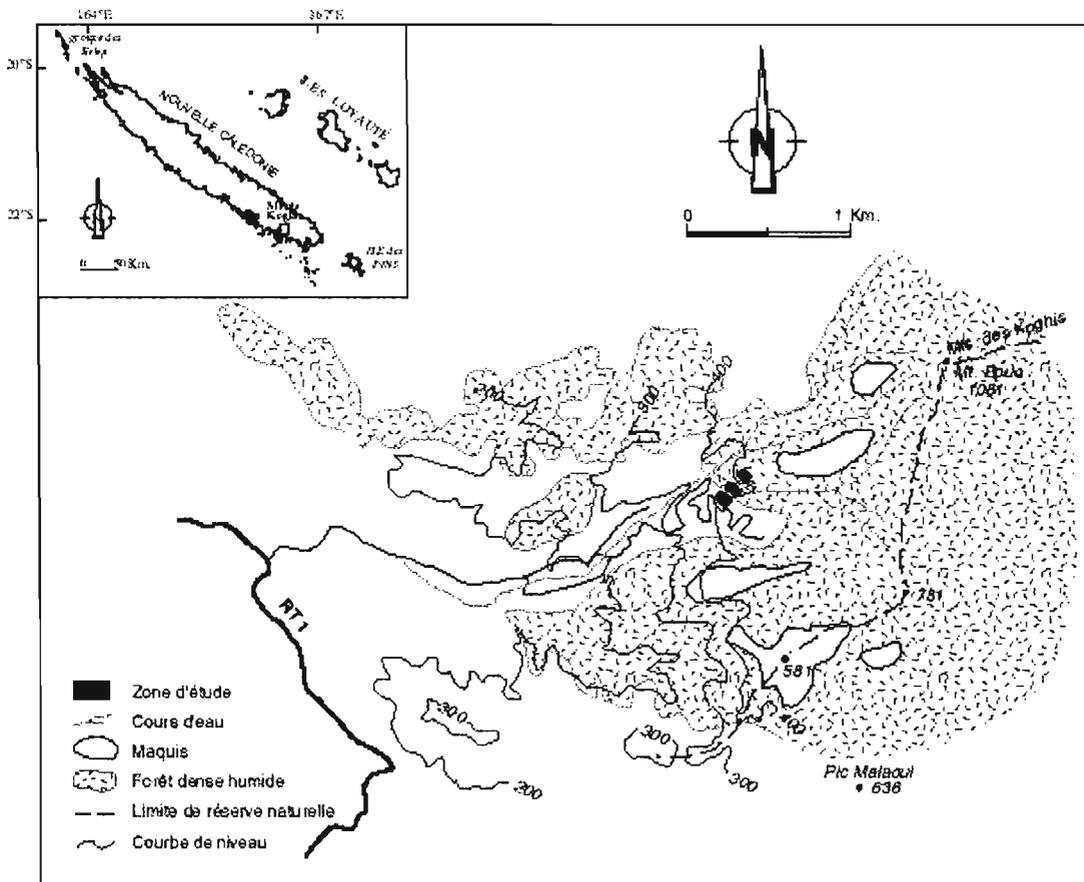
Les travaux ont été menés dans 3 milieux naturels représentant les formes les plus menacées (une forêt sclérophylle, presque île de Pindaï) ou les plus originales (deux formations sur roches ultrabasiques : une forêt dense humide et un maquis minier ligno-herbacé, aux monts des Koghis) de la diversité néo-calédonienne. Les sites ultrabasiques ont été choisis après une recherche préliminaire de la capacité de *Wasmannia auropunctata* à coloniser ces milieux (Jourdan 1997) alors que le site de Pindaï l'a été par référence aux travaux de Guilbert (1994).

#### 1. **Description du site des monts Koghis : maquis et forêt dense humide sempervirente sur roches ultramafiques**

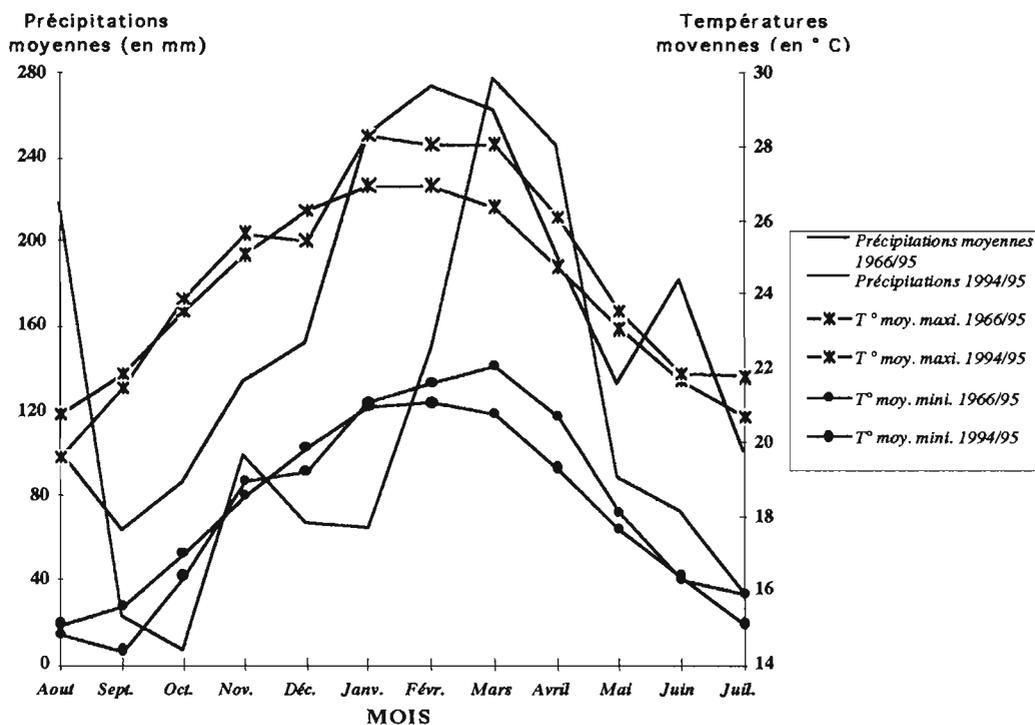
##### ◆ **Le site**

Situé à 25 km au Nord de Nouméa, le massif des Koghis possède une ligne de crête qui culmine à 1075 m au Mont Bouo. Un massif de forêt dense humide subsiste sur ses pentes entre 500 et 1000 m d'altitude. Les lisières sont digitées en raison de l'action d'incendies et le massif se trouve bordé par des maquis miniers. La forêt s'étire localement en dessous de 500 m, sous forme de forêt-galerie le long de cours d'eau. Les substrats géologique et pédologique de cette station appartiennent au domaine ultrabasique. Les sols sont de type ferrallitique ferritique.

Nous y avons sélectionné des parcelles de forêt dense et de maquis minier (maquis en place depuis une dizaine d'années). L'altitude des stations d'étude est comprise entre 370 et 390 m d'altitude (Figure 28). La figure 29 présente les données climatiques moyennes du site et celles de la période d'étude. En l'absence de station météorologique sur le site même, nous avons estimé la pluviométrie et les températures à partir des stations météo proches (Nouméa et Montagne des Sources (780 m altitude)), qui présentent la même orientation par rapport à la façade océanique que le site des Koghis. Notre campagne d'échantillonnage a eu lieu pendant une période plus sèche et plus chaude que la normale, ce qui devra être pris en compte pour la discussion des résultats.



**Figure 28 :** Carte de situation des sites de maquis minier et de forêt dense humide



**Figure 29 :** Conditions climatiques moyennes pendant la période d'étude pour le site des monts Koghi (sources : Météo France [direction interrégionale Nouvelle-Calédonie/Wallis et Futuna] et laboratoire hydrologie ORSTOM Nouméa)

◆ **La forêt dense humide sempervirente sur roches ultramafiques**

La canopée de nos parcelles de forêt culmine à 20-25 m. Le sous-bois est peu dense et plutôt sombre en raison d'une canopée recouvrante. La diversité floristique est estimée du même ordre de grandeur que celle observée dans des parcelles sur pente dans le parc naturel de la Rivière Bleue (Jaffré comm. pers.), soit plus de 300 espèces de végétaux supérieurs, avec une certaine dominance des Myrtacées. On trouvera une description botanique de ce type de formation dans Jaffré et Veillon (1990).

*W. auropunctata* est présente sur les marges d'une forêt galerie, qui suit un torrent plus ou moins encaissé. Cette forêt est bordée par une ancienne piste forestière et qui la sépare d'un maquis ligno-herbacé, lui-même envahi par la petite fourmi de feu. La zone forestière colonisée par l'envahisseur est comprise entre la lisière qui borde la piste et le cours d'eau, alors que l'autre rive est indemne. Cette situation nous a permis de sélectionner une parcelle envahie et une parcelle non envahie, homogènes du point de vue des conditions de milieu.

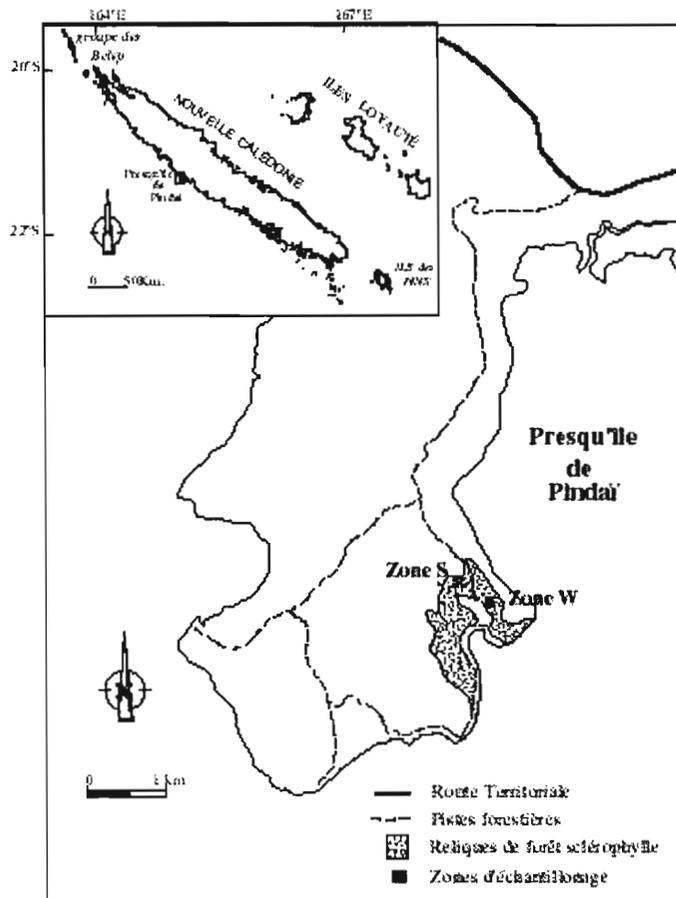
◆ **Le maquis sur roches ultramafiques**

Il correspond à un maquis ligno-herbacé. Il se caractérise par une strate herbacée développée, constituée de grandes Cypéracées (*Costularia sp*, *Lepidosperma sp*, *Schoenus sp*), ponctuellement associées à une ptéridophyte (fougère aigle, *Pteridium aquilinum*, indicateur de feux anciens) et par une strate arbustive discontinue, diversement buissonnante. Il occupe des versants pentus, sur des sols ferrallitiques remaniés par l'érosion. La richesse botanique spécifique est d'environ 70 espèces (Jaffré comm. pers). On trouvera plus d'information sur ce type de formation végétale dans Jaffré (1980) et Jaffré *et al.* (1986).

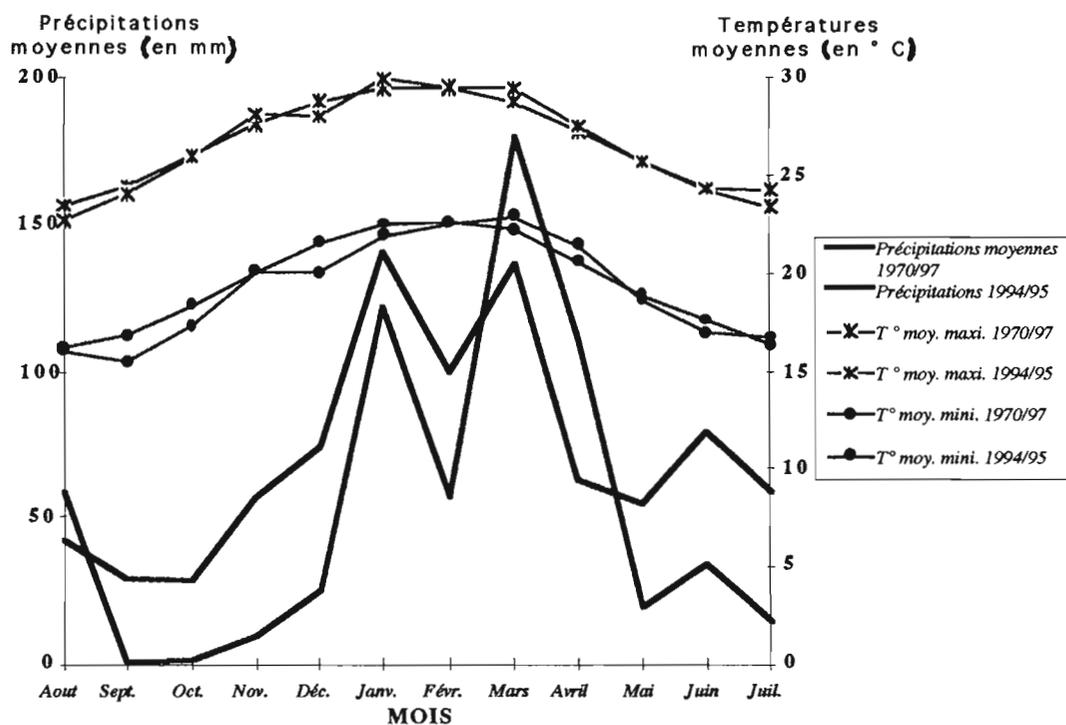
## 2. Description du site de Pindaï : forêt sclérophylle

◆ **Le site**

La presqu'île de Pindaï (commune de Pouembout) se trouve sur la côte Ouest, à environ 250 km au nord de Nouméa. Le substrat pédologique est formé de calcaires et de conglomérats, associés à des recouvrements de péridotites de faible épaisseur. Le relief est fait de plateaux bas et de vallons. Cette presqu'île, bien qu'inhabitée, a subi d'intenses dégradations par les feux de brousse (Papineau 1994). Aussi, on y rencontre l'éventail complet des formations végétales du domaine sclérophylle. On reconnaît des parcelles de forêt sclérophylle sensu stricto, des lambeaux forestiers secondaires (appauvris floristiquement et caractérisés par la présence d'espèces introduites), des formations dérivées (fourrés fermés à gaïacs *Acacia spirorbis*, fourrés sclérophylles ouverts) ou encore des formations de substitution (savane herbeuse, savane arborée à bois de fer *Casuarina collina* et savane arborée à niaoulis *Melaleuca quinquinerva*).



**Figure 30** : Carte de situation des sites de forêt sclérophylle



**Figure 31** : Conditions climatiques moyennes et pendant la période d'étude pour le site de la presqu'île de Pindai (sources : Météo France [direction interrégionale Nouvelle-Calédonie/Wallis et Futuna] et laboratoire hydrologie ORSTOM Nouméa)

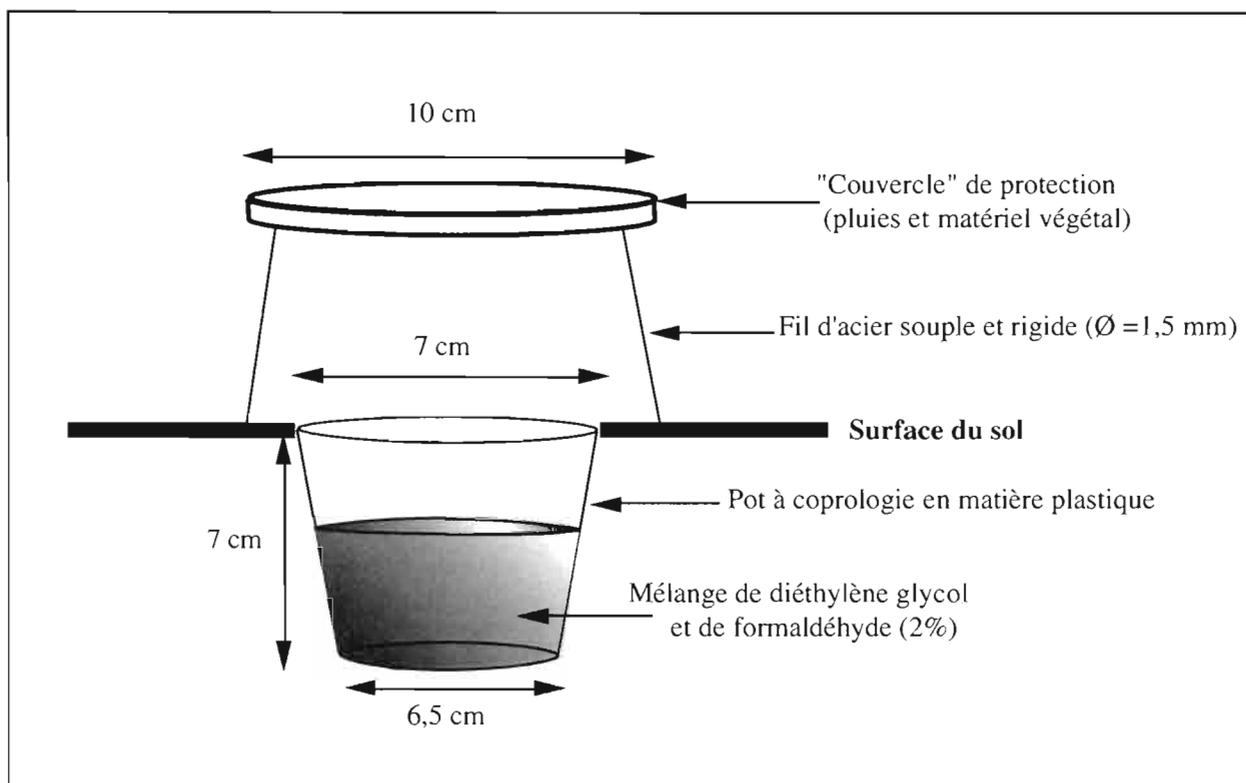
La figure 31 présente les données climatiques moyennes du site et celles de la période d'étude. La campagne d'échantillonnage a eu lieu pendant une période plus sèche et plus chaude que la normale, ce qui devra être pris en compte pour la discussion des résultats.

◆ **La forêt sclérophylle**

La forêt sclérophylle ne subsiste plus qu'au sud de la presqu'île, où les reliques forestières occupent en général le flanc de vallons modérément pentus, sur des sols calcimagnésiques carbonatés (rendzines modales sur calcaires). On y observe le plus grand fragment de forêt sclérophylle natif du territoire. La strate arborescente est basse (15 m) par rapport à des sites moins littoraux. La proximité du littoral l'expose aux vents marins et on y rencontre une plus grande quantité d'espèces à affinité littorale (Jaffré et Veillon 1991). La canopée est plus clairsemée qu'en forêt dense humide et le sous-bois est beaucoup plus dense et lumineux, avec une grande quantité d'espèces arbustives et de lianes. Pour une description de cette formation végétale, on se reportera aux travaux de Jaffré *et al.* (1993).

Des travaux antérieurs (Guilbert 1994, Guilbert *et al.* 1994) ont révélé la présence de *W. auropunctata* dans cette forêt, et une étude préliminaire nous a permis de découvrir une parcelle vierge et une parcelle envahie, distantes d'environ 300 m à vol d'oiseau (Figure 30). Elles partagent les mêmes caractéristiques de végétation et de substrat édaphique. Leur altitude est comprise entre 20 et 30 m. La station dépourvue de *W. auropunctata* ("zone S") occupe une pente de moins de 10 %, alors que la station envahie ("zone W") est un peu plus pentue (entre 10 et 20 %). Les essences dominantes sont *Terminalia novocaledonica* et *Austromyrtus sp.*

Compte tenu de la distance entre les 2 parcelles testées, nous nous sommes assurés de l'homogénéité des conditions méso-climatiques, la température et l'hygrométrie des deux stations ont été mesurées au cours de la campagne de prélèvement. Dans chaque parcelle étudiée, plus d'une centaine de mesures ponctuelles de températures et d'hygrométries ont été réalisées en parallèle, et au hasard dans la journée. Ces mesures ont été répétées ponctuellement sur l'ensemble de la période, couvrant ainsi les variations saisonnières (pour des raisons matérielles, il ne nous a pas été possible de réaliser ces mesures en continu). Dans les deux stations, les fluctuations observées ont toujours été de même magnitude et les différences mesurées toujours faibles, atteignant rarement et au maximum 0,7° C pour la température et moins de 5 % pour l'hygrométrie (que cela soit dans l'un ou l'autre site). À partir de ces observations, nous estimons qu'il n'existe pas de différences significatives entre les conditions des deux stations et que des différences observées dans les peuplements animaux ne peuvent être attribuées à ces facteurs abiotiques.



**Figure 32** : Description des pièges d'interception utilisés pour capturer les arthropodes au sol



**Figure 33** : Piège d'interception en activité en forêt sclérophylle

## **B. Méthodes d'échantillonnage**

Deux compartiments des écosystèmes, la surface du sol et la canopée, ont été explorés avec des techniques de piégeage adaptées.

### **1. Pièges d'interception**

#### **a) Pièges de Barber pour les invertébrés**

La faune des arthropodes au sol, et en particulier la myrmécofaune, a été échantillonnée avec des pièges d'interception du type "pièges de Barber" (Barber 1931 in Southwood 1978). L'usage de ce type de piège a largement été commenté dans la littérature, l'efficacité est dépendante de l'activité de la faune : les captures sont réalisées plus ou moins au hasard selon les déplacements des animaux dans le milieu (Luff 1975, Southwood 1978, Adis 1979, Jansen et Metz 1979). L'intérêt de son utilisation par rapport à d'autres méthodes de prélèvement a été largement discutée, notamment pour les Formicidae (Greenslade et Greenslade 1973, Marsh 1984, Romero et Jaffe 1989, Andersen 1991b, Olson 1991, Klimetzek et Pelz 1992, York 1994, Abensperg-Traum et Steven 1995). Malgré un manque d'exhaustivité (sélectivité car dépend de l'activité de la faune) et une efficacité peut prédictible à l'avance, cette méthode est largement répandue pour l'étude des communautés de fourmis, car elle est souvent la plus efficace en terme d'effort par site, ce qui permet de multiplier les observations synchrones (Lévieux 1969, York 1994).

De nombreux auteurs ont montré que la taille des pièges influait sur la taille des animaux capturés et donc sur l'exhaustivité de la représentation de la communauté (Southwood 1978, Greenslade 1968, Majer 1978, Andersen 1991, Olson 1988) : les petits pièges ont une meilleure efficacité pour les petits spécimens, les grands pièges pour ceux de plus grande taille. Chaque piège est constitué d'un pot en polypropylène (diamètre à l'ouverture : 6,5 cm, hauteur : 7 cm). Le diamètre des pièges que nous avons utilisés est compatible pour une bonne représentation de la faune des Formicidae qui constitue notre cible principale (Abensperg-Traum et Steven 1995).

À fin de limiter la contamination du piège par des débris végétaux (source d'évasion pour les arthropodes), de réduire les évasions d'insectes volants ou la mise hors service par remplissage avec les eaux de pluie, chaque piège est surmonté par une demi-boîte de pétri en matière plastique supportée par deux pieds en fil de fer (Figures 32, 33). Chaque piège est enfoui dans le sol de façon à ce que le bord supérieur affleure à la surface de la litière, ou du sol. Pour limiter la perturbation du milieu, l'enfouissement se fait à l'aide d'un emporte-pièce (diamètre : 6,8 cm). Chaque piège est partiellement rempli d'une solution de di-éthylène-glycol (antigel du commerce) additionnée de 2 % de formol (formaldéhyde). Le di-éthylène-glycol a été choisi de préférence à d'autres solutions (eau, alcool, formol) car il est très peu volatil, donc peu attractif ou répulsif pour la faune (Greenslade et Greenslade 1971, Adis 1979). Si la présence d'un liquide de préservation peut influencer les

captures, elle permet de réduire les fuites et les risques de consommation des plus petits spécimens par les plus gros. Après des essais préliminaires (piégeage pendant 3, 5, 7 et 14 jours), on a retenu une durée standard de 7 jours entre la pose et le retrait des pièges : elle permet un échantillonnage qualitativement comparable à celui de périodes plus longues, tout en limitant les risques de perte de données et le temps de tri des récoltes. On sait d'autre part que les captures sont plus abondantes juste après la pose du piège, ce qui est lié à la perturbation du sol mais aussi à un appauvrissement à proximité du piège (Greenslade et Greenslade 1973, Jansen et Metz 1977).

**b) Pièges de Barber pour les Vertébrés**

Pour échantillonner la faune reptilienne au sol, nous avons utilisé des pièges dont le principe est identique à celui utilisé pour les invertébrés. Cette technique de pièges de type " Barber " est couramment utilisée pour capturer l'herpétofaune, en particulier en milieu aride (Hobbs *et al.* 1994). Chaque piège est constitué par une boîte plastique rectangulaire (20 cm de long, 10 cm de large, 15 cm de profondeur). Il est coiffé par son couvercle, évidé de façon à laisser sur son pourtour une bande de 2 cm de largeur, destiné à réduire les chances d'évasion des lézards capturés. Chaque piège est placé dans le sol de manière à ce que le bord supérieur affleure à la surface de la litière. Le protocole précis d'échantillonnage est décrit dans la section concernant les Vertébrés.

**c) Pièges collants**

Pour capturer les reptiles arboricoles, nous avons utilisé des pièges adhésifs, du type de ceux décrits par Bauer et Sadlier (1992). Chaque piège est constitué d'une plaque de carton (10 cm x 20 cm), recouverte d'une couche de glu très adhésive qui reste efficace dans la nature plus de 5 jours en l'absence de pluie. En fait, ce sont des pièges à souris commercialisés aux USA (Victor Mouse glue traps, Woodstream company). Le protocole précis d'échantillonnage est décrit dans la section concernant les Vertébrés.

## **2. Thermonébulisation**

Dans l'étude de la biodiversité animale, la canopée apparaît comme un domaine encore peu exploré, qui est supposé receler une grande part de la diversité (Erwin 1982, 1988). Son étude suscite un grand élan de recherche depuis deux décennies (Erwin 1989, Lowman et Moffet 1993, Moffet 1995, Lowman et Wittman 1996, Stork *et al.* 1997), grâce au développement de dispositifs permettant l'accès physique du chercheur à la canopée, ou de méthodes indirectes qui ramènent les faunes échantillonnées au niveau du sol (usage d'insecticides).

Initiée en 1973, la thermonébulisation (fogging) avec des insecticides à effet de choc (à base de dérivés du pyrèthre) est aujourd'hui la méthode la plus utilisée (Lowman et Wittman 1996). Elle autorise un échantillonnage quantitatif modulable et offre une plus

grande efficacité que les méthodes de vaporisation ou de fumigation développées dans le même but (Erwin 1989, Lowman et Wittman 1996).

L'approche peut être sélective (concentrée sur une ou plusieurs espèces forestières) ou globale (à l'échelle du milieu forestier, toutes essences confondues), mais la structure des peuplements végétaux impose le plus souvent un choix pragmatique. En Nouvelle-Calédonie, les conditions du milieu ont conduit à retenir une approche globale (Guilbert 1994, 1998).

#### *a) Principe de la méthode*

Nous avons repris la méthode utilisée par Guilbert (1994), et qui s'applique à l'ensemble de la canopée d'une station. On produit un nuage d'insecticide qui sature la canopée et intoxique les invertébrés présents. Ceux-ci sont récupérés au sol sur une surface de récolte standard. Cette méthode d'échantillonnage est beaucoup moins dépendante de l'activité de la faune par rapport aux pièges d'interception, l'échantillonnage est bien délimité dans l'espace, la surface de récolte étant définie par l'expérimentateur au sein de la zone traitée.

#### *b) Mode opératoire*

Un thermonébuliseur portable ou "fogger" (Dyna-fog Golden Eagle Backpack 2980) est utilisé pour générer un nuage toxique à effet de choc, constitué par un mélange de cyfluthrine (400 cc de Solfac EW50) et d'un agent véhiculant formé d'alcools polyhydriques dilués dans de l'eau (4 litres de Maxifog). L'appareil est manipulé depuis le sol et le nuage chaud émis par le réacteur (à environ 2 m du sol) s'élève jusqu'à la canopée dans les conditions des milieux calédoniens (Figure 34).

Les stations sont échantillonnées à l'aube lorsque les conditions météorologiques sont optimales : absence de pluie (afin d'éviter que les spécimens n'adhèrent aux feuilles ou aux branches mouillées) et absence de vent (afin que le nuage toxique ne soit pas dispersé trop vite et puisse stagner dans la canopée, pour intoxiquer les invertébrés présents). La surface de récolte est constituée de 30 nappes collectrices identiques, réparties en trois placettes de 10. Cette surface de récolte est suffisante selon Guilbert (1994, 1998) pour garantir la stabilité et la représentativité de l'échantillonnage des milieux de forêt dense et de forêt sclérophylle en Nouvelle-Calédonie (au moins pour le niveau taxinomique de la famille). Il s'agit d'un échantillonnage aléatoire à deux degrés : l'unité élémentaire d'échantillonnage est constituée par la nappe de récolte, les placettes de 10 nappes constituent l'unité secondaire. Chaque surface de collecte est constituée par une nappe plastifiée blanche d'1 m, tendue par des bracelets élastiques sur un cadre métallique tubulaire (1x1 m) maintenu horizontal par des pieds amovibles (50 ou 80 cm selon la pente du site) (Figure 35). La disposition des nappes et la localisation des placettes sont aléatoires. Elles sont installées sur des parcelles considérées comme homogènes pour les conditions abiotiques et le couvert végétal.



**Figure 34** : Mode opératoire du fogging



a

**Figure 35** : Nappes de récolte en place sous la canopée  
a et c : forêt dense humide, b : forêt sclérophylle



b



c

Chaque placette est nébulisée pendant un minimum de trois à quatre minutes, laps de temps correspondant à la vaporisation de 0,8 l de mélange actif (Guilbert 1994). Environ 15 à 20 minutes sont nécessaires pour traiter les placettes d'une station. La récolte des échantillons intervient 2 heures après la thermonébulisation, temps de latence nécessaire pour que la majorité des arthropodes soient tombés sur les nappes (Erwin 1983b in Guilbert 1994, Stork 1987b). Les nappes sont ensuite lavées une à une, avec de l'eau additionnée d'un mouillant industriel (Teepol). Le produit du lavage est filtré sur un double tamis de 0,6 et 0,3 mm et les individus récoltés sont conservés dans de l'alcool à 95 %.

**Tableau 16** : Paramètres météorologiques stationnels mesurés lors des "foggings"

	Dates	Heures de traitement	Température	Hygrométrie	Temps traitement par placette *	Volume de solution active utilisé
<b>Pindaï</b> Zone F	18/04/95	6h50 / 7h05	23°C	96 %	3 min.	2,75 l.
<b>Pindaï</b> Zone W	19/04/95	6h25 / 6h40	23°C	96 %	3 min.	2,75 l.
<b>Koghis</b> Zone F	26/04/95	6h40 / 6h55	22°5	96%	3 min.	2,75 l.
<b>Koghis</b> Zone W	03/05/95	6h40 / 6h55	17°5	92 %	4 min. / 2 min.	3 l.

\* temps nécessaire pour saturer la canopée au dessus des nappes de récolte, variable selon les conditions de vent

Nous avons réalisé cet échantillonnage en fin de période estivale, qui correspond à la période où l'abondance de la faune est maximale dans les deux milieux forestiers explorés (Guilbert 1994). Le tableau 16 récapitule les conditions météorologiques au moment de la récolte des échantillons.

Chaque nappe est décrite par l'effectif de chacun des taxa qui y sont récoltés. Dans une même placette, elles ne sont pas indépendantes entre elles (elles sont voisines et échantillonnées en même temps). Par contre, les placettes sont suffisamment éloignées les unes des autres pour garantir des échantillons indépendants (Guilbert 1994). Dans la suite de l'étude, nous considérons chaque placette comme un échantillon. On considère donc trois échantillons par station.

### C. Les données et leur traitement

#### 1. Identification des spécimens récoltés

Au laboratoire, le contenu de chaque piège est rincé et placé dans de l'éthanol à 95 °, avant d'être examiné à la loupe binoculaire. Tous les invertébrés récoltés sont triés et identifiés, dans la mesure du possible, au niveau taxinomique de la famille (au moins pour les Araneae, Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Hemiptera) sinon à l'ordre. Les familles d'insectes sont identifiées avec les clés de détermination des insectes australiens (CSIRO 1991), celles de Delvare et Arbelenc (1989), celles de Brues *et al.* (1954) et plus spécifiquement pour les Hyménoptères avec les clés mondiales de Goulet et Huber (1993) et pour les araignées à l'aide des clés de Todd Davies (1986), Ledoux et Canard (1991) et

Dippenaar-Schoeman et Jocqué (1997). La famille utilisée comme unité d'identification de référence n'est certes pas celle qui offre la plus grande finesse d'analyse pour une étude de diversité. Mais, elle n'en garde pas moins une réelle valeur biologique, surtout dans le contexte du milieu forestier néo-calédonien où elle est la seule unité accessible, en raison de l'endémisme très élevé et de la connaissance encore fragmentaire de la taxinomie locale, qui n'autorisent pas une approche au niveau spécifique.

Par contre, la myrmécofaune a été traitée à l'espèce ou à la morphospécies. Les clefs de détermination utilisées pour la reconnaissance des genres sont celles de Bolton (1995) pour la zone australienne. La plupart des espèces ont été identifiées, d'une part en s'appuyant sur les publications myrmécologiques concernant la Nouvelle-Calédonie (Emery 1883, 1914, Wilson 1957, 1958a, b, 1959b, Ward 1984), d'autre part par l'étude comparée de notre collection de référence et des spécimens conservés à l'Australian National Insect Collection (ANIC) au CSIRO de Canberra. L'identification à l'espèce n'a pas toujours été possible : faute d'individus de référence dans la collection de l'ANIC ou manque de révisions taxinomiques régionales (comme pour les genres *Camponotus*, *Monomorium* (*Chelaner*) et *Pheidole*). Pour pallier cette difficulté, nous avons alors défini des morphospécies, établies selon une collection de référence.

Dans certains prélèvements, la quantité d'individus de *W. auropunctata* peut être très importante, ne permettant pas un dénombrement. Dans ce cas, nous avons estimé l'effectif en évaluant le volume de *W. auropunctata* présentes. Notre référence correspond au volume occupé par 500 ouvrières = 0,5 cm<sup>3</sup> (établi à partir de 10 échantillons de 500 ouvrières obtenus après dénombrement).

## 2. Indices de diversité

On distingue différents niveaux d'appréciation de la diversité biologique (Wittaker 1972) : la diversité  $\alpha$  (à l'intérieur d'un habitat, d'une biocénose), la diversité  $\beta$  (taux de remplacement des espèces d'un habitat à l'autre) et la diversité  $\gamma$  (diversité à l'échelle d'une région, de plusieurs habitats ou biocénoses).

La description de la diversité intègre deux composantes majeures : le nombre de taxa (richesse) et la répartition des individus dans les différents taxa (régularité). Différents indices ont été développés pour quantifier la diversité mais les opinions des auteurs divergent quant à leur utilisation (Magurran 1988, Cousins 1991, Camargo 1992). Ils permettent cependant toujours une comparaison globale entre peuplements ou entre des stades successifs d'un peuplement (Southwood 1978, 1988, Magurran 1988, Camargo 1992). Selon Cousins (1991), on distingue deux types d'indices de diversité : ceux qui considèrent de façon égale tous les taxa et ceux qui leur donnent des poids différents. Certains considèrent le peuplement comme infini (Shannon) alors les autres considèrent l'échantillon comme exhaustif, le peuplement fini et échantillonné dans sa totalité (Magurran 1988). Les indices du type Shannon montrent souvent des valeurs supérieures, car il intègre la diversité non échantillonnée (peuplement infini).

Nous avons utilisé les indices de Shannon et de Margalef qui sont les représentants de chacune des deux approches. Leur comparaison permet d'affiner les commentaires de diversité. La diversité spécifique est également résumée par l'équitabilité (E), paramètre intégrateur de la physionomie du peuplement qui prend en compte l'abondance relative des espèces : c'est une mesure de la régularité de la distribution des abondances des différents taxa (Frontier et Pichod-Viale 1991).

Dans le cadre de l'étude de peuplements dont la faune est peu connue, l'estimation de la biodiversité impose de prendre en compte les niveaux taxinomiques supérieurs (qui sont plus facilement identifiables, mieux définis et plus stables) pour avoir une représentativité de la faune ou de la flore. Mais, la diversité estimée au niveau familial a-t-elle un sens biologique ? Si on considère les niveaux supra-spécifiques, peut-on considérer tous les taxa comme équivalents ?

Plusieurs auteurs ont soulevé ce problème (Gaston et Williams 1993, Williams *et al.* 1997), en particulier, dans une perspective de conservation de la biodiversité où la définition d'écosystèmes critiques s'oppose à celle de faune et de flore critiques (lorsqu'une faible partie de la biodiversité est connue, on s'appuie alors sur des groupes restreints mais connus, qui ne sont pas toujours représentatif de l'état écologique des milieux). En fait, lorsque la diversité en espèces est grande, elle est aussi souvent élevée pour les genres et les familles (Prance 1994). On peut également calculer des indices de diversité à ce niveau d'analyse taxinomique, car ces unités ont une certaine homogénéité écologique ou éthologique : il y a simplement changement d'échelle. Dans le contexte néo-calédonien, c'est le seul moyen d'accéder à l'étude globale de la diversité.

Selon Southwood (1978), Magurran (1988) ou Frontier et Pichod-Viale (1991), ce qui caractérise le mieux la structure spécifique d'un peuplement c'est la loi de distribution des abondances des espèces présentes. Pour décrire les peuplements échantillonnés, nous avons présenté les résultats sous forme de diagrammes rangs-fréquences (représentation graphique des fréquences des espèces classées par abondance décroissante). Ces diagrammes constituent une représentation empirique de la structure multisécifiques d'une communauté. Pour une meilleure lisibilité, on porte les abondances sur une échelle logarithmique (Frontier et Pichod-Viale 1991). Dans la suite de notre travail, les diagrammes rangs/fréquences présentés offrent une comparaison des allures de peuplements entre zones témoin et infestée, les taxa ordonnés sont par abondance décroissante observée dans la parcelle témoin.

### 3. Définition des guildes trophiques

Les mesures de diversité spécifique ne rendent pas compte immédiatement de la structure fonctionnelle et des modalités d'organisation du peuplement (coexistence, exclusion,...). Pour y accéder, il est souvent nécessaire de définir des groupes fonctionnels. La définition de guildes permet de simplifier l'étude des communautés taxinomiques en réarrangeant la biocénose en quelques unités fonctionnelles. Une *gilde*

ou *groupe fonctionnel* est un groupe d'espèces, apparentées ou non, qui exploitent de la même façon une même classe de ressources environnementales (Root 1967 in Barbault 1992). Adams (1985) ajoute "groupes d'espèces sympatriques" afin d'exclure les équivalents écologiques dans des systèmes non connectés.

Au sein d'une guildes, le partage des ressources est possible soit par une ségrégation spatiale des espèces, soit par une ségrégation temporelle ou même une ségrégation trophique directe (ce dernier cas concernant les groupes étroitement spécialisés). Au sein d'une guildes, la compétition interspécifique peut être accrue et agir comme un agent structurant. Mac Arthur (1972 in Camargo 1992) suggère que des espèces qui cohabitent le font tant que les niveaux d'hétérogénéité du milieu le permettent, la spécialisation évitant alors tout déplacement compétitif. Nous avons choisis de définir des unités fonctionnelles sur une base trophique.

L'assignation des taxa à une guildes n'est pas aisée, en particulier pour les niveaux taxinomiques supérieurs (tels que la famille ou la super-famille) et la plupart des auteurs ne s'accordent pas sur le sujet (Moran et Southwood 1982, Adams 1985, Stork 1987a, Hawkins et MacMahon 1989, Simberloff et Dayan 1991, Basset et Arthington 1992). Compte tenu de la difficulté à définir précisément une guildes à ces niveaux taxinomiques d'identification, nous nous sommes limités aux traits les plus saillants, c'est-à-dire à la tendance trophique générale. Cela peut sembler caricatural, la réalité biologique étant plus nuancée : de nombreuses familles regroupent des taxa qui n'ont pas des comportements alimentaires identiques, il existe plusieurs options d'utilisation des ressources trophiques à l'intérieur d'un même groupe taxinomique. Cependant, cette approche permet d'apporter des éléments de comparaison de traits généraux d'organisation fonctionnelle entre milieux, notamment avec d'autres zones tropicales où le même parti pris a déjà été utilisé (Stork 1987a, 1988, Basset et Arthington 1992, Guilbert *et al.* 1994).

Quoiqu'il en soit, pour établir l'analyse fonctionnelle des communautés néo-calédoniennes, nous avons repris l'arrangement adopté par Guilbert (1994), complété et ajusté pour certaines catégories en fonction des données disponibles dans la littérature (principalement CSIRO 1991). Nous avons retenu les dix mêmes catégories : **Détritivores** (saprophages et fongivores), **Insectes prédateurs**, **Autres prédateurs**, **Parasites**, **Fourmis**, **Touristes** (ceux qui visitent les plantes), **Brouteurs d'épiphytes**, **Phytophages ruminants** (phyllophages, consommateurs de bois, racines...), **Phytophages suceurs de sève**, **Indéterminés** (ceux dont le régime alimentaire est inconnu ou difficile à établir). On trouvera en annexe 4 l'arrangement des taxa dans les différentes guildes.

#### 4. Traitement statistique

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide des logiciels StatView 4.02 (Abacus concept inc. 1992-1993) et SPSS 6.1.1 (SPSS inc. 1989-1995) pour les tests paramétriques et non paramétriques et avec les modules du logiciel ADE 4.0 pour les analyses multivariées (Thioulouse *et al.* 1997). Les tests ont été choisis à partir des ouvrages

généraux de Scherrer (1984), Siegel et Castellan (1988), Sokal et Rohlf (1995), pour les tests paramétriques et non paramétriques et Manly (1993) pour les analyses multivariées. L'estimation de la biodiversité oblige à considérer un grand nombre de taxa mais dont seulement un petit nombre peuvent être nécessaire pour caractériser les spécificités des peuplements. Parmi les taxa constitutifs d'un peuplement, on observe un certain nombre de familles caractéristiques (souvent dominantes), un ensemble de familles accompagnatrices, peu remarquables d'un point de vue caractérisation du peuplement et un cortège nombreux de familles rares ou occasionnelles, souvent représentées par de faibles effectifs.

Aussi, pour compléter l'analyse descriptive des peuplements par des analyses multivariées (analyses factorielles des correspondances), une analyse préliminaire de l'ensemble des familles constitutives des peuplements est nécessaire pour retenir celles qui constitueront une variable dans les AFC. La faible abondance ou l'absence de certains taxa est difficile à interpréter, un faible effectif peut être accidentel dans une station alors que son absence dans une autre peut résulter de la technique d'échantillonnage. En outre, les taxa peu représentés dans les échantillons, qui ne peuvent caractériser (numériquement) une station ou une saison, alourdissent les analyses multivariées. Nous avons donc retiré des analyses l'ensemble des taxa rares (< 5 spécimens pendant toute la campagne d'échantillonnage). Parmi les taxa conservés, certains contribuent peu à la caractérisation des peuplements dans les analyses multivariées. Pour une meilleure lisibilité de ces analyses, on élimine dans un second temps, les taxa dont la contribution aux axes est en dessous d'un seuil arbitraire (< 1 %). Les analyses sont alors effectuées à nouveau. Ces remarques s'appliquent aussi pour les analyses des peuplements de Formicidae.

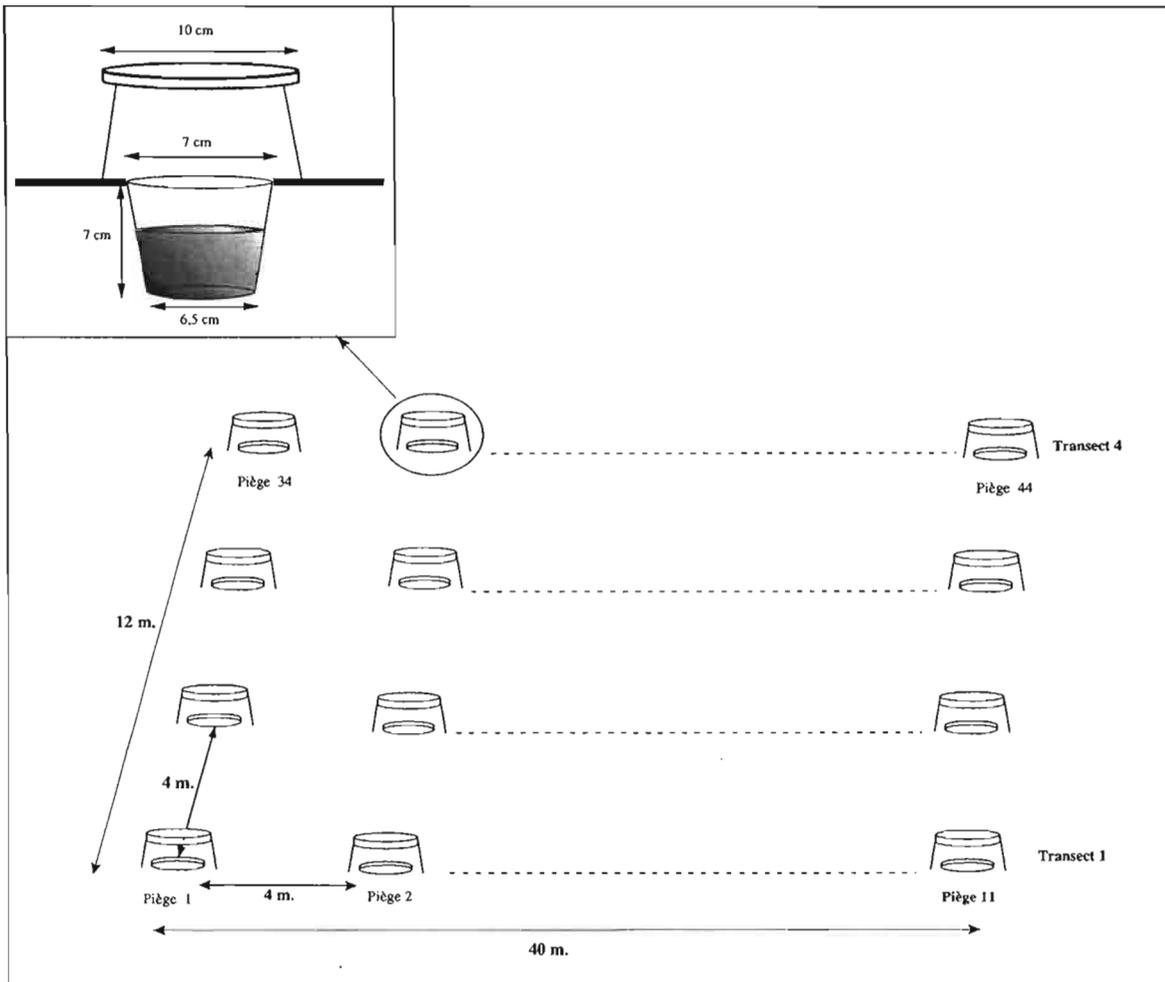
### III. Étude de la faune des Invertébrés

#### A. *Faune de la litière*

##### 1. **Protocoles expérimentaux : mise en place des grilles de piégeage**

###### a) *En forêts*

Dans chacune de nos stations forestières (dense humide et sclérophylle), nous avons sélectionné deux parcelles homogènes. L'une représente une situation témoin (sans l'envahisseur), alors que l'autre constitue une situation-test (envahie par *W. auropunctata*). Dans chaque parcelle, nous avons délimité une aire de 12 m de côté sur 40 m de longueur (soit une surface d'environ 480 m<sup>2</sup>), dans laquelle nous avons mis en place une grille d'échantillonnage constituée de 4 rangées de 11 pièges d'interception (piège décrit dans la section précédente), selon une maille arbitraire de 4 m (Figure 36). Les pièges sont relevés après avoir séjourné une semaine dans le milieu. Les prélèvements ont été répétés 4 fois au cours de l'année, selon une périodicité trimestrielle (saisonnière). Pour chaque station, on dispose donc de 176 prélèvements. Au laboratoire, le contenu de chaque pot est rincé, trié,



**Figure 36** : Organisation de la grille de piégeage utilisée pour l'échantillonnage en forêt sclérophylle et forêt dense humide

identifié puis les spécimens sont transférés dans une solution d'alcool à 95 % pour conservation.

*b) En maquis*

Pour des raisons pragmatiques de terrain, nous avons choisi de travailler sur un maquis voisin de nos parcelles de forêt dense humide. Mais dans ce contexte, il n'a pas été possible d'identifier une zone témoin et une zone envahie suffisamment proches et disjointes. Cela a imposé la mise en place d'une grille d'échantillonnage différente, parcourant le maquis selon des transects orientés en fonction du gradient d'infestation, d'une zone envahie vers une zone vierge.

Lors de la première saison d'échantillonnage, un nombre identique de pièges contenant des *W. auropunctata* et n'en contenant pas ont été prélevés. Au cours des saisons suivantes, le nombre de prélèvements sans *W. auropunctata* s'est réduit en raison d'une progression de l'envahisseur dans le milieu. Le décalage entre le prélèvement et le tri des échantillons n'a pas permis de modifier l'échantillonnage pour pallier ce problème. Les variations inter saisonnières seront de ce fait à prendre moins en compte pour l'explication de l'évolution des communautés sous la pression de l'envahisseur.

Le dispositif consiste donc en quatre lignes parallèles de 15 pièges distants de 4 mètres (couvrant une surface d'environ 56x12 m soit 672 m<sup>2</sup>). Le choix du nombre de pièges a été en partie commandé par la topographie (maquis sur pente). Après récolte, le contenu de chaque pot est rincé puis transféré après identification des spécimens dans une solution d'alcool à 95 % pour conservation. Pour cet habitat, on dispose au total de 240 relevés (81 sans l'envahisseur et 159 avec l'envahisseur).

Malgré cet échantillonnage déséquilibré, les résultats obtenus ont fourni de nombreuses informations pour la compréhension du processus d'invasion des communautés. Pour nos comparaisons, nous avons utilisé un indice d'abondance des espèces échantillonnées, que nous nommons dans le reste du mémoire "abondance relative". cet indice correspond au nombre d'individus capturés par piège, multiplié par 100 pour éviter les décimales.

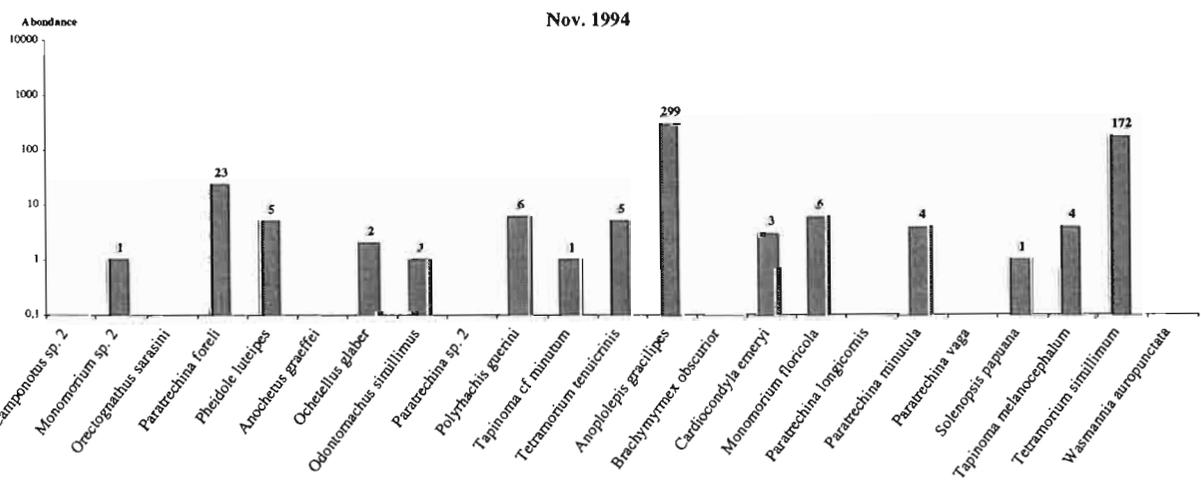
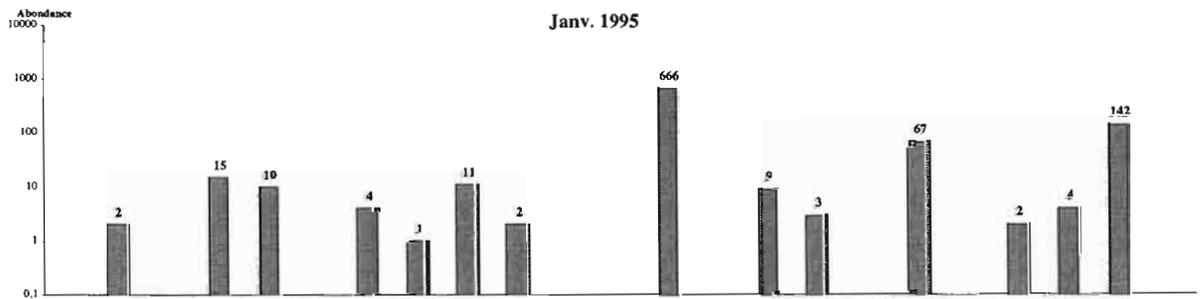
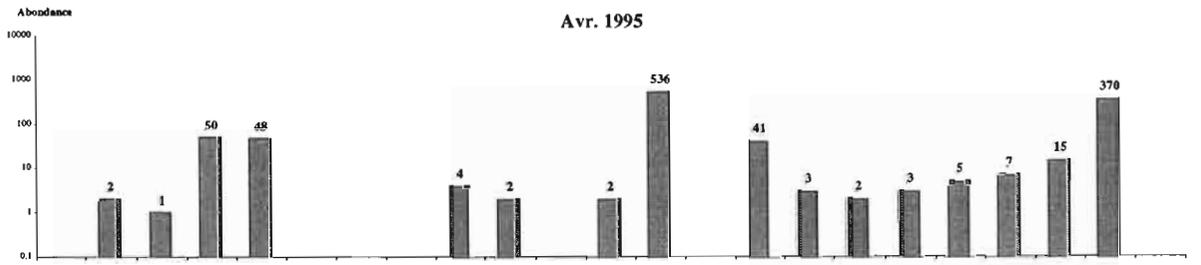
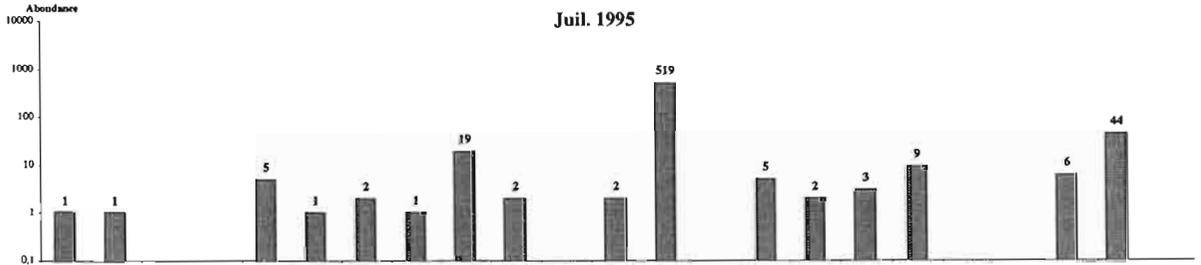
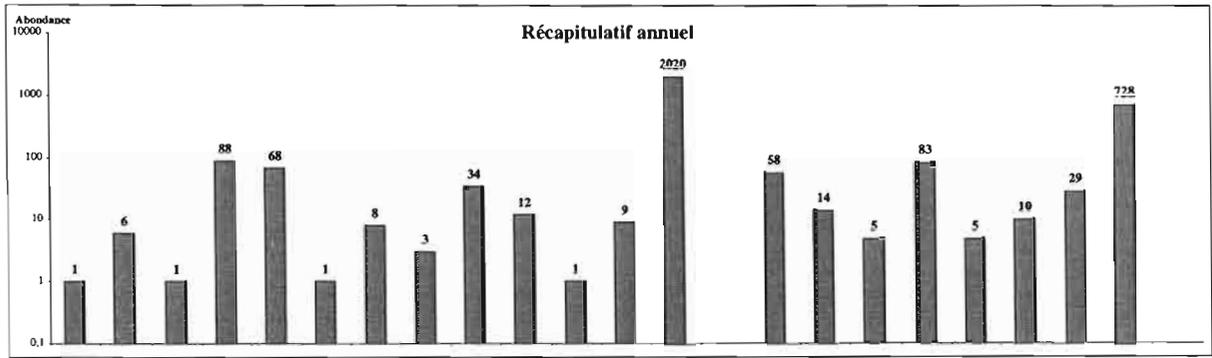
## **2. Résultats**

On trouvera en annexes 5 et 6, les tableaux récapitulatifs des captures totales réalisées aux différentes saisons, au sol et en canopée, pour les différents milieux étudiés.

*a) Description et caractérisation de la structure des peuplements en forêt sclérophylle*

*(1) Structure taxinomique des communautés de fourmis*

L'ensemble des récoltes réalisées dans l'habitat sclérophylle représente 2 723 035 spécimens appartenant à 23 espèces différentes (y compris *W. auropunctata*) et réparties en 16 genres. La myrmécofaune récoltée dans la parcelle non envahie compte 3184 spécimens



End.

Nat.

Int.

**Figure 37** : Myrmécophage récoltée dans la parcelle non envahie par *W. auropunctata* en forêt sclérophylle à Pindaï. (End. : Endémiques; Nat. : Natives; Int. : Introduites)

répartis en 21 espèces et 14 genres (Figure 37). Dans la parcelle envahie, nous avons récolté 2719851 individus appartenant à 6 espèces (dont *Wasmannia auropunctata*) et 6 genres (Tableau 17). Nous avons défini pour chaque espèce le caractère “ dominant ”, “ accompagnatrice ” et “ rare ” sur la base de leur abondance au cours de l'échantillonnage. Nous utiliserons cette convention de dénomination dans la suite de ce travail.

La figure 38 nous permet de comparer la distribution globale des abondances des espèces de Formicidae dans les 2 peuplements myrmécologiques échantillonnés (on intègre les variations saisonnières en sommant les résultats des 4 récoltes en un seul échantillon). Ils apparaissent tous les 2 déséquilibrés, avec une faible régularité de la répartition des abondances entre les espèces rencontrées.

Le peuplement de la parcelle non envahie est relativement riche, avec 21 espèces. Mais il apparaît néanmoins déséquilibré avec une diversité relativement peu importante et une régularité (= équitabilité) faible du peuplement (Tableau 18). À toutes les saisons de prélèvement, les indices de diversité (Indices de Shannon et de Margaleff) montrent des valeurs comparables et la diversité, relativement faible, se maintient au cours des 4 saisons de l'échantillonnage. En janvier et en juillet, la plupart des espèces sont représentées par très peu de spécimens et le peuplement est dominé par *A. gracilipes*. Ces observations sont confirmées par la distribution d'abondance (profil rang-fréquence). Au cours des différentes saisons, nous observons sensiblement la même distribution d'abondance du peuplement échantillonné, l'allure du peuplement se maintient globalement et seules les espèces rares font la différence, notamment en juillet et à un degré moindre en janvier (Figure 39). Le peuplement se caractérise par 2 espèces dominantes (*Anoplolepis gracilipes* et *Tetramorium simillimum*), quelques espèces accompagnatrices (*Paratrechina foreli*, *Pheidole luteipes*, *Cardiocondyla emeryi*, *Paratrechina minutula*, *Polyrhachis guerini* et *Tapinoma melanocephalum*) et un cortège important d'espèces rares (Figures 37, 39).

Dans la zone envahie, la domination de *W. auropunctata* est écrasante (Tableau 17) et les autres espèces ne sont capturées que très rarement, (16 spécimens au total). Parmi les 5 espèces qui cohabitent avec *W. auropunctata*, 4 se rencontrent également dans la parcelle non envahie (*Ochetellus glaber*, *Tapinoma cf. minutum*, *Monomorium floricola* et *Paratrechina minutula*). *O. glaber* et *T. cf. minutum* sont des espèces natives. Toutes sont de petite taille (du même ordre que *W. auropunctata*) et leurs ouvrières semblent plus rapides que celles de la petite fourmi de feu. *O. glaber* se maintient avec des effectifs du même ordre que ceux observés dans le site non infesté par l'envahisseur et montre le même *pattern* saisonnier (aucune récolte en Avril); elle n'apparaît donc pas affectée par l'envahisseur.

Par rapport à la composition de la myrmécofaune néo-calédonienne, nous constatons une contribution atypique des différentes sous-familles de Formicidae au sein du peuplement sclérophylle témoin (Figure 40) : les Ponerinae sont sous-représentées tant en nombre d'espèces qu'en abondance, alors que les Formicinae sont largement sur-

**Tableau 17** : Myrmécofaune récoltée dans la parcelle sclérophylle envahie par *W. auropunctata*

	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Total annuel
<i>Brachymyrmex obscurior</i>	0	0	1	1	2
<i>Monomorium floricola</i>	0	0	0	1	1
<i>Ochetellus glaber</i>	2	8	0	1	11
<i>Paratrechina minutula</i>	0	1	0	0	1
<i>Tapinoma cf minutum</i>	1	0	0	0	1
<i>Wasmannia auropunctata</i>	159 067	930 036	966 151	664 581	2 719 835
<b>Total sans <i>W. auropunctata</i></b>	<b>3</b>	<b>9</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>16</b>
<b>Total</b>	<b>159 070</b>	<b>930 045</b>	<b>966 152</b>	<b>664 584</b>	<b>2 719 851</b>

**Tableau 18** : Diversité des peuplements myrmécologiques en forêt sclérophylle au cours du cycle saisonnier

	Abondance	Richesse spécifique	Indice Margaleff	Indice Shannon	Equitabilité
<b>Parcelle non envahie</b>					
Nov. 1994	533	15	1,646	1,708	0,437
Janv. 1995	938	14	1,463	1,501	0,394
Avr. 1995	1091	16	1,894	1,933	0,483
Juil. 1995	622	16	1,056	1,110	0,278
Annuel	3184	21	1,726	1,746	0,397
<b>Parcelle envahie*</b>					
Nov. 1994	3	2	–	–	–
Janv. 1995	9	2	–	–	–
Avr. 1995	1	1	–	–	–
Juil. 1995	3	3	–	–	–
Annuel	16	5	1,125	1,497	0,645

\*: *W. auropunctata* exclue

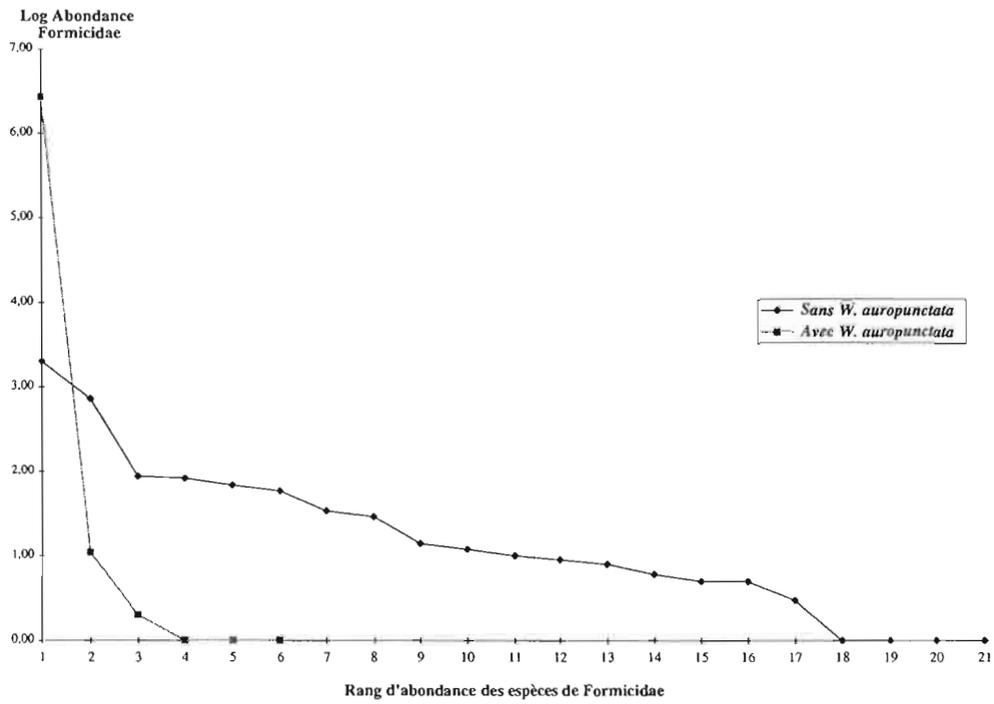


Figure 38 : Comparaison des peuplements myrmécologiques entre parcelles sclérophylle envahie et non envahie par *W. auropunctata*

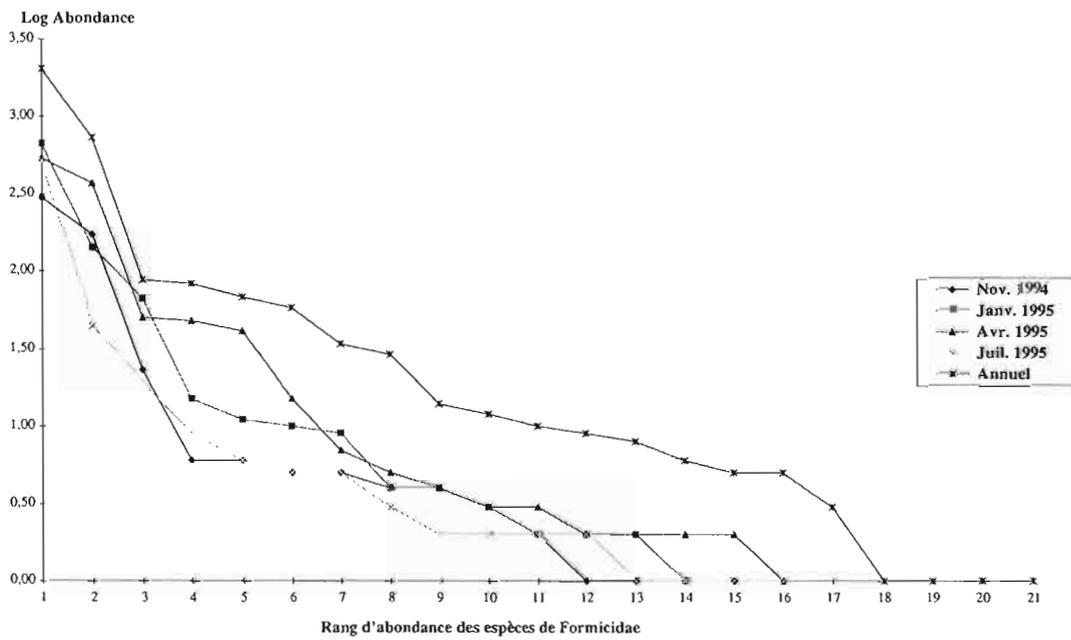
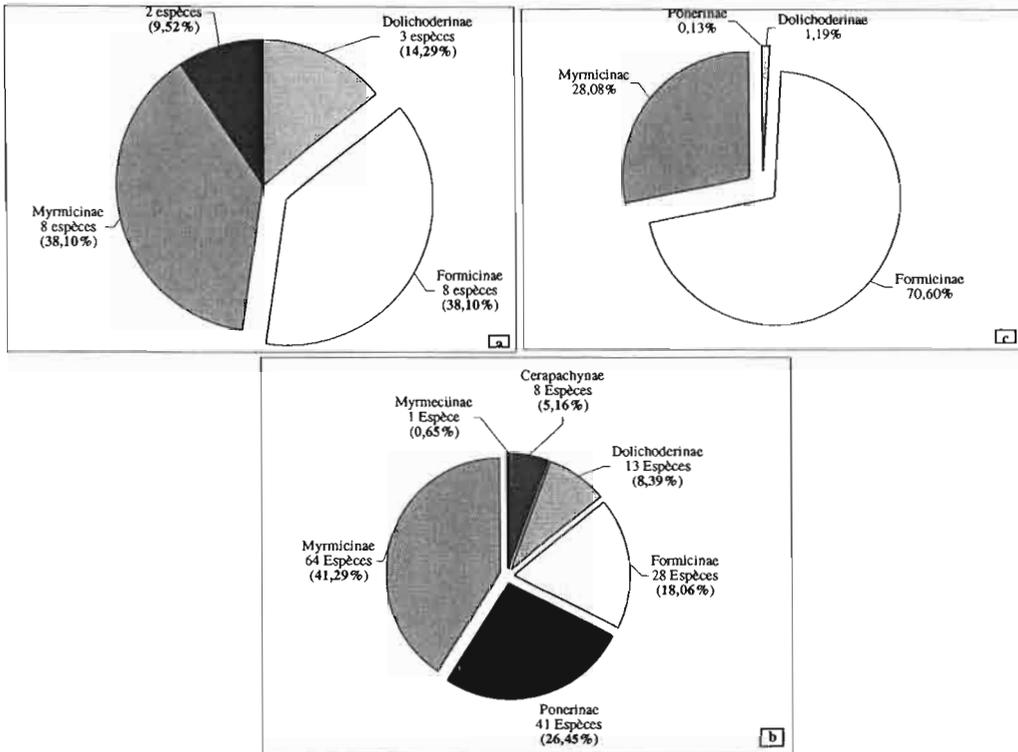
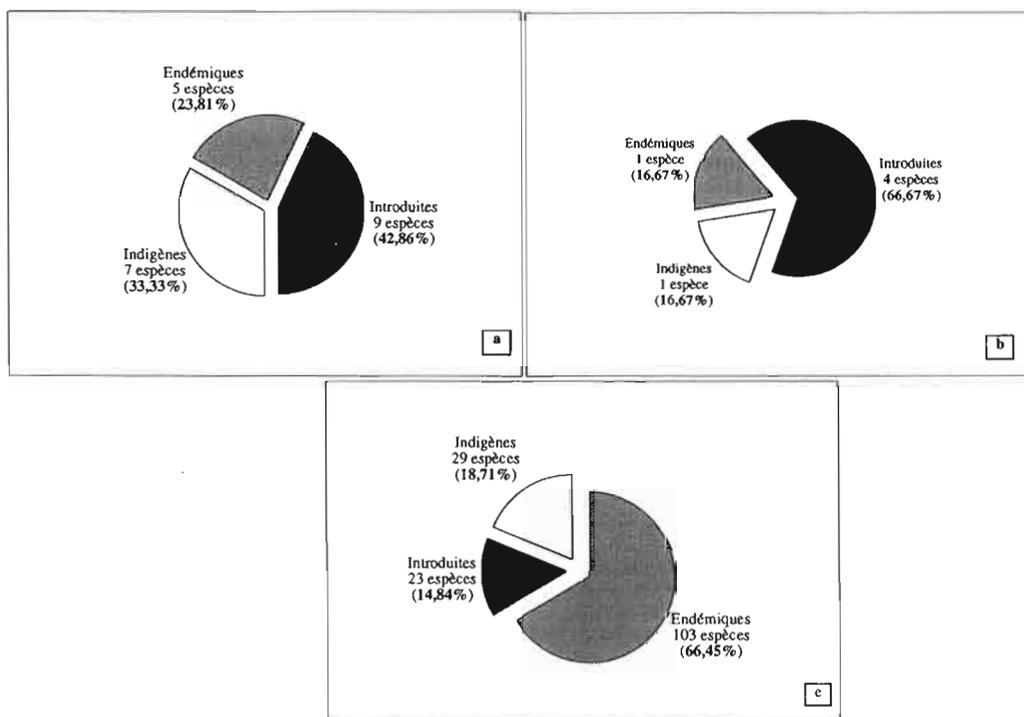


Figure 39 : Profils d'abondance du peuplement myrmécologique de la parcelle sclérophylle non envahie par *W. auropunctata*



**Figure 40** : Contribution des différentes sous-familles de Formicidae à la diversité de la myrmécophage sclérophylle non infestée par *W. auropunctata* (a), à la myrmécophage totale de Nouvelle-Calédonie (b) et à l'abondance de la myrmécophage de la parcelle non infestée par *W. auropunctata* (c)



**Figure 41** : Contribution des espèces endémiques, introduites et indigènes à la myrmécophage de la forêt sclérophylle (a) non infestée par *W. auropunctata*, (b) envahie par *W. auropunctata* et (c) à la myrmécophage totale de Nouvelle-Calédonie

représentées en espèces mais surtout en abondance. Cette composition atypique s'explique par une dominance des espèces introduites, à toutes les saisons de prélèvement (Figures 37 et 42). On compte 9 espèces introduites (43 % des espèces prélevées), ce qui excède largement leur proportion dans la myrmécofaune néo-calédonienne (Figure 41). D'ailleurs, les 2 espèces dominantes du peuplement (*A. gracilipes* et *T. simillimum*) sont des espèces introduites. Les espèces natives et les endémiques sont parfois accompagnatrices, le plus souvent rares (Figures 37, 42). Le peuplement sclérophylle du site non infesté apparaît donc appauvri, même s'il conserve un certain nombre de caractéristiques natives.

Nous notons de fortes variations saisonnières d'abondance (Figure 43). Dans les 2 parcelles, les effectifs sont maximum en janvier et avril, minimum en novembre. Janvier montre un maximum pour *P. minutula*, *A. gracilipes* et *O. glaber* (*A. gracilipes* reste dominante à toutes les saisons). Par contre, pour *P. luteipes*, *P. foreli*, *Paratrechina* sp. 2, *T. simillimum*, *C. emeryi* et *T. melanocephalum*, l'abondance est maximale en avril (Figure 37), alors que celle de *W. auropunctata* est maximale en janvier et avril. Ces variations d'abondance peuvent être mises en relation avec les fluctuations de conditions de milieu (pluviométrie et températures plus élevée pendant la période janvier-avril que pendant le reste de l'année : Figures 44, 45, 46, 47). Le reste de la faune d'arthropodes récoltée connaît un maximum en janvier puis en juillet. Les Formicidae montrent un maximum lorsque les conditions de températures et de pluviométrie sont les plus fortes, ce qui correspond également à un maximum de la faune (donc de ressources).

La comparaison des 2 parcelles permet donc non seulement de constater un appauvrissement de la myrmécofaune puisqu'il ne subsiste que 4 espèces mais aussi de constater une augmentation très importante de sa biomasse : les effectifs de *W. auropunctata* excèdent largement ceux des 21 espèces rencontrées en parcelle non envahie.

#### (2) *Structure taxinomique générale du peuplement et contribution des différents groupes d'invertébrés*

##### (a) Structure générale du peuplement

L'ensemble de la faune des invertébrés récoltés en forêt sclérophylle compte 15 027 spécimens dont 3 226 Formicidae (*W. auropunctata* exclue). Dans la station non infestée par l'envahisseur (*W. auropunctata* exclue), 10 044 spécimens ont été récoltés, dont 3 184 Formicidae (soit 31,7 % de la faune échantillonnée). Dans la station infestée (*W. auropunctata* exclue), nous avons capturé 4 983 spécimens, dont 16 Formicidae (soit 0,32 % de la faune échantillonnée). Dans le site envahi, le nombre des invertébrés récoltés représente à peine 0,002 % de la faune totale récoltée. *W. auropunctata* domine toute la communauté, au point qu'on ne rencontre quasiment que cette espèce dans le milieu envahi (Figure 48). En présence de *W. auropunctata*, il y a une réduction de 50,4 % de l'effectif total des arthropodes récoltés. Si on exclut les Formicidae, le nombre d'invertébrés récolté est en recul de 27,2 %.

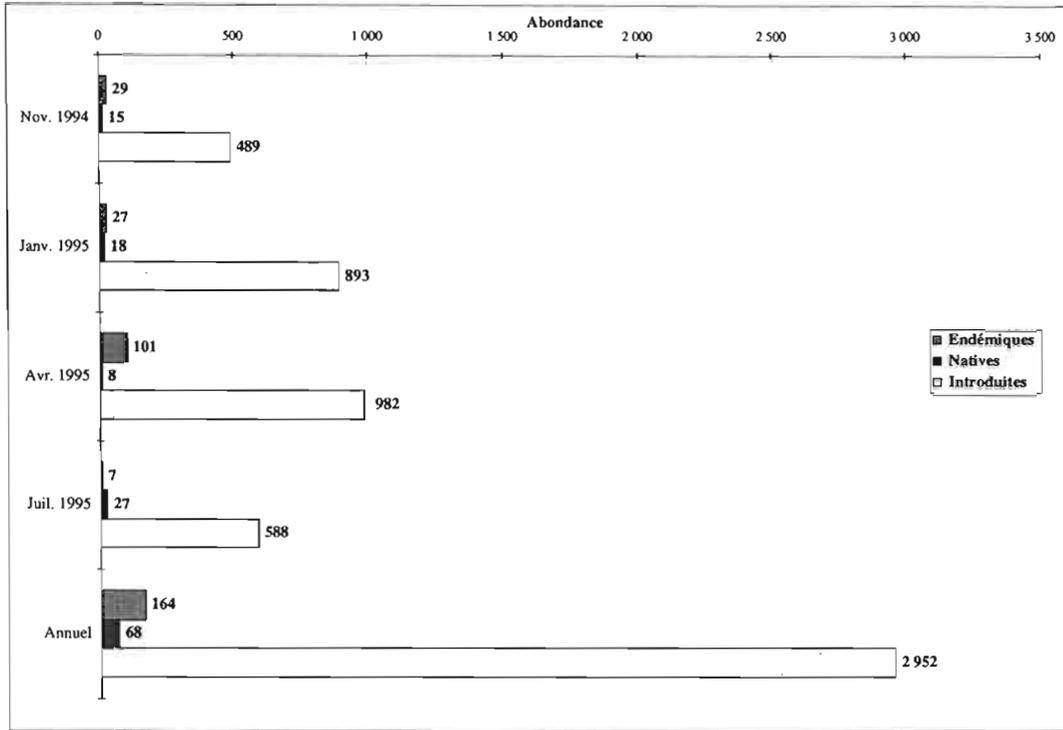


Figure 42 : Répartition des effectifs entre espèces introduites, natives et endémiques dans la myrmécophage de la station sclérophylle non infestée par *W. auropunctata*

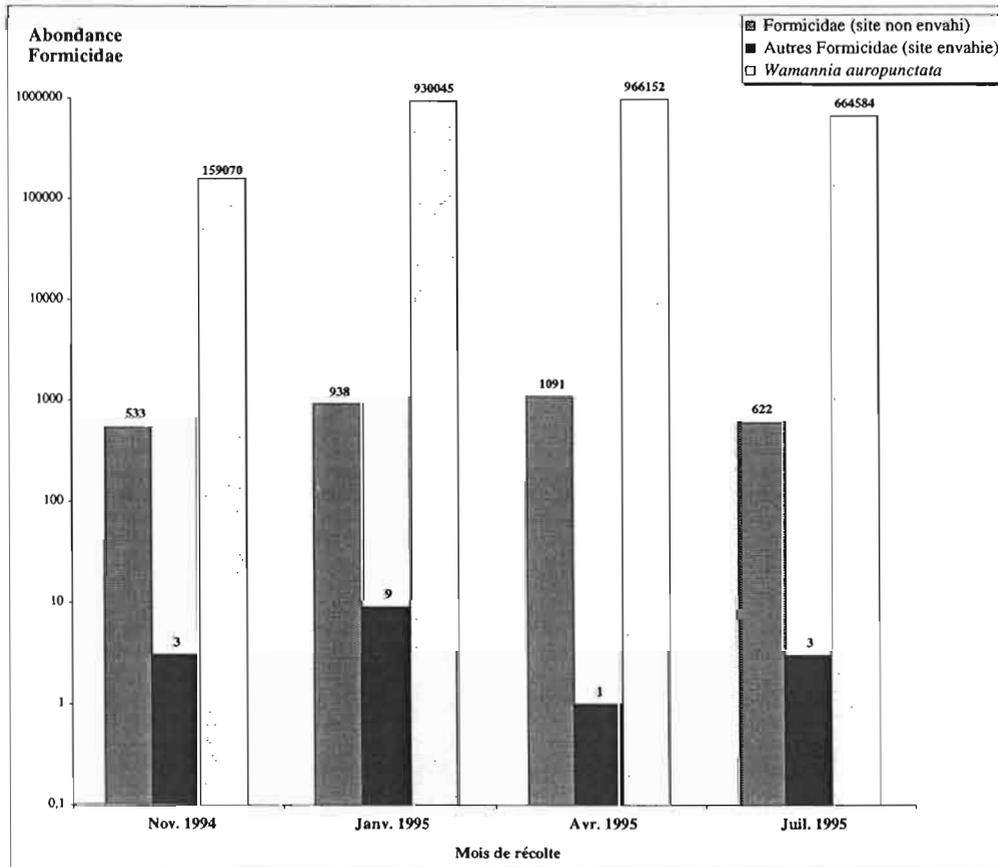
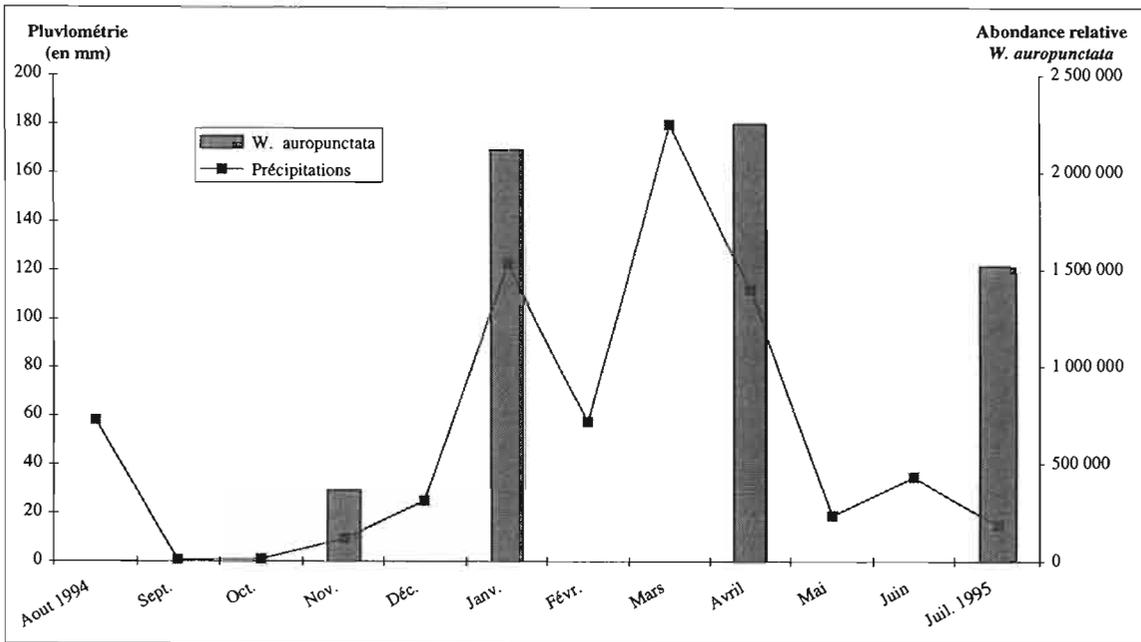
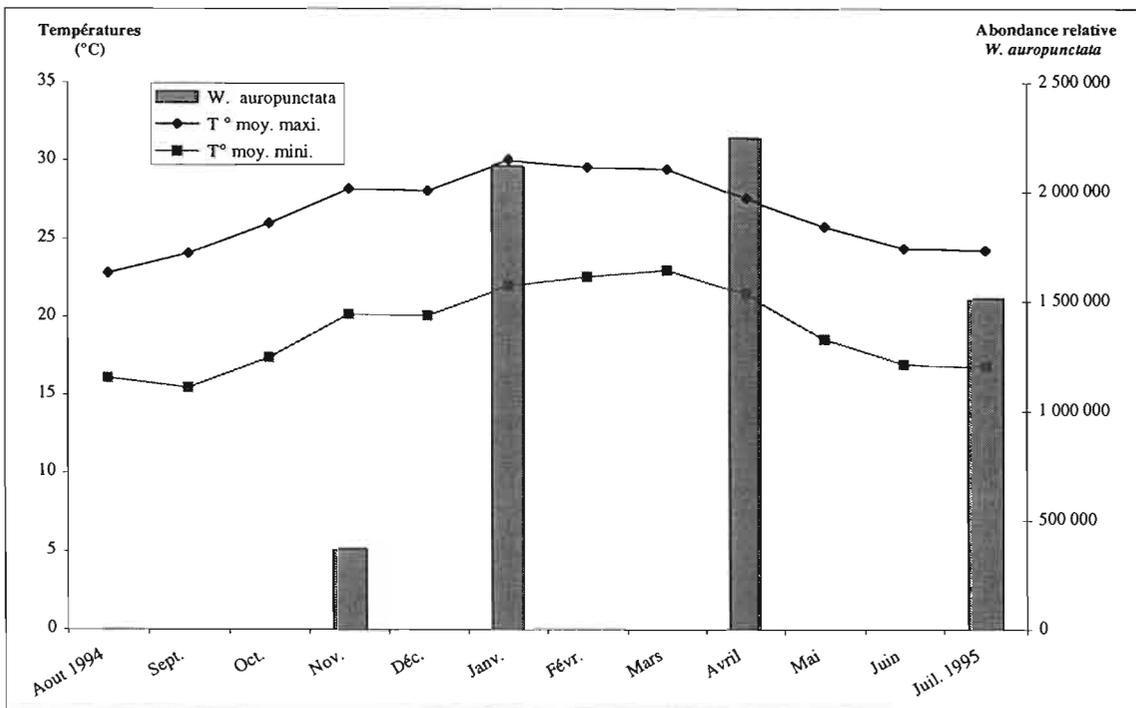


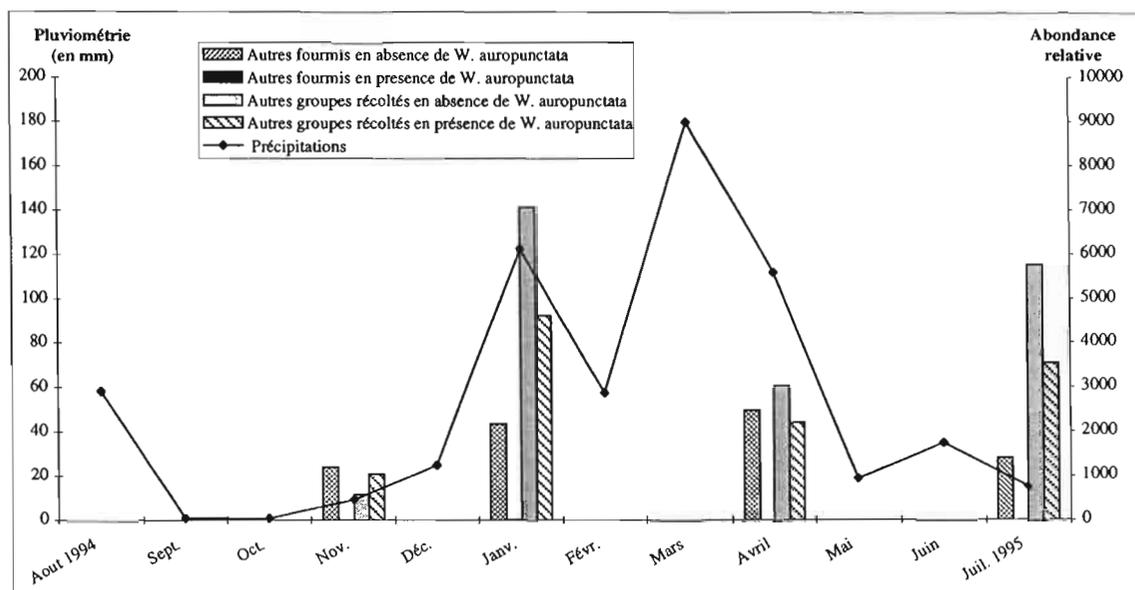
Figure 43 : Evolution saisonnière des captures de Formicidae en forêt sclérophylle (échelle Logarithmique)



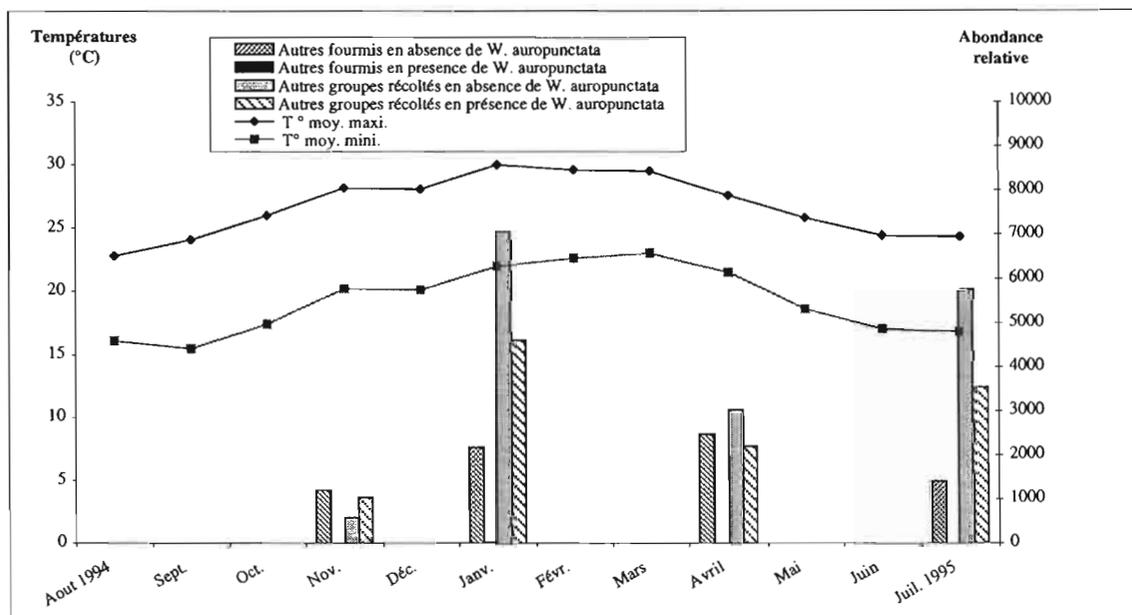
**Figure 44 :** Pluviométrie pour la station de Pindaï entre Août 94 et Juillet 95 et abondances relatives observées pour *W. auropunctata* lors des 4 campagnes de récolte en forêt sclérophylle



**Figure 45 :** Variations de températures pour la station de Pindaï entre Août 94 et Juillet 95 et abondances relatives observées pour *W. auropunctata* lors des 4 campagnes de récolte en forêt sclérophylle



**Figure 46** : Pluviométrie pour la station de Pindaï entre Août 94 et Juillet 95 et abondances relatives observées pour les autres Formicidae et le reste de la faune d'arthropodes lors des 4 campagnes de récolte en forêt sclérophylle



**Figure 47** : Variations de températures pour la station de Pindaï entre Août 94 et Juillet 95 et abondances relatives observées pour les autres Formicidae et le reste de la faune d'arthropodes lors des 4 campagnes de récolte en forêt sclérophylle

Au niveau des taxa supérieurs (ordres et classes), 21 groupes sont représentés dans la parcelle non infestée contre 20 dans celle qui est infestée (Figure 50 ; les larves sont réunies en un seul groupe). Quatre groupes ne se rencontrent que dans la parcelle témoin : les pseudoscorpions, les dermaptères, les phasmes et les oligochètes. Seule la différence d'effectif des pseudoscorpions apparaît significative, ce groupe paraît donc exclu du milieu envahi, les 3 autres taxa apparaissant comme rares au cours de l'échantillonnage. Trois groupes rares (opilions, trichoptères et pauropodes) ne sont recensés que dans la station infestée. Compte tenu des faibles effectifs capturés, seule la différence d'effectifs observée pour les pauropodes (8 spécimens) semble indiquer une opposition entre les 2 sites : ils apparaissent favorisés en présence de *W. auropunctata*. Remarquons que notre méthode d'échantillonnage n'est pas la mieux adaptée pour récolter ce taxa du sol (l'activité de ces arthropodes est peu compatible avec une capture par pièges d'interception) : l'occurrence d'individus dans les pièges peut donc révéler une différence réelle entre les 2 stations

La figure 49 nous permet de comparer la distribution globale des abondances des 2 communautés échantillonnées. On ne considère que la faune pour laquelle nous avons réalisé une identification taxinomique au niveau de la famille ou de la super-famille (voir paragraphe matériel et méthode pour la discussion de l'intérêt de l'usage de ces niveaux taxinomiques pour explorer la biodiversité de peuplements méconnus). Dans le site envahi, le peuplement est moins riche et moins diversifié compte tenu de la régularité, ce qui confirme l'existence d'un déséquilibre faunistique marqué entre les 2 stations.

Le peuplement échantillonné en absence de l'envahisseur est dominé par les collemboles (44,01 % de la faune récoltée) et les Formicidae (31,7 %). Les acariens (principalement gamasides et oribates), les autres hyménoptères (hors Formicidae), les araignées, les diptères, les hémiptères, les coléoptères, les isopodes, les diplopodes, les pseudoscorpions, les orthoptères et les psocoptères constituent les autres taxa (classés par abondance décroissante) qui contribuent à la faune récoltée de façon significative (avec plus de 50 spécimens), soit une contribution minimale de 0,5 % à l'ensemble de la faune totale échantillonnée. Les 9 autres groupes sont peu représentés (moins de 30 individus récoltés), leur contribution globale au peuplement est inférieure à 0,8 % du total récolté (Figure 51).

Le peuplement de la parcelle envahie est dominé par les collemboles (44,42 %), les araignées (17,1 %) et les hyménoptères (hors Formicidae) (12,5 %). Les diptères, les psocoptères, les diplopodes, les acariens (principalement gamasides et oribates), les gastéropodes, les hémiptères, les isopodes, les lépidoptères et les coléoptères sont les autres principaux groupes (classés par abondance décroissante) qui ont une contribution non négligeable pour la communauté échantillonnée (supérieure à 1 %, plus de 50 individus capturés). Les 9 autres taxa (autres Formicidae incluses) sont peu représentés (au mieux 16 individus), ils ont une contribution globale au peuplement voisine de 1 % du total récolté (Figure 52).

Les larves sont plus abondantes en parcelle non infestée, mais les variations saisonnières sont fortes et il ne semble pas que les mêmes espèces contribuent aux 2 peuplements échantillonnés (différences dans les pics saisonniers d'abondance : Figures 51,

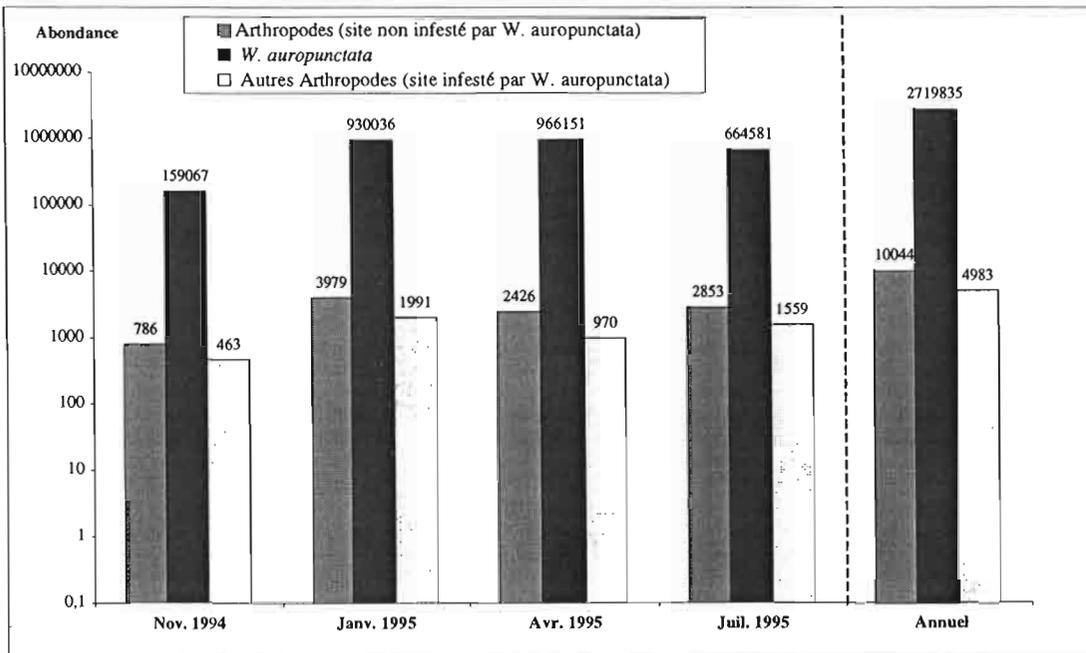


Figure 48 : Evolution des effectifs capturés pour les peuplements d'invertébrés (Formicidae inclus) en présence et en absence de *W. auropunctata* en forêt sclerophylle (échelle logarithmique)

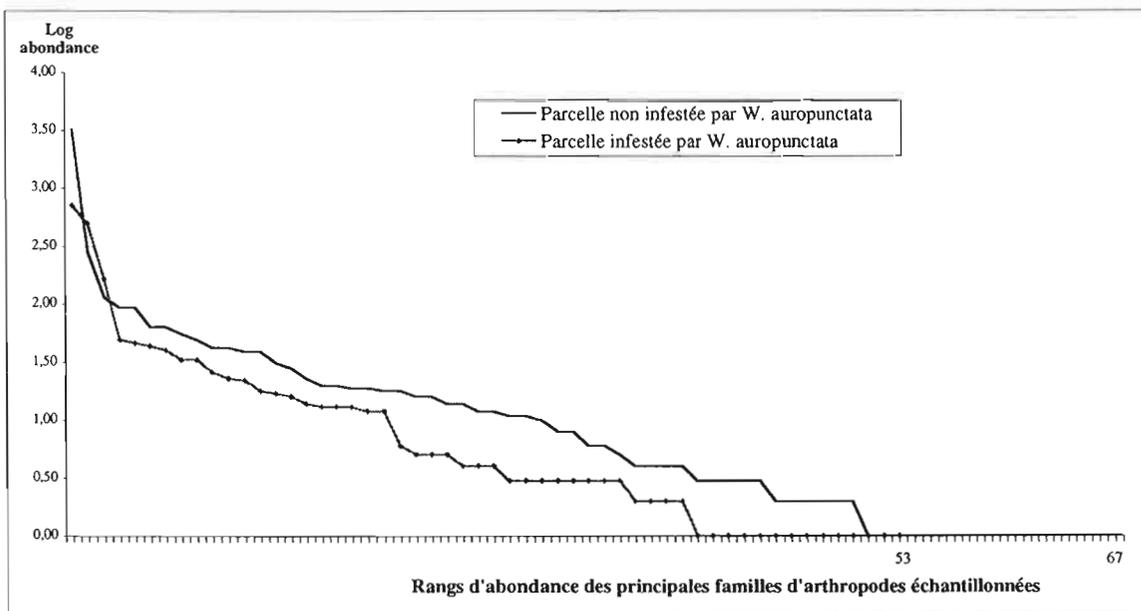


Figure 49 : Comparaison des profils d'abondance des peuplements échantillonnés en forêt scérophylle

52). La méthode de piégeage n'est sans doute pas la mieux adaptée pour capturer des larves : les pièges d'interception supposent des capacités de déplacement au sol, or les larves ont plutôt une faible mobilité. Dans l'analyse plus fine des taxa, on verra quels sont les ordres impliqués dans l'effectif des larves.

Entre les 2 parcelles, l'effectif est stable pour les diptères et les isopodes alors que d'autres taxa connaissent d'importantes variations. Ainsi, dans la station envahie, les araignées augmentent leur effectif de 70 %, les hyménoptères (hors Formicidae) de 47 %, les psocoptères de 75 %, les diplopodes de 54 %, les gastéropodes et les lépidoptères de 65 %. Par contre, on observe une réduction sensible de l'abondance des orthoptères (uniquement représentés par les Gryllidae : 94 %), des hémiptères (60 %), des coléoptères (64 %), des acariens (85 %) et même des collemboles (50 %) bien que leur contribution relative au peuplement se maintienne. À ce niveau d'analyse taxinomique, on perçoit donc une organisation numérique et taxinomique distincte entre les 2 communautés échantillonnées.

Si on considère les variations inter-saisonnières, l'abondance maximale des arthropodes est observée en janvier et à un degré moindre en juillet dans les 2 stations (Figure 48). Janvier correspond aussi au maximum de *W. auropunctata* dans le milieu. En juillet, il y a une régression de l'abondance de *W. auropunctata* pendant que l'ensemble de la faune connaît une progression. En avril, il y a une régression d'abondance du reste de la faune invertébrée alors que *W. auropunctata* atteint son maximum. Le minimum d'abondance est observé en novembre pour l'ensemble de la faune. Ces variations suivent les conditions météorologiques (figures 44 à 47). Le minimum observé correspond à la saison sèche et chaude (janvier), le maximum correspond au début de la saison des pluies. Il y a régression de l'entomofaune (au sens large) lorsque la pluie est maximale et les températures sont les plus élevées (avril), mais ces conditions sont favorables à *W. auropunctata*. Par contre en juillet, lorsque les conditions redeviennent plus sèches et fraîches l'effectif de la faune connaît une légère croissance alors que *W. auropunctata* régresse. L'ensemble des Formicidae montrent le même type de variation que *W. auropunctata*. En fait, la plupart des taxa supérieurs (classes, ordres) montrent un maximum en janvier, et un minimum en novembre ; certains par contre ont leur maximum en juillet (hyménoptères, hémiptères, psocoptères et lépidoptères), phénomène qui correspond sans doute à l'expression de quelques espèces dominantes.

(b) Contribution relative des principaux groupes d'invertébrés

La contribution relative des différents groupes est bien différente d'un site à l'autre. On commentera cette contribution sans revenir sur la place des fourmis.

**Les gastéropodes.** La variation correspond principalement à celle de l'espèce introduite *Achatina fullica* (1 exemplaire en parcelle non infestée, 70 spécimens dans la parcelle envahie. À l'inverse, on observe la chute de l'effectif du gastéropode natif

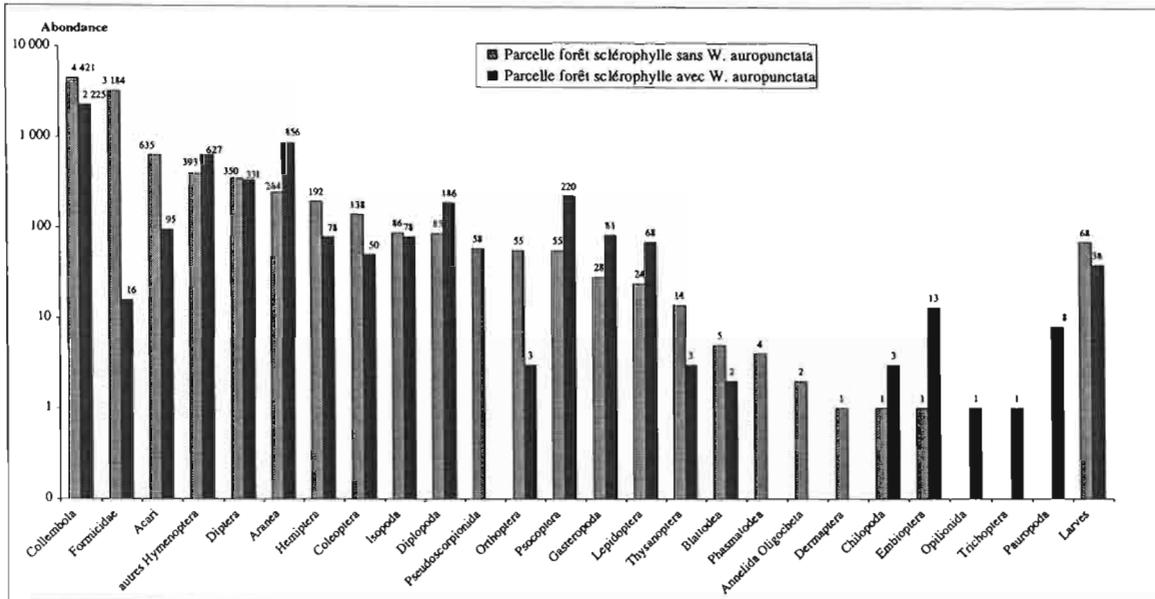


Figure 50 : Effectifs capturés pour les différents ordres et classes d'invertébrés en forêt sclérophyllie en présence et en absence de *W. auropunctata* (échelle logarithmique)

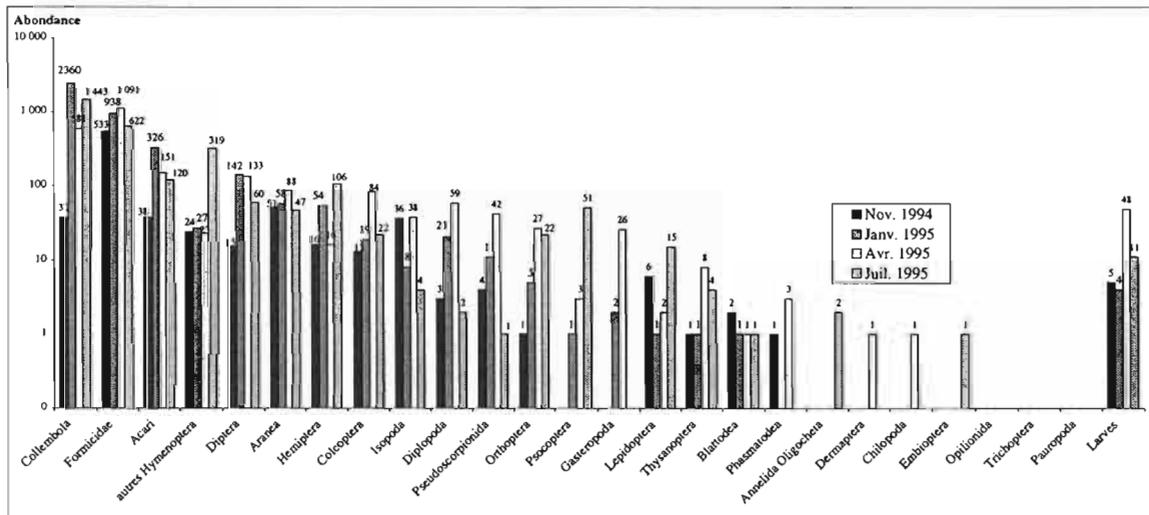


Figure 51 : Evolution des effectifs capturés pour les différents ordres et classes d'invertébrés en forêt sclérophyllie en absence de *W. auropunctata* (échelle logarithmique)

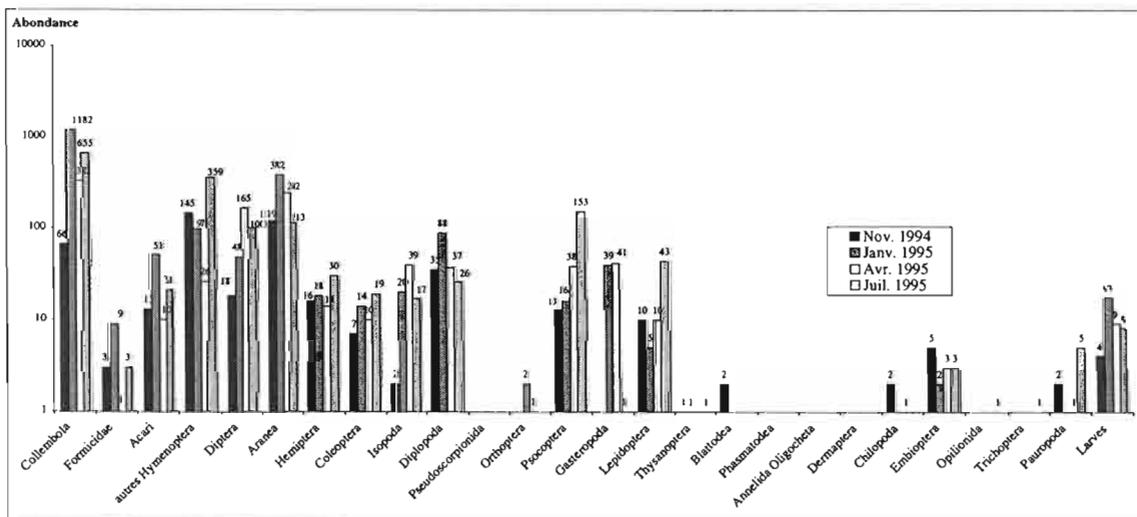


Figure 52 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différents ordres et classes d'invertébrés en forêt sclérophyllie en présence de *W. auropunctata* (échelle logarithmique)

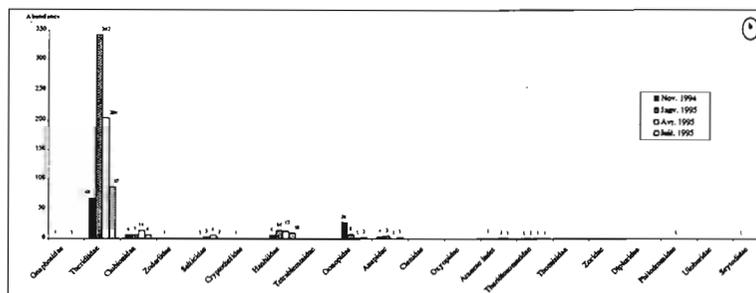
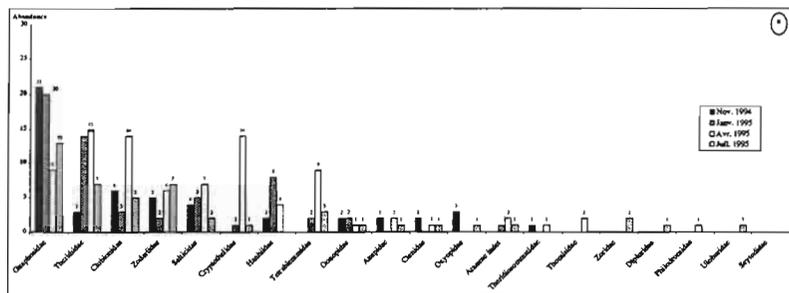


Figure 53 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différentes familles d'araignées récoltées en forêt sclérophylle (a) en absence de *W. auropunctata*, (b) en présence de *W. auropunctata*

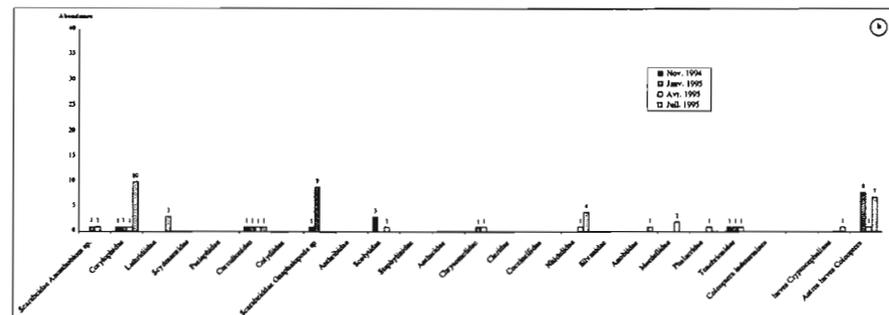
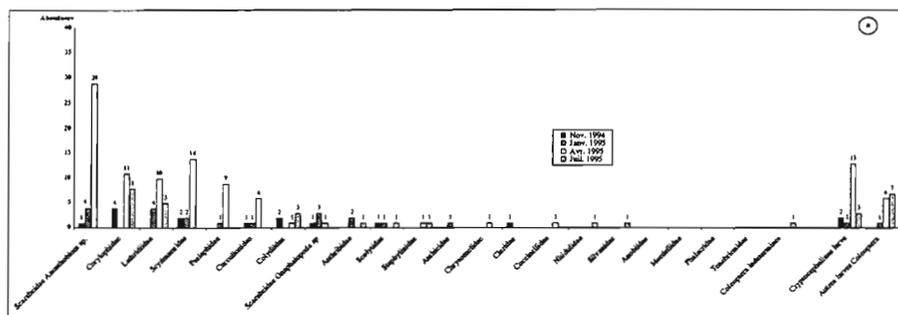


Figure 54 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différentes familles de coléoptères récoltées en forêt sclérophylle (a) en absence de *W. auropunctata*, (b) en présence de *W. auropunctata*

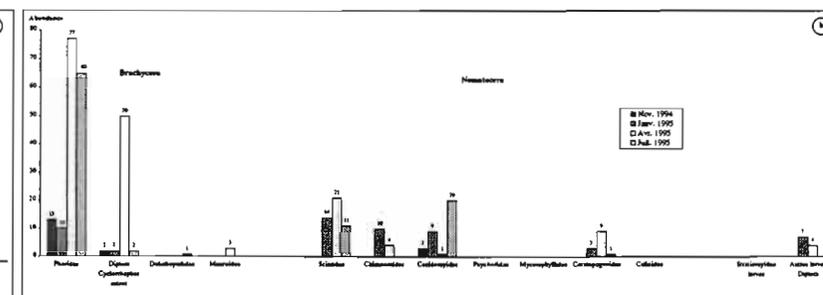
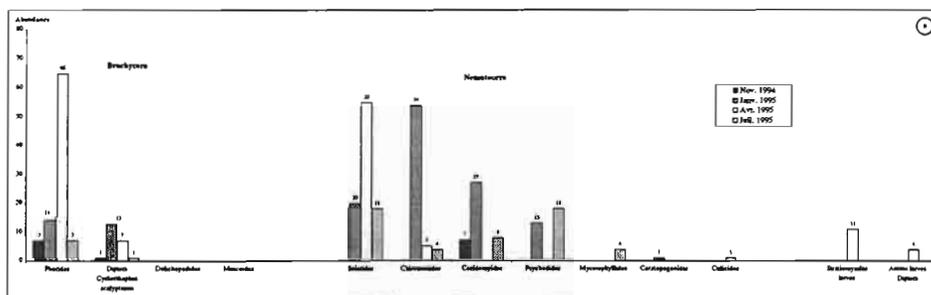


Figure 55 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différentes familles de diptères récoltées en Forêt sclérophylle (a) en absence de *W. auropunctata*, (b) en présence de *W. auropunctata*

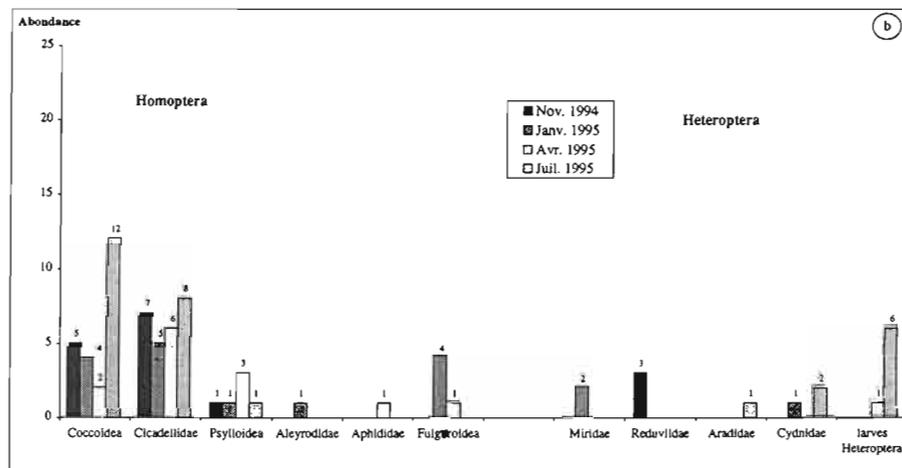
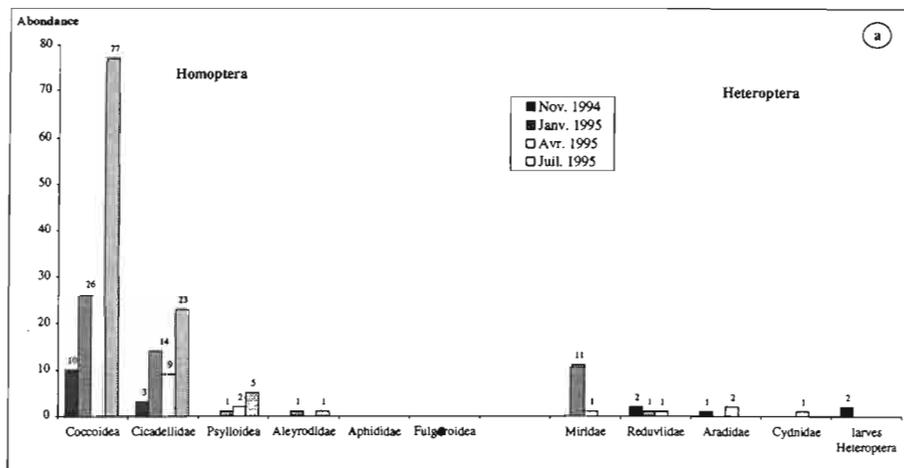


Figure 56 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différentes familles d'hémiptères récoltées en forêt sclérophylle (a) en absence de *W. auropunctata*, (b) en présence de *W. auropunctata*

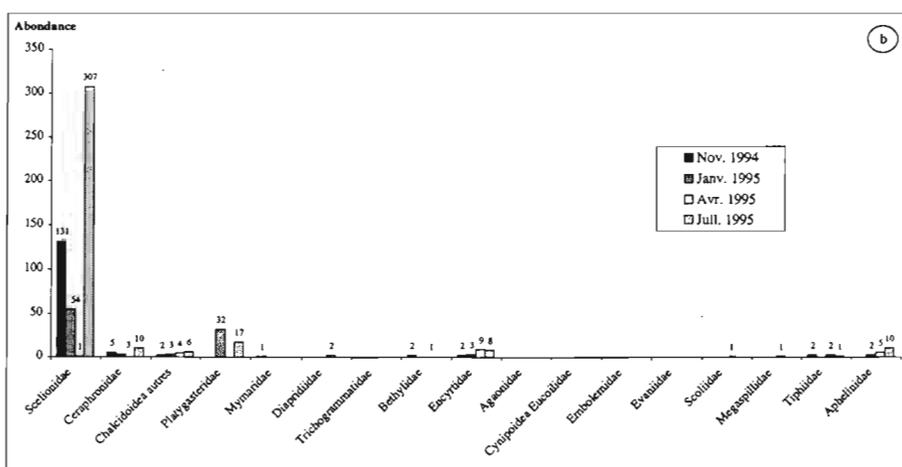
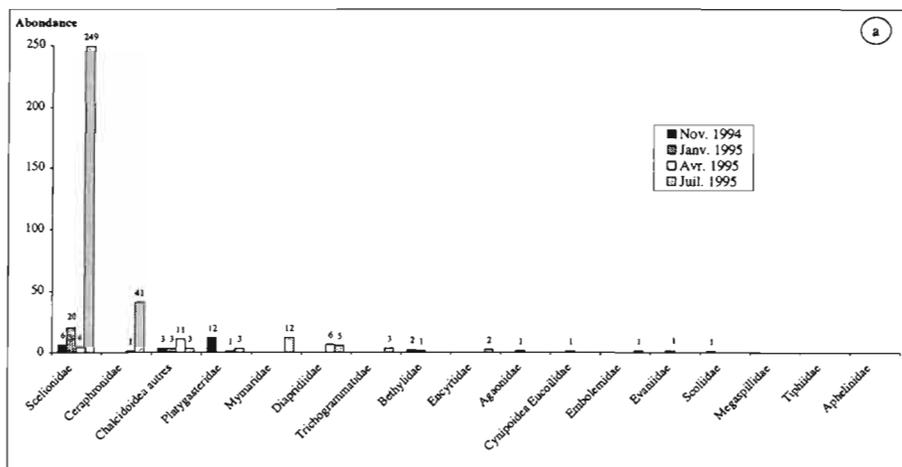


Figure 57 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différentes familles d'hyménoptères récoltées en forêt sclérophylle (a) en absence de *W. auropunctata*, (b) en présence de *W. auropunctata*

(*Bulima sp.*), de 22 spécimens observés en site non infesté à 1 en zone envahie. Ces groupes ne sont collectés qu'en janvier et avril, lorsque la pluviométrie est maximale.

**Les diplopedes.** Leur accroissement est lié surtout à celui des Polyxenidae s'accroît de 75 % en site envahi (122 individus contre 32) et dans une moindre mesure un plus grand effectif de diplopedes iuliformes (respectivement 67 et 42 spécimens). Ces groupes ne sont collectés qu'en janvier et avril, lorsque la pluviométrie est maximale.

**Les embioptères.** Ils ne participent que faiblement aux peuplements des 2 sites, mais on remarque leur sous-représentation dans le site non infesté (1 seul spécimen contre 13 dans le témoin). Cette tendance semble significative, même si on note que les pièges d'interception ne constituent pas la meilleure technique pour les collecter compte tenu de leur faible mobilité naturelle au sol.

**Les araignées** (Figure 53). L'augmentation observée en parcelle envahie correspond principalement à la famille des Theridiidae. On observe une diminution de la diversité (19 familles contre 13) et un bouleversement des groupes dominants. Alors que, en zone non infestée, la faune des araignées est dominée par les Gnaphosidae, les Theridiidae et les Clubionidae (respectivement 25,82 %, 13,11 % et 11,48 % du total récolté), les Theridiidae dominent la zone envahie (81,89 % de la faune) et les Gnaphosidae ne représentent plus que 0,23 % des araignées collectées. En fait, les Theridiidae ne semblent représentées que par une seule espèce, présente dans les 2 sites. On observe également une augmentation, dans une moindre mesure, de l'effectif des Oonopidae et Hanhiidae. Quelques familles ont des effectifs stables : les Clubionidae, les Salticidae et les Anapidae, mais leur contribution relative au peuplement arachnéen reste faible compte tenu de l'augmentation de l'effectif global. Les effectifs des Zodariidae, des Cryptothelidae et des Tetrablemmidae régressent fortement : elles ne sont plus représentées au mieux que par un individu. Les autres familles apparaissent trop rares pour qu'on tire des conclusions de leur présence ou de leur absence dans les parcelles.

**Les coléoptères** (Figure 54). Les captures sont peu abondantes : respectivement 171 individus en 19 familles (dont 14 larves indéterminées) et 61 individus en 13 familles (dont 16 larves indéterminées). Il y a donc une faible participation des coléoptères au peuplement des invertébrés terricoles de la forêt sclérophylle et la comparaison des effectifs groupe par groupe apporte peu d'information. Néanmoins, les variations globales montrent une diminution tant en effectif qu'en diversité. Aucun groupe ne semble favorisé par la présence de *W. auropunctata*. Les 5 groupes les plus représentés subissent une diminution d'au moins 50 % de leur effectif (Scarabeidae, Corylophidae, Latridiidae) ou disparaissent (Scydmaenidae et Pselaphidae). L'effectif des larves de Cryptocephalinae s'effondre aussi (19 à 1 seul spécimen).

**Les diptères** (Figure 55). Leur abondance est similaire dans les 2 sites mais on note des variations importantes de la contribution des taxa présents. Les différences sont nettes parfois pour une seule saison : en juillet, les Phoridae passent de 7 individus en milieu non

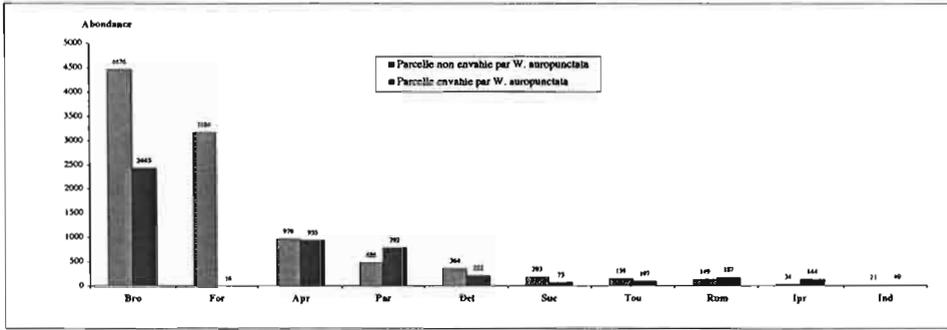


Figure 58 : Effectifs capturés pour les différentes guildes trophiques participant aux peuplements sclérophylles envahi et non envahi par *W. auropunctata* (*W. auropunctata* exclue)

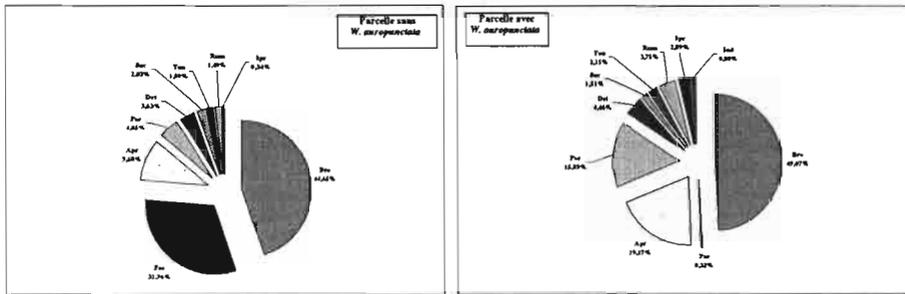


Figure 59 : Contribution relative des différentes guildes trophiques aux peuplements capturés en forêt sclérophylle, en présence et en absence de *W. auropunctata* (*W. auropunctata* exclue)

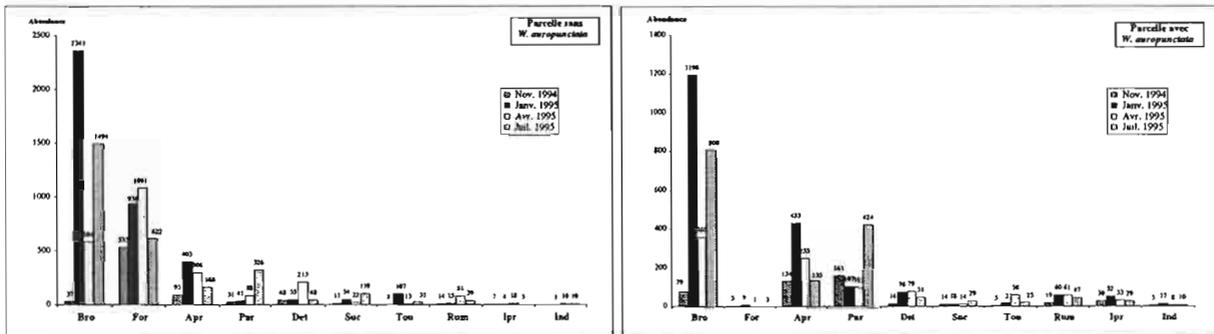


Figure 60 : Variations saisonnières des effectifs capturés pour les différentes guildes trophiques (*W. auropunctata* exclue) des peuplements d'invertébrés de forêt sclérophylle envahie et non envahie par *W. auropunctata*

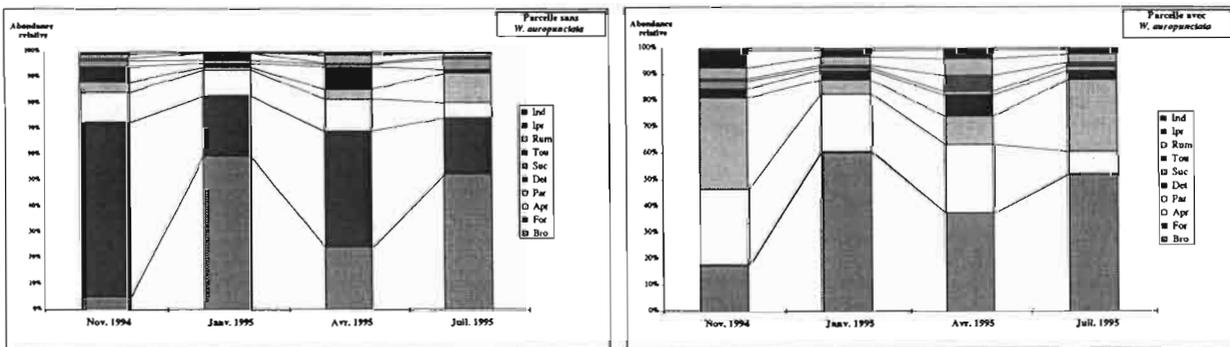


Figure 61 : Variations de la contribution relative des différentes guildes trophiques (*W. auropunctata* exclue) des peuplements d'invertébrés de forêt sclérophylle envahie et non envahie par *W. auropunctata*

envahi à 65 en milieu envahi ; en avril, les cycloporhées accalyptatres (hors Muscoidea) passent de 7 spécimens à 50 ; en novembre, les Chironomidae chutent entre les 2 sites de 50 à 10. Mais le niveau d'identification des taxa (famille ou super-famille) n'est pas suffisamment précis pour commenter les variations : des espèces saisonnières montrent des tendances différentes entre les 2 stations au sein de même groupe taxinomique. Par contre, les Psychodidae disparaissent complètement des échantillons du site infesté, et pour les Sciaridae la réduction entre sites non infesté et infesté atteint 33 % à chaque saison. Les larves de Stratiomyidae aussi disparaissent en zone infestée.

**Les hémiptères** (Figure 56). Les effectifs capturés sont assez faibles, avec seulement 2 groupes dont l'effectif est supérieur à 12 individus dans chacun des 2 milieux (Coccoidea et Cicadellidae). On rappellera que le compartiment de la surface du sol n'est pas le plus fréquenté par la plupart des groupes d'Hémiptères. Cependant, on note quelques tendances : aucun groupe présent ne semble favorisé ; au mieux ils apparaissent indifférents. Par contre, les Coccoidea et les Cicadellidae, qui sont dominants dans les 2 milieux explorés, montrent une réduction sensible de leurs effectifs en milieu envahi (respectivement plus de 80 % et 50 % de leur effectif). On notera que les Coccoidea récoltés sont principalement par des individus mâles ailés.

**Les hyménoptères** (Figure 57). L'effectif total double dans la station envahie. Cette augmentation est essentiellement imputable à la famille des Scelionidae (parfois traitée en sous-famille), qui domine les deux stations (respectivement 71 % et 79 % de la faune des hyménoptères présents, en parcelle envahie et non envahie). Mais le niveau de la famille n'est pas le mieux adapté pour commenter ces variations. Dans la parcelle envahie, il existe un pic d'abondance pour les Scelionidae en novembre, qui n'existe pas dans l'autre station et qui paraît attribuable à des espèces autres que celles observées lors du pic commun d'abondance de juillet. Les autres sous familles ont des effectifs plutôt faibles dont il est difficile de discuter la signification. Néanmoins, on observe en novembre une tendance à la réduction des effectifs dans la parcelle envahie pour les Ceraphronidae, les Diapriidae et les Platygasteridae. Il y a légère augmentation de l'abondance des Encyrtidae, des Aphelinidae et des Platygasteridae en janvier et juillet ; les différences saisonnières des Platygasteridae entre les 2 sites sont sans doute le fait d'espèces différentes (Figure 56).

### (3) Approche fonctionnelle des peuplements

#### (a) *Structure trophique générale*

Nous avons sommé les 4 échantillons saisonniers en un seul échantillon, afin de dégager la structure trophique globale des communautés d'invertébrés échantillonnées en forêt sclérophylle. On constate l'existence de 2 organisations fonctionnelles différentes, qui expriment une exploitation différente du milieu par la faune.

Dans la situation non envahie (Figures 58, 59), on note la dominance des brouteurs d'épiphytes et des Formicidae, alors que les autres groupes sont relativement peu

**Tableau 19** : Diversité des peuplements myrmécologiques en forêt dense sur ultrabasique au cours du cycle saisonnier

	Abondance	Richesse spécifique	Indice Margaleff	Indice Shannon	Equitabilité
<b>Parcelle non envahie</b>					
Nov. 1994	886	27	2,892	2,695	0,623
Janv. 1995	1043	27	3,107	3,175	0,668
Avr. 1995	470	19	2,874	2,976	0,701
Juil. 1995	210	18	3,027	3,220	0,772
Annuel	2609	36	3,202	3,239	0,632
<b>Parcelle envahie*</b>					
Nov. 1994	102	18	2,680	3,013	0,722
Janv. 1995	153	19	2,919	3,176	0,748
Avr. 1995	56	14	2,036	2,384	0,665
Juil. 1995	53	12	2,753	3,208	0,843
Annuel	364	28	3,311	3,489	0,726
<b>Parcelle envahie</b>					
Nov. 1994	1426	19	0,560	0,587	0,138
Janv. 1995	5379	20	0,269	0,277	0,064
Avr. 1995	451	15	0,785	0,837	0,226
Juil. 1995	458	13	0,827	0,888	0,227
Annuel	7714	29	0,430	0,439	0,090

\*: *W. auropunctata* exclue

représentés, notamment les phytophages suceurs de sèves, les insectes prédateurs et les phytophages broyeur. En situation envahie toutes les guildes régressent en effectifs, sauf celle des parasites (qui progresse de 30 %) et celles des Insectes prédateurs (qui progresse de 75 % pour atteindre une contribution avoisinant celles des guildes non dominantes). Cependant, les brouteurs restent la guildes majoritaire d'épiphytes malgré une réduction sensible de leur effectif et exercent proportionnellement une plus grande dominance sur la structure fonctionnelle, du fait de la réduction globale de l'effectif de la faune. Les prédateurs non-insectes et la guildes des parasites sont les 2 autres groupes qui contribuent le plus au peuplement infesté (Figures 58 et 59). L'autre fait marquant est l'effondrement de la guildes des fourmis, (lorsqu'on exclut de l'analyse *W. auropunctata*). La tendance est à la réduction de l'effectif pour la majorité des catégories, indépendamment des variations de contributions relatives.

(b) Variation saisonnière

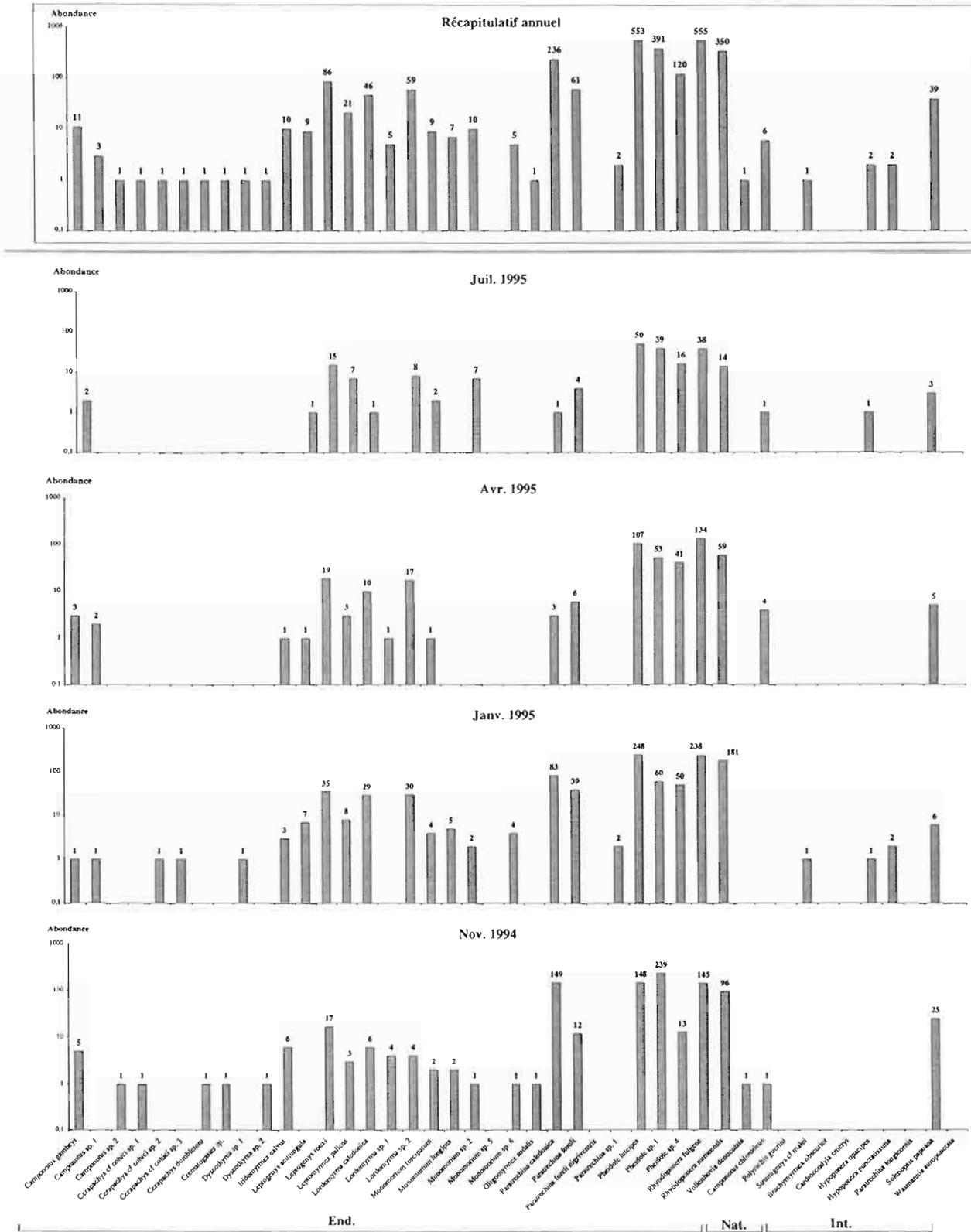
La structure fonctionnelle varie beaucoup au cours des saisons dans la station témoin. Les 2 groupes dominants alternent : les brouteurs d'épiphytes dominent la structure fonctionnelle en janvier et juillet alors que les Formicidae la dominent en novembre et avril. On peut même observer une opposition, les uns dominant quand les autres sont au minimum (Figures 60, 61). Toutes les autres guildes montrent des fluctuations d'effectifs, mais qui sont peu marquées et chacune conserve globalement la même contribution à la structure fonctionnelle de la communauté. En situation infestée, les fluctuations sont différentes : les brouteurs d'épiphytes ne montrent qu'un seul minimum en novembre, leur contribution passent par 2 maxima en janvier et avril et une période de légère régression en avril. Les prédateurs non-insectes (**apr**) ont une contribution minimale en novembre, mais montrent une contribution stable aux 3 autres saisons malgré des fluctuations importante d'effectifs. La guildes des parasites contribuent surtout à la structure fonctionnelle en novembre et janvier, alors qu'aux 2 autres saisons, elle a une contribution faible (Figures 60 et 61). Toutes les autres guildes montrent des fluctuations d'effectif, mais qui ne contribuent pas à modifier la structure fonctionnelle.

Compte tenu de l'homogénéité des conditions de milieu dans les 2 stations étudiées, la différence entre les structures fonctionnelles observées ne peut résulter d'une distribution différente des ressources. On peut admettre qu'elle est la conséquence de la dominance de l'envahisseur sur l'habitat.

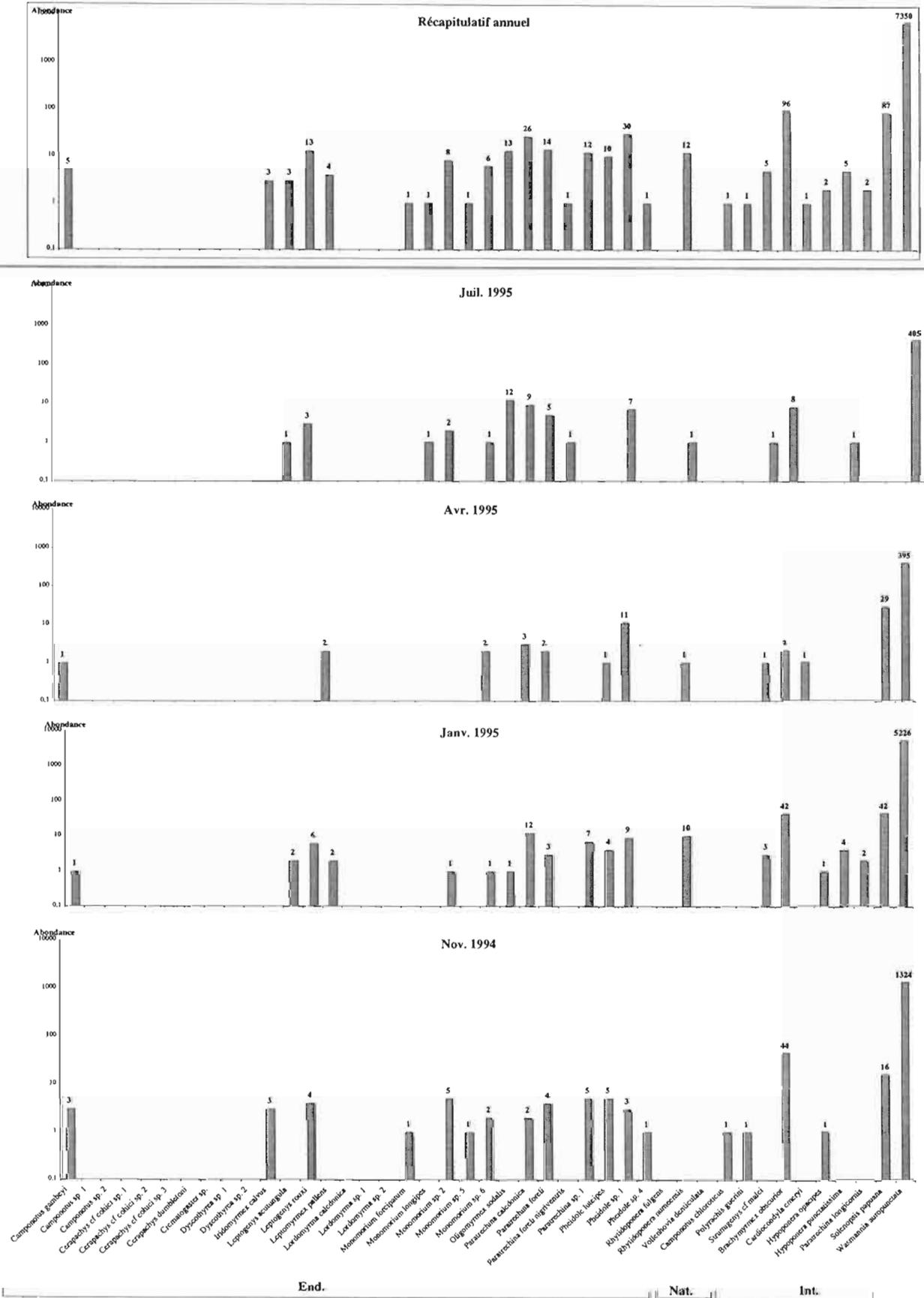
b) *Description et caractérisation de la structure des peuplements en forêt dense humide*

(1) **Structure taxinomique des communautés de fourmis**

L'ensemble des récoltes de Formicidae réalisées en forêt dense humide représente 10 323 spécimens appartenant à 43 espèces (y compris *W. auropunctata*), réparties en 20



**Figure 62** : Myrmécophage récoltée dans la parcelle non envahie par *W. auropunctata* en forêt dense humide aux Monts Koghi. (End. : Endémiques; Nat. : Natives; Int. : Introduites)



**Figure 63** : Myrmécophage récoltée dans la parcelle envahie par *W. auropunctata* en forêt dense humide aux Monts Koghi. (End. : Endémiques; Nat. : Natives; Int. : Introduites)

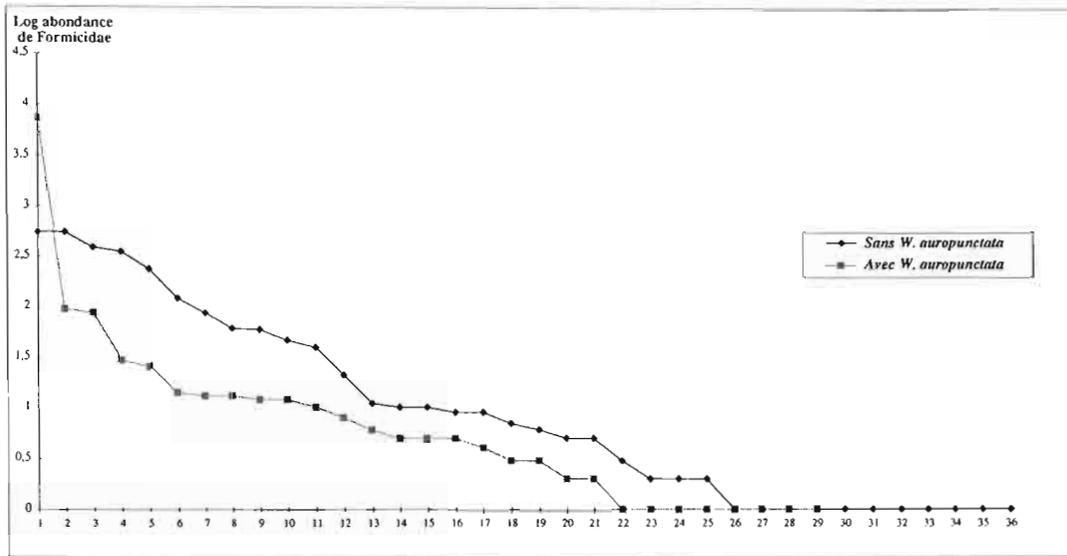


Figure 64 : Comparaison des peuplements myrmécologiques entre parcelles de forêt dense envahie et non envahie par *W. auropunctata*

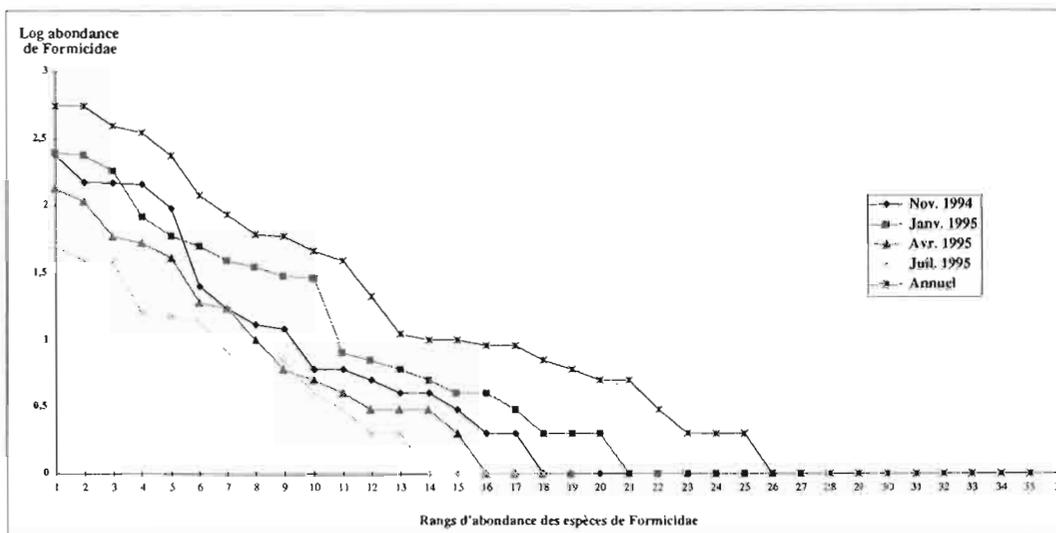


Figure 65 : Profils d'abondance du peuplement myrmécologique de la parcelle de forêt dense non envahie par *W. auropunctata*

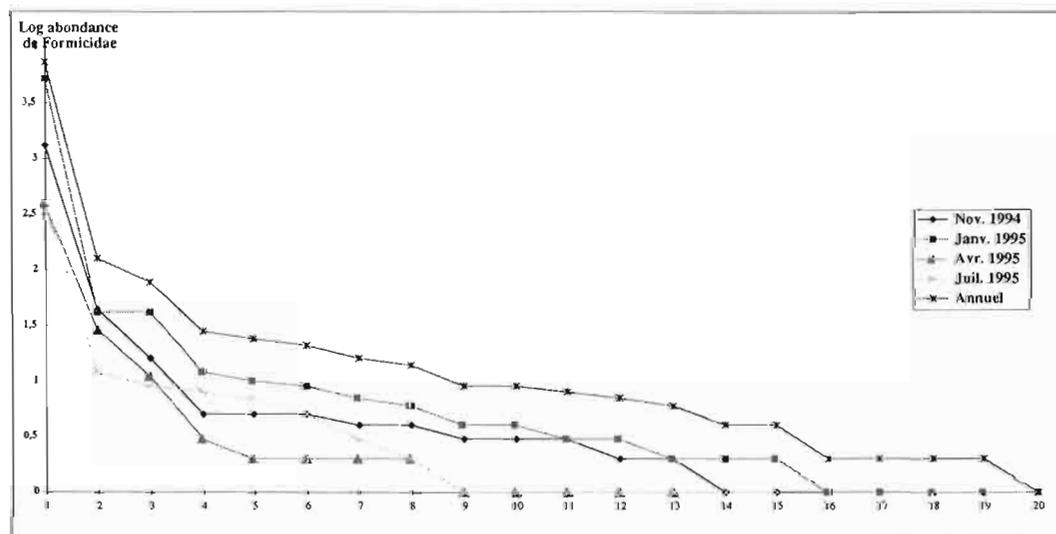


Figure 66 : Profils d'abondance du peuplement myrmécologique de la parcelle de forêt dense envahie par *W. auropunctata*

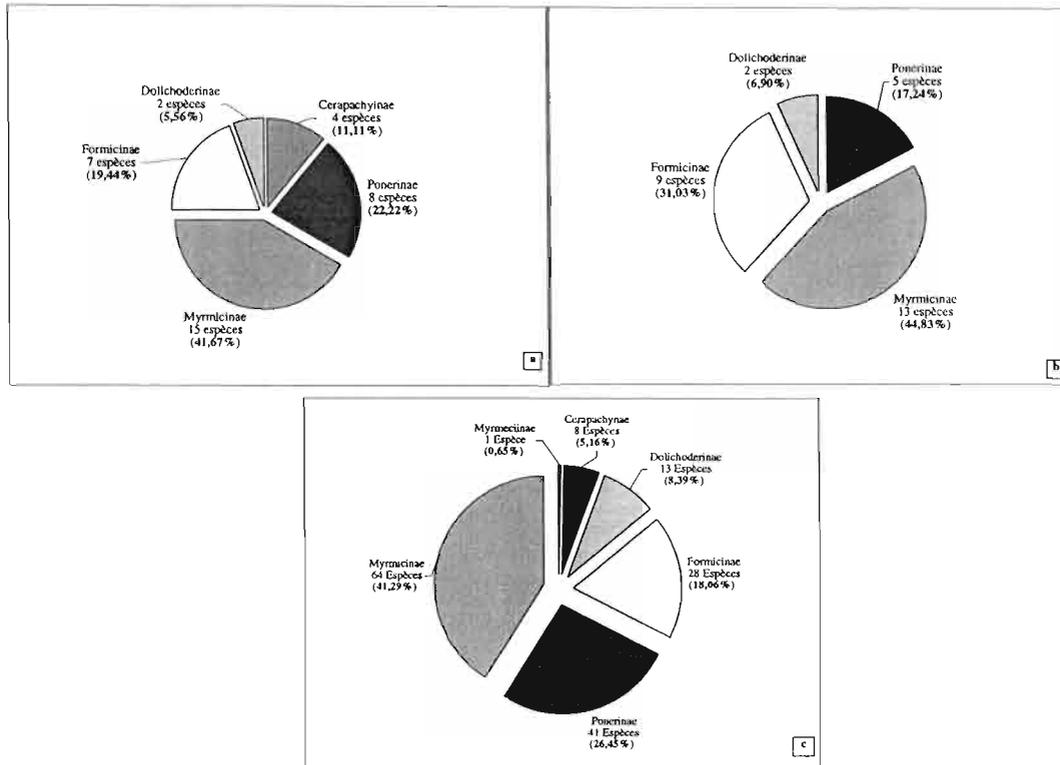
genres. La myrmécofaune récoltée dans la parcelle non envahie compte 2 609 spécimens répartis en 36 espèces et 16 genres (Figure 62). Dans la parcelle infestée par l'envahisseur, nous avons récolté des individus appartenant à 29 espèces (dont *Wasmannia auropunctata*), réparties dans 15 genres et représentant 7 714 spécimens dont 364 spécimens qui n'appartiennent pas à l'espèce *W. auropunctata* (figure 63). La comparaison des 2 myrmécofaunes montre que 22 espèces sont capturées dans les 2 stations, alors que 14 espèces ne sont observées qu'en l'absence de *Wasmannia auropunctata* (*Camponotus sp. 1*, *Camponotus sp. 2*, *Cerapachys cf. cohici sp. 1*, *Cerapachys cf. cohici sp. 2*, *Cerapachys cf. cohici sp. 3*, *Cerapachys dumbletoni*, *Crematogaster sp.*, *Discothyrea sp. 1*, *Discothyrea sp. 2*, *Lordomyrma caledonica*, *Lordomyrma sp. 1*, *Lordomyrma sp. 2*, *Rhytidoponera fulgens*, *Vollenhovia denticulata*) et 6 ne sont capturées que dans la parcelle envahie (*Brachymyrmex obscurior*, *Cardiocondyla emeryi*, *Paratrechina longicornis*, *Paratrechina foreli nigriventris*, *Monomorium sp. 5*, *Polyrhachis guerini*). La similitude entre les 2 peuplements, selon l'indice de Jaccard, est assez faible ( $I_j=0,44$ ).

Dans le station envahie, *W. auropunctata* constitue 95,3 % de la myrmécofaune récoltée. D'une façon globale, l'effectif de la myrmécofaune augmente de 66 % alors que l'abondance des Formicidae autres que l'envahisseur est réduite de plus de 86 % (364 spécimens contre 2609 dans la station non infestée). La figure 64 compare la distribution globale des abondances des espèces dans les 2 peuplements myrmécologiques échantillonnés (les 4 saisons de récolte sont sommées en un seul échantillon).

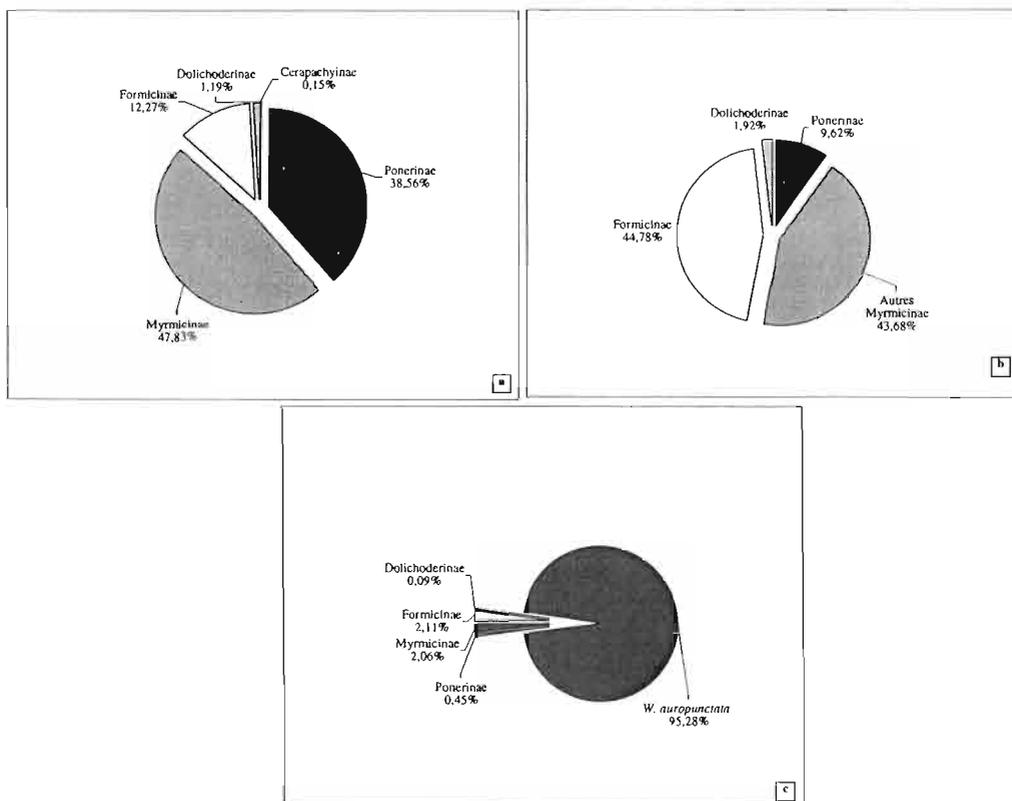
Le peuplement du site non envahi apparaît équilibré avec une régularité forte (Figures 62 et 64 et tableau 19). On distingue : un cortège d'espèces co-dominantes (effectifs des captures voisins) comprenant 5 espèces (*Rhytidoponera fulgens*, *Pheidole luteipes*, *Rhytidoponera numeensis*, *Pheidole sp. 1*, *Paratrechina caledonica*) ; un cortège important d'espèces accessoires (14 espèces) ; et un abondant cortège d'espèces rares (17 espèces), pour lesquelles au maximum un ou 2 exemplaires ont été récoltés pendant tout l'échantillonnage (respectivement 14 et 3 espèces).

Le peuplement envahi apparaît déséquilibré et caractérisé par la dominance de *W. auropunctata*, (Figures 63, 54, tableau 19). Le reste du cortège myrmécologique montre une forte régularité, avec un cortège d'espèces accessoires (18 espèces) et un cortège d'espèces rares (10 espèces dont l'effectif capturé ne dépasse pas 2 spécimens). Les 22 espèces qui se maintiennent ont des effectifs réduits. Cette diminution est particulièrement sensible pour les espèces dominantes du site non envahi : réduction de 96 % pour *Rhytidoponera numeensis* (12 spécimens contre 350), de 98 % pour *Pheidole luteipes* (10 individus contre 391), de 95 % pour *Pheidole sp. 1* (30 individus contre 553) et de 89 % pour *Paratrechina caledonica* (26 spécimens contre 236) ; seule *Solenopsis papuana* accroît sensiblement son abondance de 55 % (87 individus contre 39).

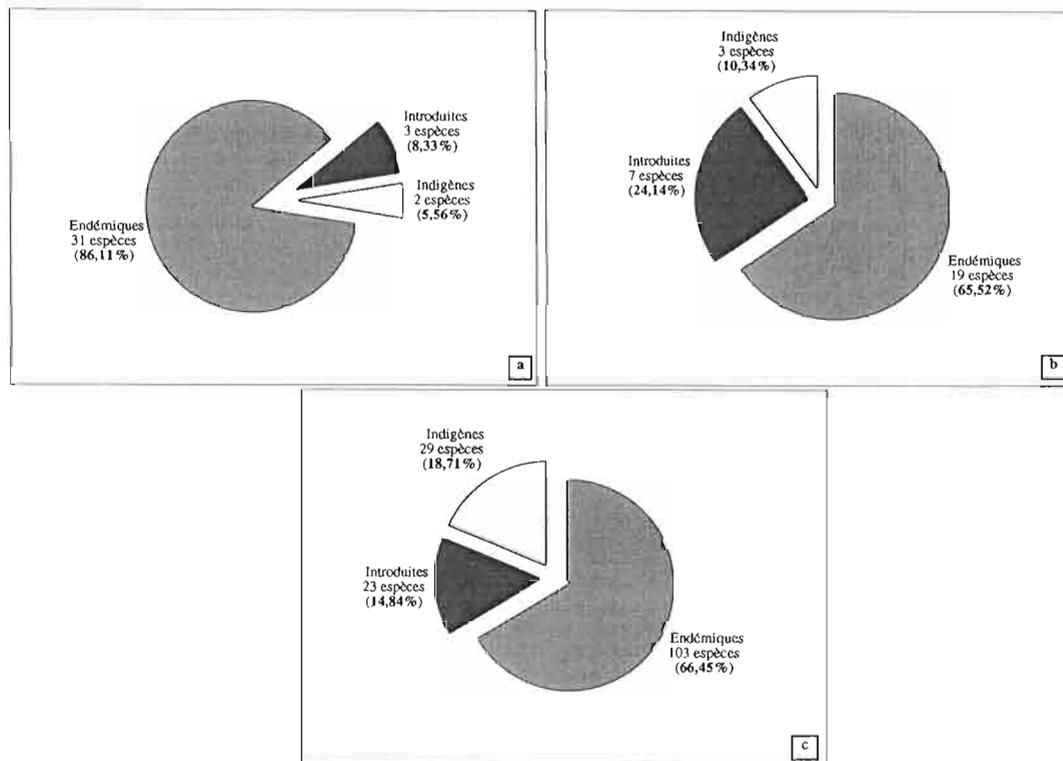
Les figures 65 et 66 montrent que la diversité et la régularité se maintiennent au cours des saisons dans les 2 peuplements. Néanmoins, on remarque une moindre richesse en avril et en juillet : il y a moins d'espèces rares, et une diminution des effectifs capturés pour



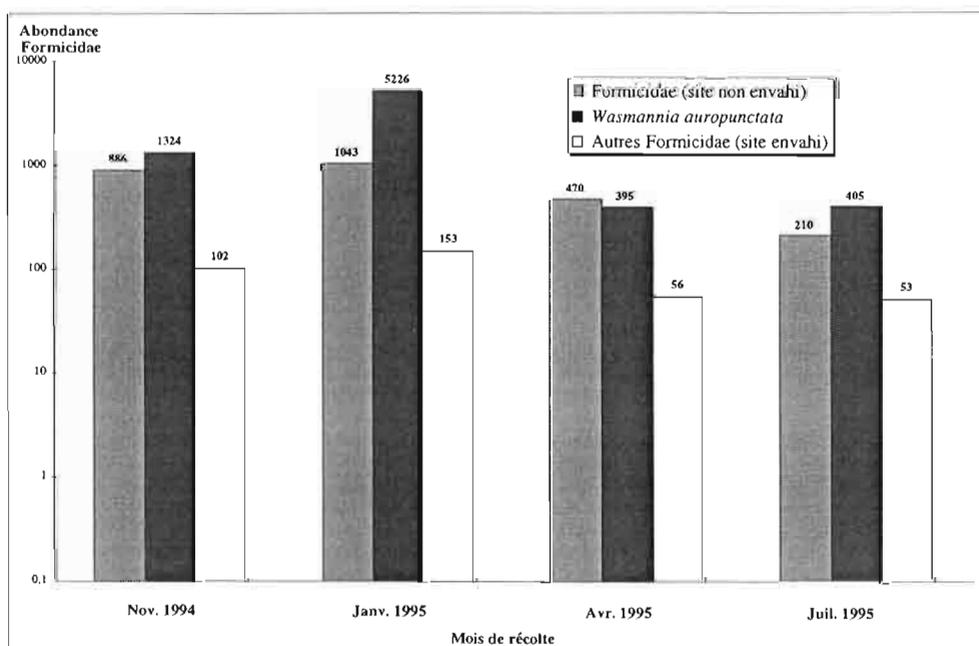
**Figure 67 :** Contribution des différentes sous-familles de Formicidae à la diversité de la myrmécofaune de la parcelle de forêt dense non infestée (a) de la parcelle infestée par *W. auropunctata* (b) et de la myrmécofaune totale de Nouvelle-Calédonie (c)



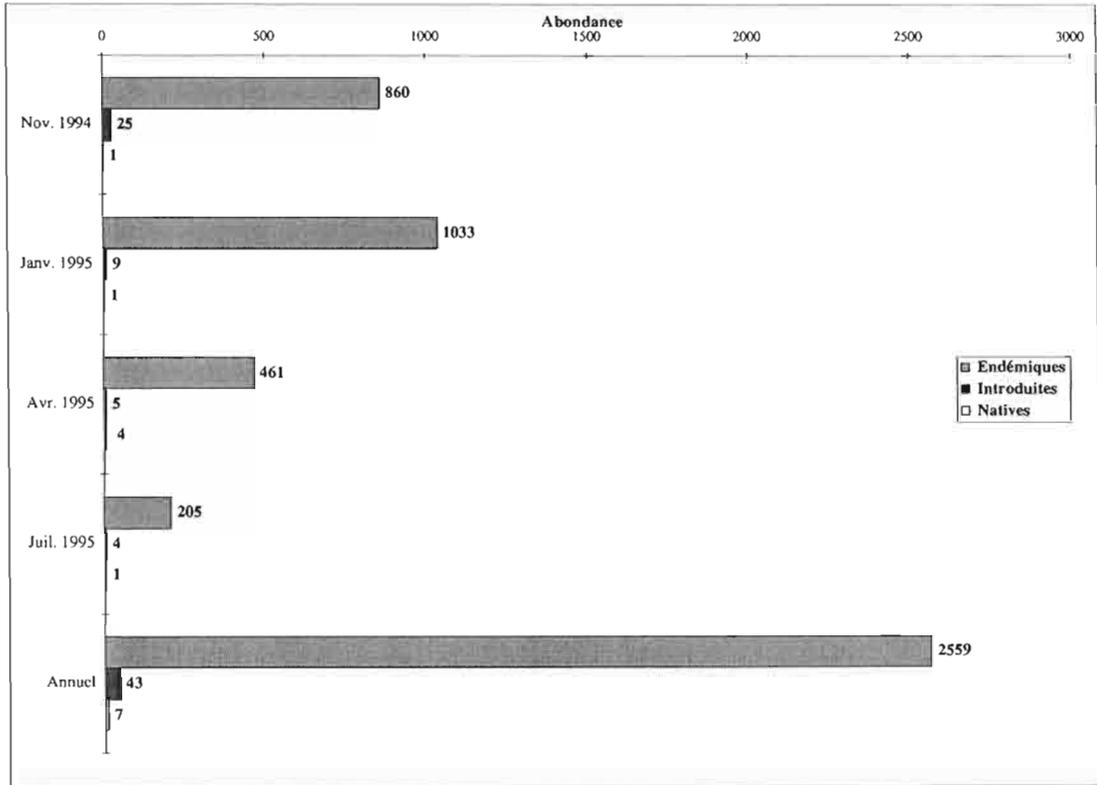
**Figure 68 :** Contribution des différentes sous-familles de Formicidae à l'abondance de la myrmécofaune récoltée en forêt dense (a) en absence de *W. auropunctata*, en présence de *W. auropunctata*: (b) effectif *W. auropunctata* exclu (c) effectif *W. auropunctata* inclu



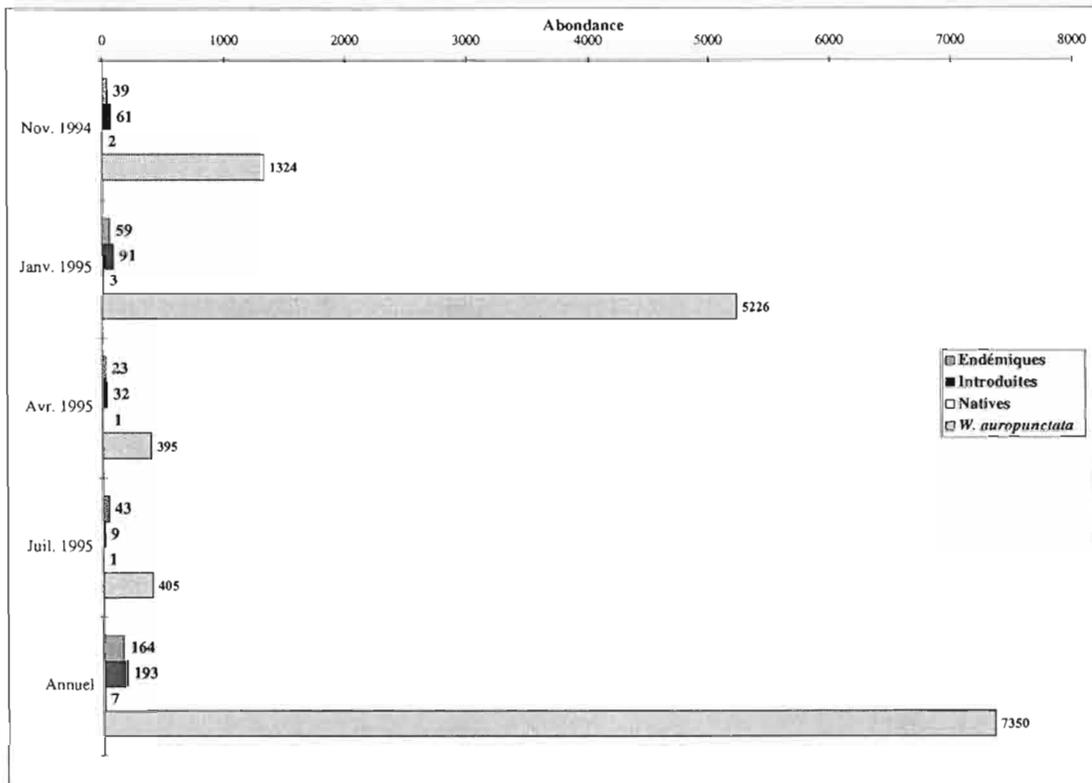
**Figure 69** : Contribution des espèces endémiques, introduites et indigènes à la myrmécfaune de la forêt dense (a) non infestée par *W. auropunctata* , (b) envahie par *W. auropunctata* et (c) à la myrmécfaune totale de Nouvelle-Calédonie



**Figure 70** : Evolution saisonnière des captures de Formicidae en forêt dense aux Monts Koghi (échelle logarithmique)



**Figure 71** : Répartition des effectifs entre espèces introduites, natives et endémiques dans la myrmécfaune de la station de forêt dense humide non infestée par *W. auropunctata*

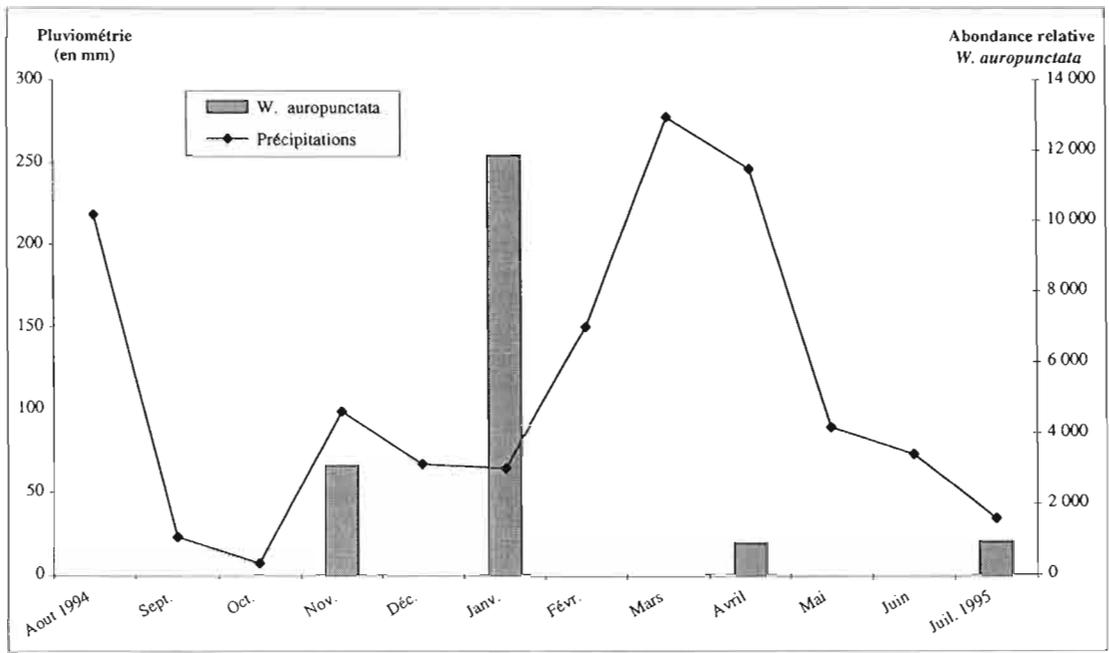


**Figure 72** : Répartition des effectifs entre espèces introduites, natives et endémiques dans la myrmécfaune de la station de forêt dense humide infestée par *W. auropunctata*

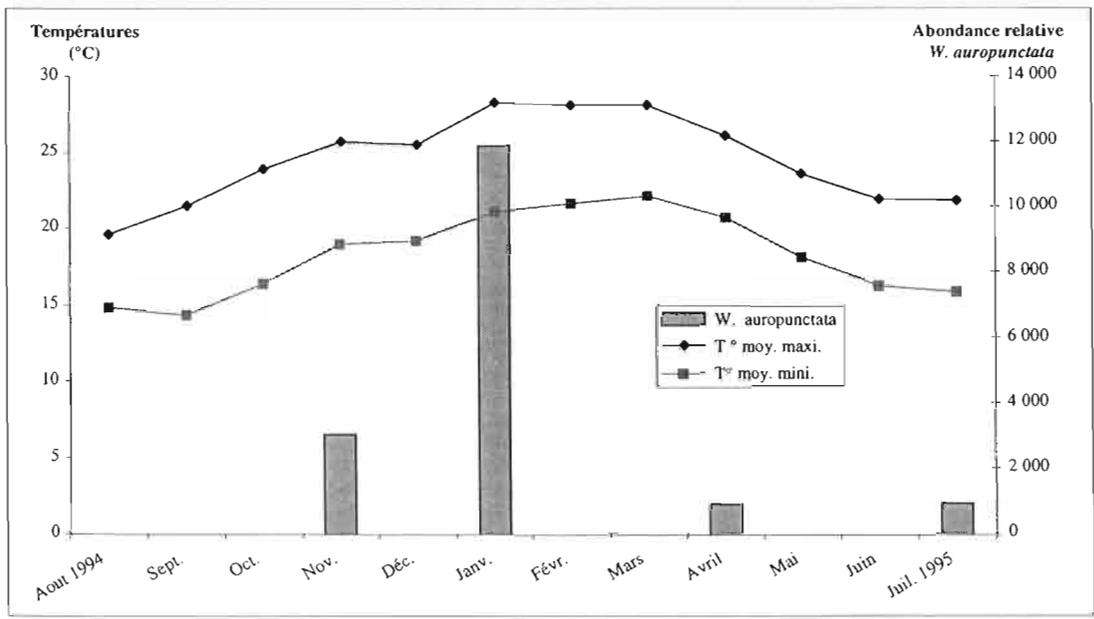
toutes les espèces présentes y compris *W. auropunctata* (Figures 65 et 66). Les indices de diversité (Shannon et Margaleff) confirment le maintien d'une certaine diversité au cours du temps et le maintien d'une bonne régularité du peuplement (tableau 19). On remarque que le peuplement de la parcelle envahie (*W. auropunctata* exclue) apparaît plus diversifié malgré une moindre richesse. Mais, cela provient d'une plus grande régularité des effectifs au cours des saisons, avec des effectifs plus faibles (meilleure répartition des abondances entre des espèces présentes). En fait, si on intègre *W. auropunctata*, le peuplement apparaît peu diversifié selon les mêmes indices (Tableau 19).

Le peuplement de la station non infestée (au niveau des sous-familles) concorde avec le peuplement myrmécologique de la Nouvelle-Calédonie : les différentes sous-familles présentes contribuent à la diversité du peuplement d'une façon très proche de ce qui s'observe pour l'ensemble la myrmécofaune néo-calédonienne (Figure 67). On note cependant une contribution supérieure des Cerapachyinae. On peut donc estimer que ce peuplement a la représentativité d'un peuplement natif. Par contre, le peuplement de la parcelle envahie apparaît plus déséquilibré par rapport à la myrmécofaune globale de la Nouvelle-Calédonie : il y a une réduction de la contribution des Ponerinae, une disparition des Cerapachyinae et une augmentation de la participation des Formicinae. Ce peuplement apparaît altéré. Les Myrmicinae et les Ponerinae contribuent pour plus de 86 % au peuplement de la parcelle témoin, confirmant le caractère natif du peuplement, alors que dans le site envahi (*W. auropunctata* exclue), on remarque une répartition différente des sous-familles (avec une dominance des effectifs par les Myrmicinae et les Formicinae, une discrétion des Ponerinae : Figure 68), qui s'explique par la contribution des espèces introduites au peuplement de la station envahie à toutes les saisons de prélèvement (Figures 69 et 72). Le peuplement du site non envahi est presque exclusivement dominé par des espèces natives (Figures 69 et 71) : on ne compte que 3 espèces introduites, qui appartiennent au compartiment du sol et apparaissent discrètes par rapport au reste du peuplement (2 font partie du cortège des espèces rares : *Hypoponera punctatissima* et *Hypoponera opacipes*). Par contre dans le site envahi, on compte 7 espèces introduites (y compris *W. auropunctata*, *H. opaciventris*, *H. punctatissima* et *S. papuana*) représentant une proportion de la richesse spécifique qui excède largement la proportion rencontrée pour la myrmécofaune totale de Nouvelle-Calédonie (Figures 69 et 72). On note également que les espèces les plus abondantes après *W. auropunctata* sont *Brachymyrmex obscurior* et *Solenopsis papuana*, toutes deux introduites.

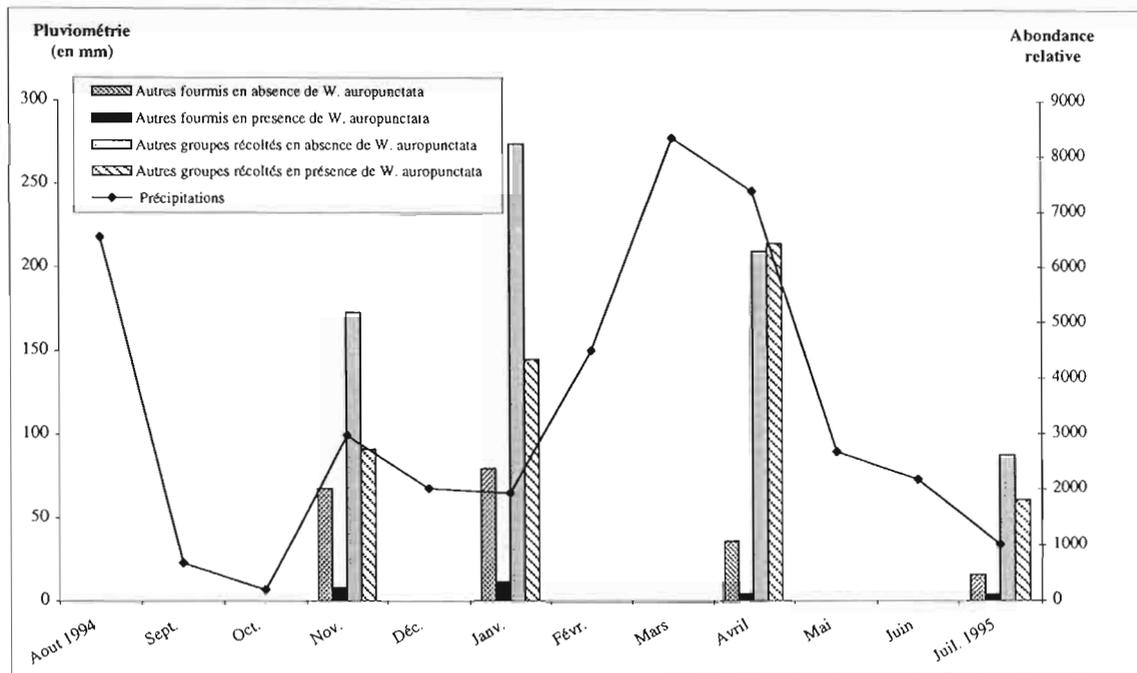
Il existe de fortes variations saisonnières des effectifs récoltés (Figure 70). Dans les 2 parcelles, les effectifs des Formicidae (*W. auropunctata* incluse) sont maximum en novembre et janvier, et minimum en avril et juillet. On observe une réduction de 90 % pour l'effectif de *W. auropunctata* entre janvier et avril, (il est stable en juillet, avec un niveau comparable à celui observé en avril). Pour la myrmécofaune de la parcelle non envahie, cette réduction est proche de 50 % entre janvier et avril, et entre avril et juillet. Dans la station infestée, la diminution de l'abondance des Formicidae (*W. auropunctata* exclue) est de l'ordre des deux tiers, mais *W. auropunctata* reste dominante à toutes les saisons. Ces



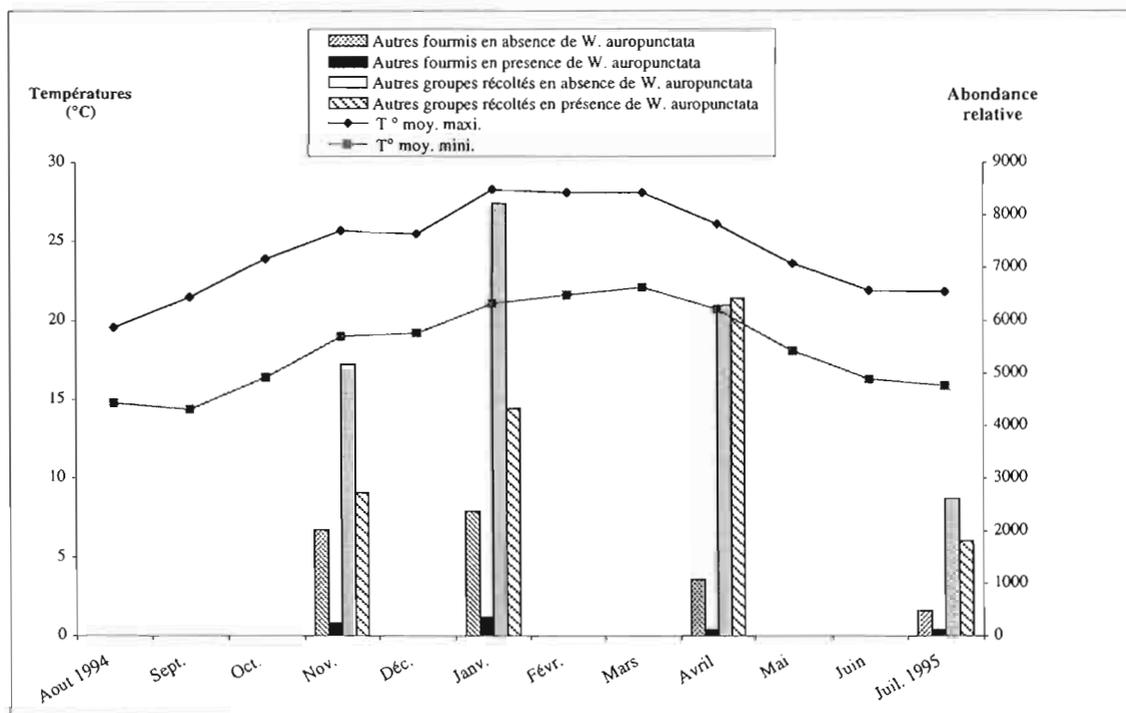
**Figure 73** : Pluviométrie pour la station des Monts Koghi entre Août 94 et Juillet 95 et abondances relatives observées pour *W. auropunctata* lors des 4 campagnes de récolte en forêt dense



**Figure 74** : Variations de températures pour la station des Monts Koghi entre Août 94 et Juillet 95 et abondances relatives observées pour *W. auropunctata* lors des 4 campagnes de récolte en forêt dense



**Figure 75** : Pluviométrie pour la station des Monts Koghi entre Août 94 et Juillet 95 et abondances relatives observées pour les autres Formicidae et le reste de la faune d'arthropodes lors des 4 campagnes de récolte en forêt dense



**Figure 76** : Variations de températures pour la station des monts Koghi entre Août 94 et Juillet 95 et abondances relatives observées pour les autres Formicidae et le reste de la faune d'arthropodes lors des 4 campagnes de récolte en forêt dense

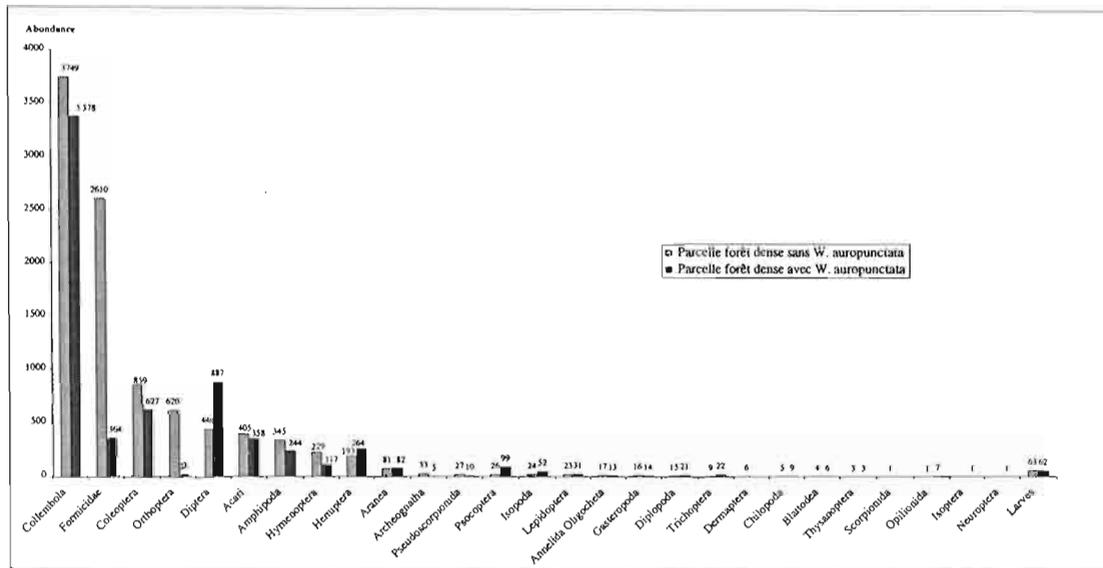


Figure 77 : Effectifs capturés pour les différents ordres et classes d'invertébrés en forêt dense humide sur ultrabasique en présence et en absence de *W. auropunctata* (échelle logarithmique)

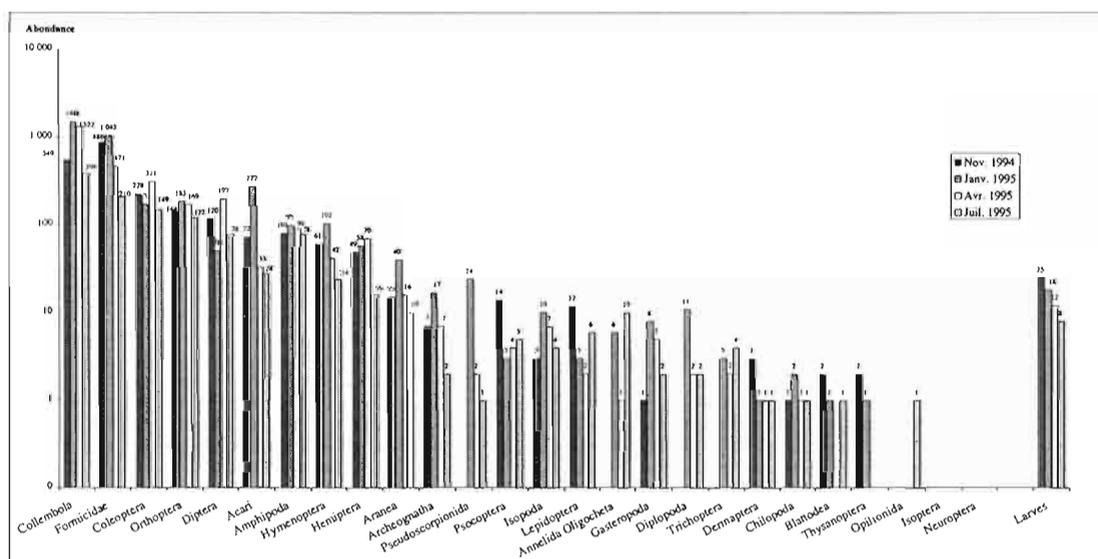


Figure 78 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différents ordres et classes d'invertébrés en forêt dense humide sur ultrabasique en absence de *W. auropunctata* (échelle logarithmique)

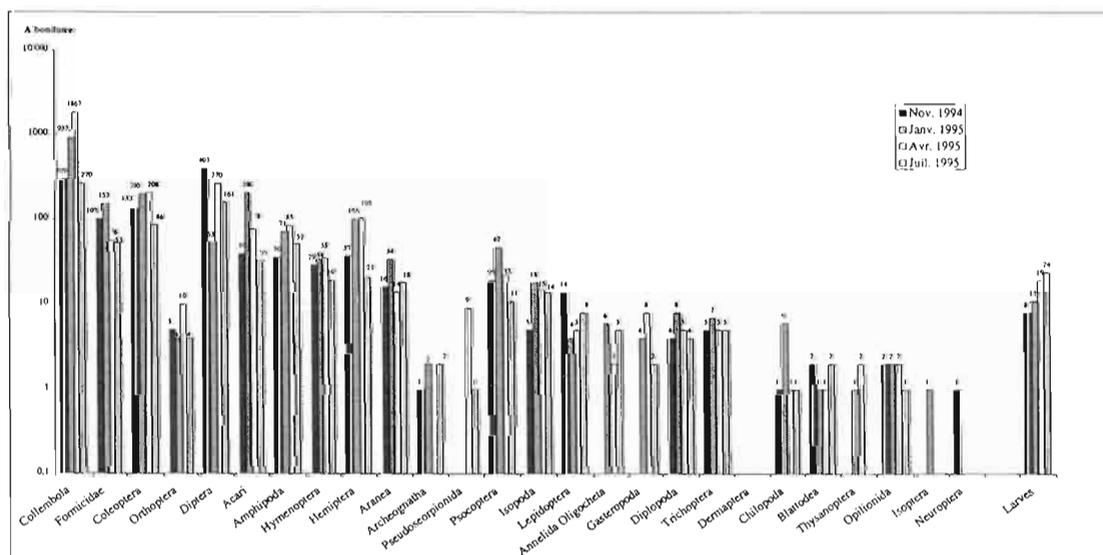


Figure 79 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différents ordres et classes d'invertébrés en forêt dense humide sur ultrabasique en présence de *W. auropunctata* (échelle logarithmique)

variations d'abondance peuvent être mises en relation avec les fluctuations de conditions de milieu et plus particulièrement de la pluviométrie (Figures 73 à 76). Les effectifs de Formicidae sont minimaux lorsque les températures sont les plus fortes et la pluviométrie la plus réduite. On remarque que l'abondance des invertébrés (donc les ressources exploitables pour les Formicidae) est maximale en janvier. Cette abondance se maintient en avril, alors que la myrmécofaune est déjà beaucoup moins abondante (Figures 75, 76). Nous reviendrons sur ces fluctuations au paragraphe suivant.

(2) **Structure taxinomique générale du peuplement et contribution des différents groupes d'invertébrés**

(a) *Structure générale du peuplement*

L'ensemble des récoltes de la faune des arthropodes récoltés en forêt dense humide sur ultrabasique compte 16 510 arthropodes dont 2 974 Formicidae (*W. auropunctata* exclue). Dans la station non envahie, 9 810 spécimens (*W. auropunctata* exclue) ont été récoltés, dont 2610 Formicidae (26,6 % de la faune). Dans la station envahie, nous avons capturé 6 700 spécimens (*W. auropunctata* exclue) dont 364 Formicidae (soit 5,43 % de la faune des arthropodes récoltée). Si on intègre l'effectif de l'envahisseur (7 350 individus), le reste des invertébrés récoltés représente moins de la moitié de la faune récoltée dans la parcelle envahie, (47,68 %) : *W. auropunctata* domine donc toujours la communauté, mais moins fortement que dans l'habitat forestier sclérophylle. On observe une diminution de près de 42 % de l'effectif de la faune récoltée en présence de l'envahisseur. Si on exclut les Formicidae, la réduction de l'effectif des invertébrés capturés atteint 12 %.

La figure 86 nous permet de comparer la distribution globale des abondances des 2 communautés échantillonnées. Nous ne considérons que la faune pour laquelle nous avons réalisé une identification taxinomique au niveau de la famille ou de la super-famille. Les 2 peuplements apparaissent déséquilibrés avec une faible régularité et une plus grande richesse taxinomique (au moins à ce niveau d'appréciation de la biodiversité) pour le site envahi. Le peuplement est moins riche et moins diversifié compte tenu de la régularité dans le site envahi ce qui confirme l'existence d'un déséquilibre faunistique marqué entre les deux stations. On constate également une plus grande proportion de taxa rares dans le site non infesté.

Au niveau taxinomique supérieur (ordres et classes), 23 taxa sont représentés dans la station non infestée contre 21 dans celle qui est infestée (Figure 77). Nous avons également individualisé les larves dans un groupe distinct. Deux groupes de faibles effectifs, ne se rencontrent qu'en parcelle témoin (les dermaptères avec 6 individus et les scorpions avec 1 spécimen). On trouve également 2 taxa qui apparaissent restreints au site infesté (les isoptères et les neuroptères, chacun avec 1 seul spécimen). Les faibles abondances relevées

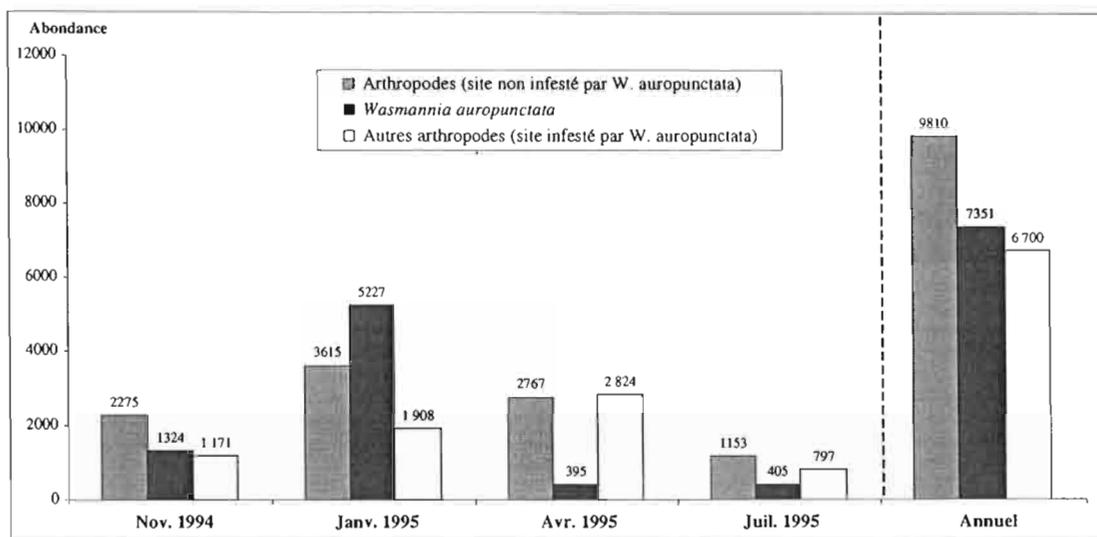


Figure 85 : Evolution des effectifs capturés pour les peuplements d'invertébrés (Formicidae inclus) en présence et en absence de *W. auropunctata* en forêt dense humide sur ultrabasique (échelle logarithmique)

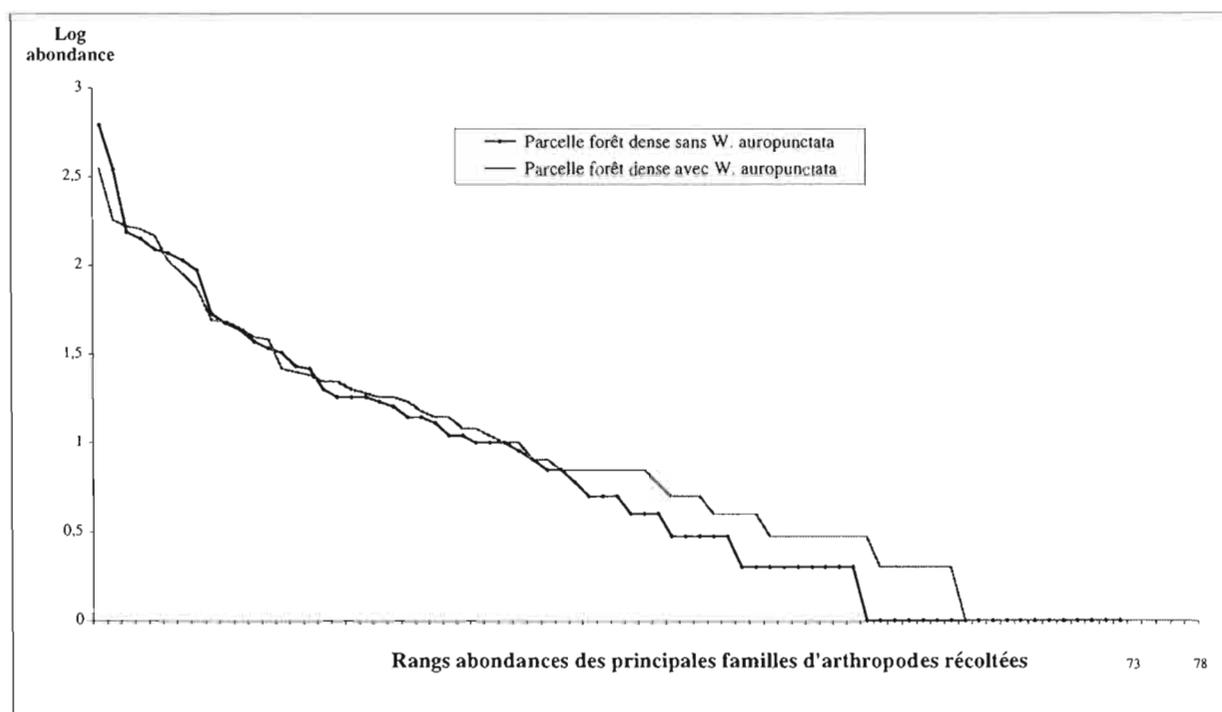


Figure 86 : Comparaison des profils d'abondance des peuplements échantillonnés en forêt dense humide sur ultrabasique

pour ces 4 groupes ne permettent pas de commenter de façon significative leur absence dans l'une ou l'autre des 2 situations.

Le peuplement de la parcelle non envahie est dominé par les collemboles (38,2 % de la faune récoltée) et les Formicidae (26,6 %). Les coléoptères, les orthoptères, les diptères, les acariens (gamasides, oribates et trombidiiiformes), les crustacés amphipodes, les hyménoptères (hors Formicidae), les hémiptères et les araignées sont les autres principaux groupes (classés par abondance décroissante) qui ont une contribution non négligeable pour la communauté échantillonnée (avec plus de 80 spécimens), ce qui représente une contribution minimale au peuplement de 0,8 %. Les 15 autres taxa sont peu représentés et peuvent être considérés comme rares dans le peuplement (au plus 33 individus récoltés) et ils ont une contribution globale inférieure à 2% du total récolté (Figure 77).

Le peuplement de la parcelle envahie est dominé par les collemboles (50,4 %), les diptères (13,2 %) et les coléoptères (9,4 %). Les Formicidae, les acariens (gamasides, oribates et trombidiiiformes), les hémiptères, les crustacés amphipodes, les hyménoptères (hors Formicidae), les psocoptères, les araignées, les isopodes et les lépidoptères sont les autres groupes (classés par abondance décroissante) dont la contribution à la communauté échantillonnée est non négligeable (avec plus de 30 individus capturés, soit une contribution au peuplement supérieure ou égale à 0,5 %). Les 13 autres taxa sont peu représentés (au plus par 23 spécimens) et peuvent être considérés comme rares dans le peuplement, leur contribution globale atteignant à peine 2 % de la faune totale collectée. Il n'y a pas de différence dans l'abondance des larves entre les parcelles. On note cependant que les variations saisonnières sont différentes dans les deux sites et que les espèces récoltées dans chaque station sont différentes : si l'effectif global est le même, les pics d'abondance sont inversés (Figures 78, 79). En outre, les mêmes réserves d'interprétation qu'en forêt sclérophylle doivent être appliquées pour les larves (représentativité des captures); néanmoins il n'y a pas moins de juvéniles dans la parcelle envahie.

Entre les 2 parcelles, on remarque d'importantes variations des effectifs de plusieurs taxa, alors que d'autres groupes (les acariens et les araignées) se maintiennent (Figure 78). Ainsi, dans la station infestée, les diptères augmentent de 50 %, les hémiptères de 27 %, les psocoptères de 74 % et les isopodes de 50 %. Par contre, on observe une réduction très forte de l'abondance des orthoptères (- 96 %, presque exclusivement des Gryllidae, à l'exception d'un spécimen de Tettrigidae dans chaque site), des coléoptères (- 27 %), des hyménoptères (hors Formicidae, - 49 %) et des crustacés amphipodes (-30 %). Les archéognathes et les pseudoscorpions, bien que peu nombreux, montrent des variations d'effectifs notables, respectivement une réduction de 85 % (33 individus contre 5) et de 63 % (27 contre 10 spécimens) entre le site non infesté et infesté. Pour tous ces groupes, il y a donc une variation sensible de leur contribution relative aux peuplements échantillonnés. Pour tous les autres taxa, les variations d'effectifs sont plutôt faibles et influent relativement peu sur leur contribution relative aux communautés et il est difficile à ce niveau d'analyse d'en tirer des conclusions significatives.

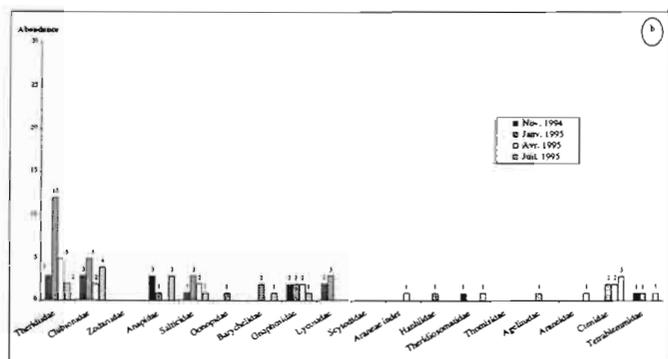
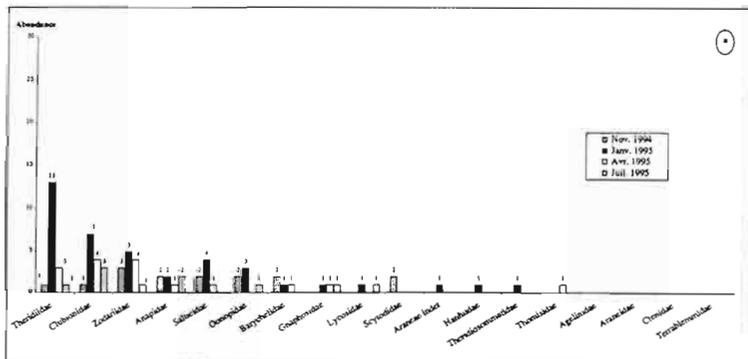


Figure 80 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différentes familles d'araignées récoltées en Forêt dense sur ultrabasique (a) en absence de *W. auropunctata*, (b) en présence de *W. auropunctata*

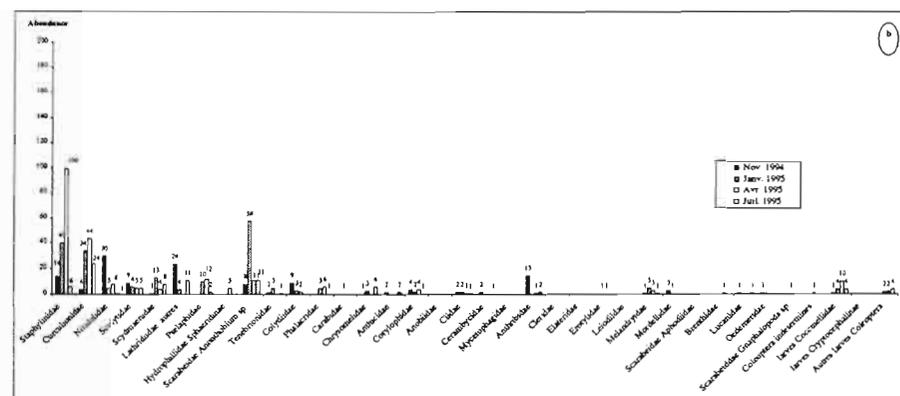
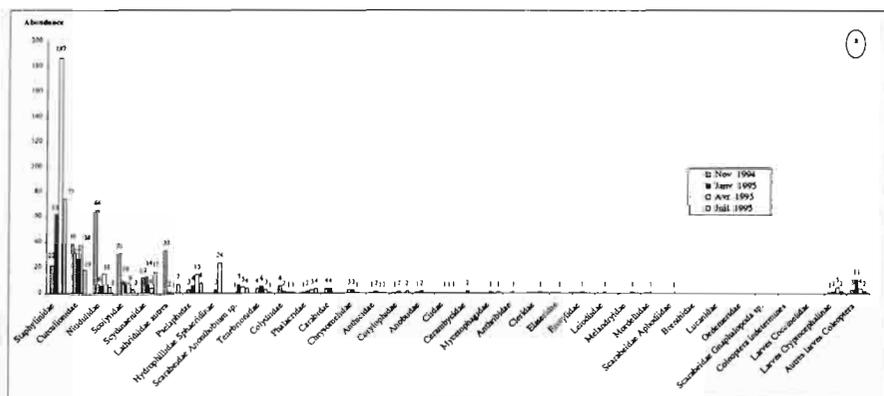


Figure 81 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différentes familles de coléoptères récoltées en Forêt dense sur ultrabasique (a) en absence de *W. auropunctata*, (b) en présence de *W. auropunctata*

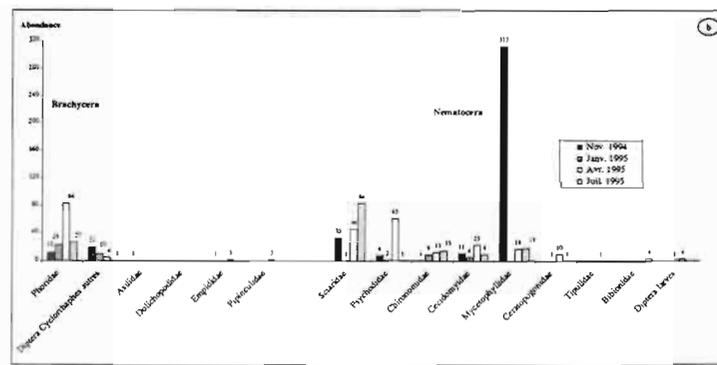
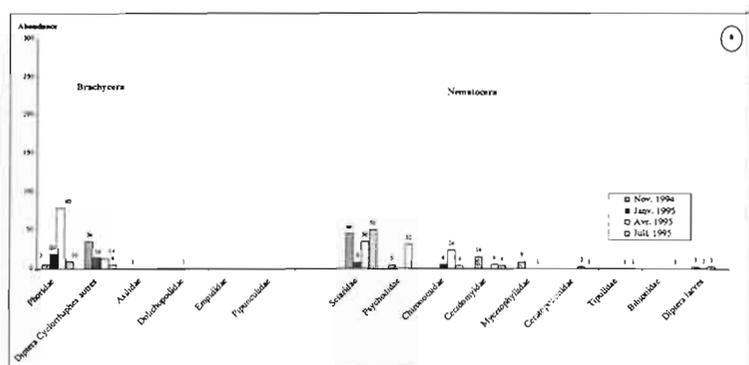


Figure 82 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différentes familles de diptères récoltées en Forêt dense sur ultrabasique (a) en absence de *W. auropunctata*, (b) en présence de *W. auropunctata*

Si on considère les variations saisonnières, l'abondance maximale de la faune d'invertébrés est observée en janvier et en avril dans les 2 parcelles explorées (Figure 85). Cependant, on observe des différences entre les 2 sites. Dans la zone non envahie, on observe une croissance des effectifs capturés entre novembre et janvier (maximum d'effectif capturé), légère décroissance en avril (mais les effectifs restent forts) puis décroissance forte jusqu'en juillet (minimum d'effectif collecté).

Dans la station infestée, on constate un décalage saisonnier du pic d'abondance, il y a croissance de l'effectif capturé (*W. auropunctata* exclue) jusqu'en avril, puis une nette diminution en juillet (minimum récolté) (Figure 85). Globalement dans chaque station, tous les ordres et classes récoltés montrent le même type de variations saisonnières que la faune totale, à l'exception des diptères en situation infestée (maximum d'abondance en novembre : Figures 79 et 80).

L'effectif maximum de faune récoltée est obtenu dans le site non envahi (janvier 1995). Mais, au mois d'avril, lorsque l'effectif est maximum pour la faune du site envahi, la quantité des spécimens récoltés est comparable (voire sensiblement supérieure) à celle du site non infesté. C'est l'augmentation de l'effectif des collemboles dans le site infesté qui contribue à porter la valeur de l'effectif total au même niveau que l'effectif du site non envahi. Par contre, si on exclut les collemboles, Mycetophilidae et Formicidae (dont les contributions masquent ou modifient la tendance générale d'évolution des peuplements), on remarque qu'en site non envahi le maximum n'est plus en avril mais se partage entre janvier et avril, comme dans le site non envahi (Figure 87). Aux 2 autres périodes, les peuplements sont minimum (réduit de 50%). Les effectifs restent toujours plus importants dans le site non infesté au cours des saisons, on s'aperçoit que les écarts se réduisent (en novembre + 47 %, + 25 % en janvier, + 10 % en avril et + 18 % en juillet (Figure 87). Finalement, les profils de variations d'effectifs de la faune des invertébrés (à l'exclusion collemboles, Mycetophilidae et Formicidae) apparaissent du même ordre.

*W. auropunctata* montre la même évolution saisonnière (pic d'abondance aux mêmes saisons) que la faune du site non envahi (Figures 73, 74). Cependant, la décroissance de ses effectifs est beaucoup plus forte en avril, et ils restent minimums en avril et juillet (ils représentent moins de 10 % de l'effectif observé en janvier). Les autres Formicidae présente le même *pattern* saisonnier que *W. auropunctata*, aussi bien en situation envahie que non envahie. Le minimum observé correspond à une réduction de plus des 2/3 de l'effectif de janvier. Ces variations sont en relation avec les conditions météorologiques (Figures 73 à 77). Les minimums observés (pour chaque site) correspondent à l'inter-saison sèche et fraîche (juillet), les maximums correspondent au début et à la fin de la saison des pluies (janvier et avril).

À ce niveau d'analyse taxinomique (Ordre et Classe), on perçoit donc une organisation numérique et taxinomique différente entre les 2 communautés échantillonnées. La contribution relative des différents groupes est sensiblement différente d'un site à l'autre. Les taxa rares semblent plus nombreux dans les 2 stations de forêt dense que dans la forêt sclérophylle. On peut affiner cela en détaillant les variations au niveau des principales classes et ordres.

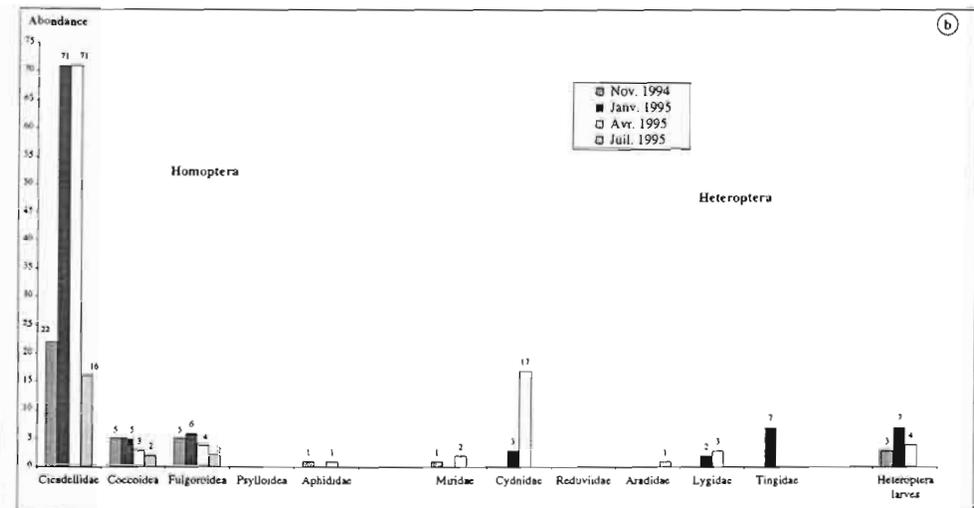
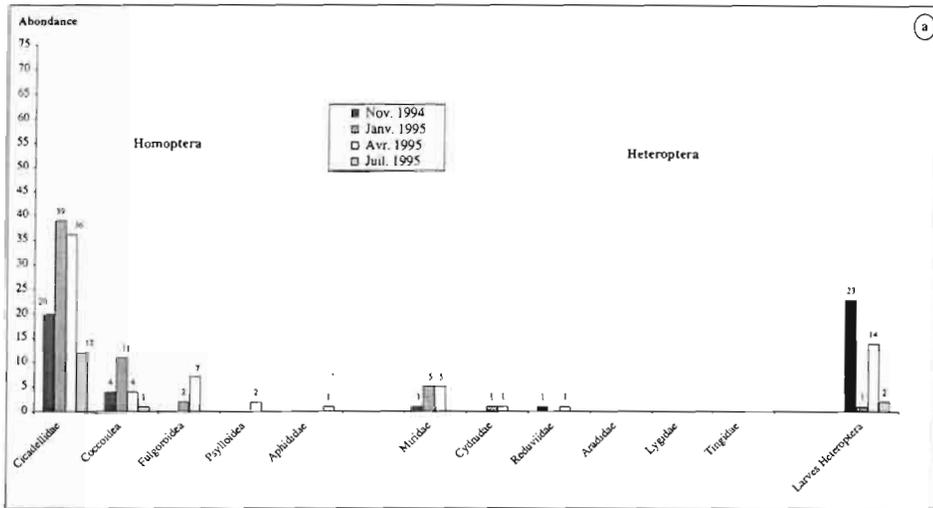


Figure 83 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différentes familles d'hémiptères récoltées en Forêt dense sur ultrabasique (a) en absence de *W. auropunctata*, (b) en présence de *W. auropunctata*

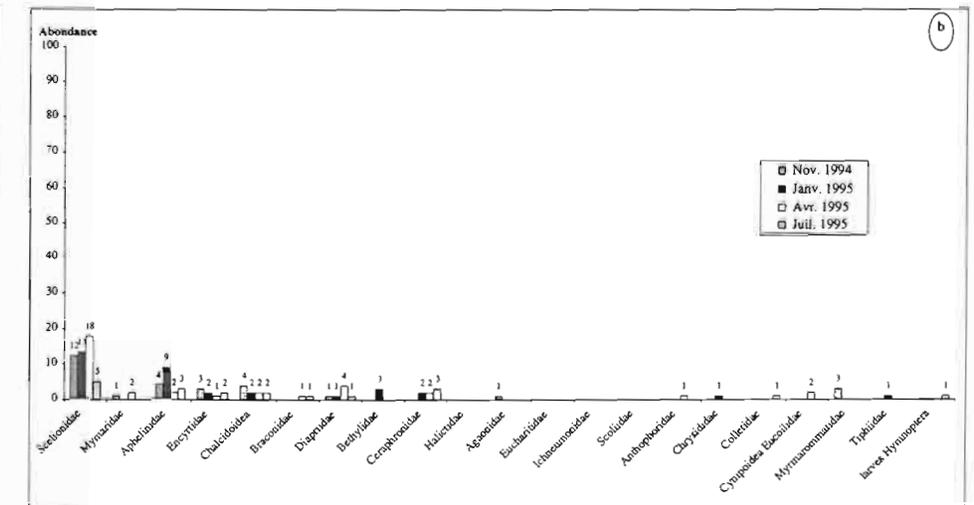
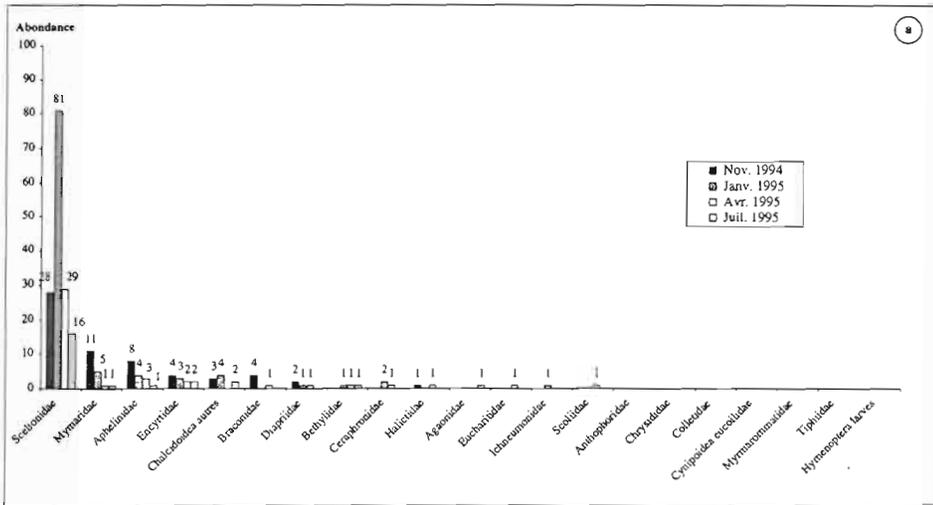


Figure 84 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différentes familles d'hyménoptères récoltées en Forêt dense sur ultrabasique(a) en absence de *W. auropunctata*, (b) en présence de *W. auropunctata*

(b) Contribution relative des principaux groupes d'invertébrés

La contribution relative des différents groupes est bien distincte d'une station à l'autre. On commentera cette contribution sans revenir sur la place des fourmis.

**Les araignées** (Figure 80). Les effectifs et la diversité sont stables : 14 familles dans la station témoin, 15 dans le site envahi. La zone non envahie est dominée par les Theridiidae, les Clubionidae et les Zodariidae (respectivement 22,2 %, 18,5 % et 16,1 % du total récolté). En zone envahie, les Theridiidae et les Clubionidae dominent toujours, avec une contribution stable au total récolté (respectivement 26,8 % et 17,1 %), mais les Zodariidae sont absents. Les Ctenidae sont plus abondants dans la station envahie (7 spécimens observés, soit 8,5 % des araignées récoltées). Les autres familles contribuent faiblement aux 2 peuplements et les variations d'effectifs peuvent être difficilement commentées. On remarque cependant que les Mygalomorphes (représentées par la famille des Barychelidae) sont peu abondantes dans les 2 sites mais conservent des valeurs similaires (4 et 3 respectivement en situations témoin et infestée). Contrairement à ce qui a été vu en forêt sclérophylle, les Theridiidae et les Oonopidae ne semblent pas favorisés. Les Hanhiidae sont absents des 2 parcelles échantillonnées et les Gnaphosidae apparaissent comme un groupe mineur du peuplement arachnéen. des 2 stations de forêt dense explorées.

**Les coléoptères** (Figure 81). Ils participent beaucoup plus à la faune récoltée en forêt dense que dans le cas de la forêt sclérophylle. Ainsi, on recense dans nos échantillons, respectivement 27 familles et 859 individus (plus 19 larves indéterminées) et 26 familles pour 627 individus (plus 8 larves indéterminées). Les 2 peuplements échantillonnés sont dominés par les 3 mêmes familles : les Staphylinidae, les Curculionidae et les Nitidulidae, qui contribuent respectivement à 39 %, 13,8 % et 10,5 % à la faune des coléoptères du site non envahi alors qu'ils contribuent respectivement à 24,5 %, 16,2 % et 6,7 % en site infesté. S'ils continuent à dominer le peuplement, leurs effectifs sont diminués (respectivement de 46 % pour les Staphylinidae, 14 % pour les Curculionidae et 53 % pour les Nitidulidae). Malgré la réduction de leur effectif, la contribution relative des Curculionidae au peuplement des coléoptères de la parcelle non envahie progresse. L'abondance des Scydmaenidae et des Hydrophilidae Sphaeridinae est significativement réduite en station envahie (respectivement de plus de 45 % et de plus de 81 %). Dans la parcelle infestée, on remarque que les Scarabeidae (et plus particulièrement les individus du genre *Anonthobium* sp.) deviennent un taxa dominant du peuplement des coléoptères : avec une progression de 81 % de son effectif et une contribution relative qui passe de 1,9 % à 13,5 % de la faune récoltée. En outre, les Latridiidae qui connaissent une stabilité de leur effectif entre les 2 sites voient leur contribution relative progresser de 4,8 % à 6 % du peuplement en site envahi. Enfin, on note que les Anthribidae progressent fortement : alors qu'ils sont rares en site non infesté (1 seul spécimen), ils passent à plus de 2,3 % du peuplement (18 spécimens). En ce qui concerne les larves, il y a une disparition complète des larves de Cryptocephalinae alors qu'on observe l'apparition des larves de Coccinellidae (19 spécimens). Les autres familles contribuent de façon faible aux 2 peuplements et les variations d'effectifs peuvent

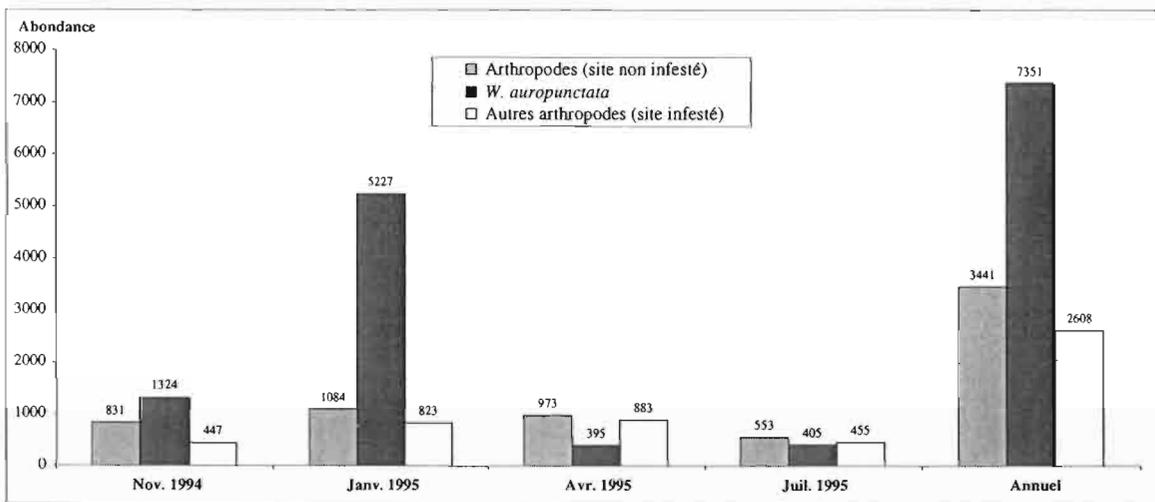


Figure 87 : Evolution des effectifs capturés pour les peuplements d'arthropodes (Formicidae, collembolés et mycetophilidae exclus) en présence et en absence de *W. auropunctata*, en forêt dense humide sur ultrabasique

difficilement être commentées. Entre les 2 situations, on note donc une légère réduction de la richesse au niveau familial mais une organisation numérique et taxinomique bien différente.

**Les diptères** (Figure 82). La faune recensée est 2 fois plus abondante en parcelle infestée. Ces variations sont liées à l'explosion des Mycetophyllidae. Alors que cette famille est mineure en site non infesté (2,2 %) elle passe à une position dominante en site infesté (39,3 % de la faune des diptères). On note également la progression de l'effectif des Psychodidae (+ 50 %), des Sciaridae (+ 15 %) et des Phoridae (+20 %). On remarque que ces variations sont essentiellement liées à des fluctuations saisonnières entre les 2 sites : forte différence en juillet pour les Phoridae et les Sciaridae, en avril pour les Psychodidae et en novembre pour les Mycetophilidae), semblent attribuables à des espèces présentes seulement dans l'un ou l'autre des sites (ou faiblement représentées dans l'autre). Le niveau d'identification de la famille ou de la super-famille ne permet pas de commenter le comportement de ces espèces saisonnières qui montrent une tendance différente entre les 2 stations. Dans le même temps, on observe une réduction répartie sur les 4 saisons pour les Cyclorraphes acalyptrates (hors Muscoidea) et qui correspond à une baisse de 50 % de leur effectif. Pour les autres groupes, on observe une certaine stabilité de leur effectif voire une légère croissance, mais on ne peut tirer de conclusions.

**Les hémiptères** (Figure 83). L'effectif capturé double en parcelle infestée. Dans les 2 parcelles, les Cicadellidae dominant (55,2 % des hémiptères dans la station non envahie, 68,2 % en site envahi avec une progression de 43 % de leur effectif). Cette augmentation est principalement réalisée en janvier et avril. Pour les autres familles, il y a de faibles variations de contribution, à l'exception des Cydnidae dont l'effectif augmente de 90 % et la contribution relative au peuplement passe de 1 % à 7,5 %. L'effectif des larves d'hétéroptères diminue de 65 % dans la station envahie et leur contribution au peuplement passe de 20,6 % à 5,3 %. Quelques réserves doivent être faites quant aux faibles effectifs observés pour de certains taxa : le sol n'est pas le compartiment le plus fréquenté par la plupart des d'Hémiptères et les pièges d'interception au sol ne sont pas le dispositif de capture le plus efficace pour le groupe.

**Les hyménoptères** (Figure 84). On constate une diminution globale de l'effectif (hors Formicidae). Mais, on recense 2 familles de plus dans la station envahie (16 familles contre 14 familles dans la communauté non infestée). Le peuplement en situation témoin est dominé par les Scelionidae, qui contribuent à 67,2 % de la communauté échantillonnée. Les autres familles sont plus ou moins faiblement représentées, mais avec une distribution d'effectifs régulière. Dans le site envahi, le peuplement reste dominé par les Scelionidae, malgré une nette régression de leur effectif de 69 %, ils ne contribuent plus qu'à 41 % du peuplement. Les autres groupes conservent à peu près le même effectif, à l'exception des Mymaridae (2<sup>ème</sup> groupe le plus abondant en zone non infestée, avec 7,5 % du total) qui chutent de près de 8,3 % et ne contribuent plus que pour 2,6 % de la communauté des hyménoptères échantillonnée en situation infestée.

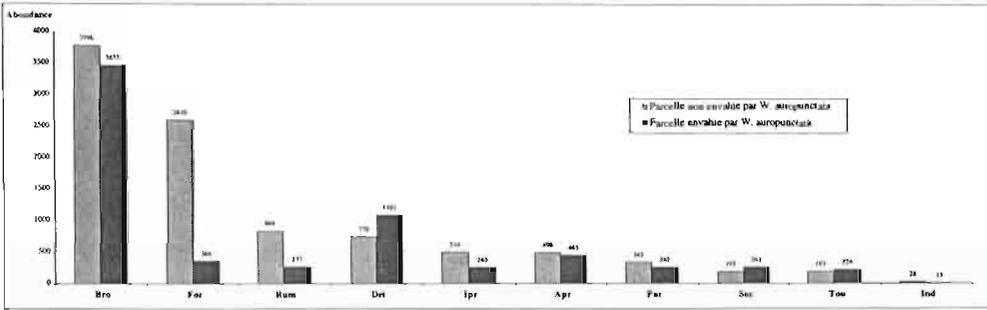


Figure 88 : Effectifs capturés pour les différentes guildes trophiques (*W. auropunctata* exclue) participant aux peuplements de forêt dense humide sur ultrabasique envahie et non envahie par *W. auropunctata*

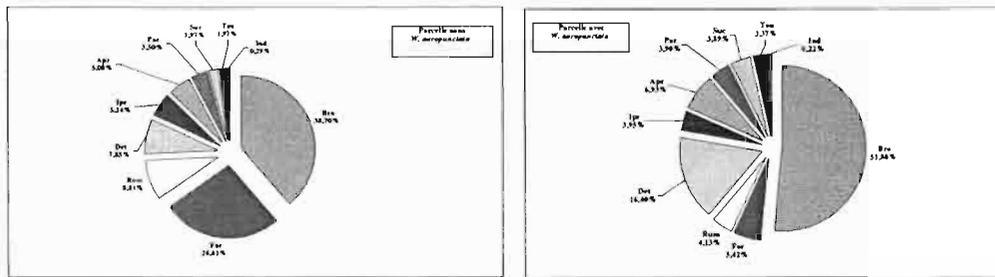


Figure 89 : Contribution relative des différentes guildes trophiques (*W. auropunctata* exclue) aux peuplements capturés en forêt dense humide sur ultrabasique, en présence et en absence de *W. auropunctata* (*W. auropunctata* exclue)

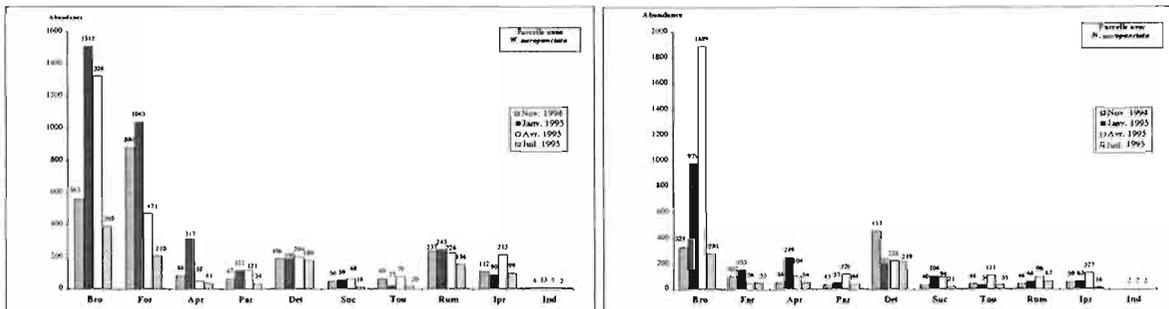


Figure 90 : Variations saisonnières des effectifs capturés pour les différentes guildes trophiques (*W. auropunctata* exclue) des peuplements d'invertébrés de forêt dense humide sur ultrabasique envahie et non envahie par *W. auropunctata*

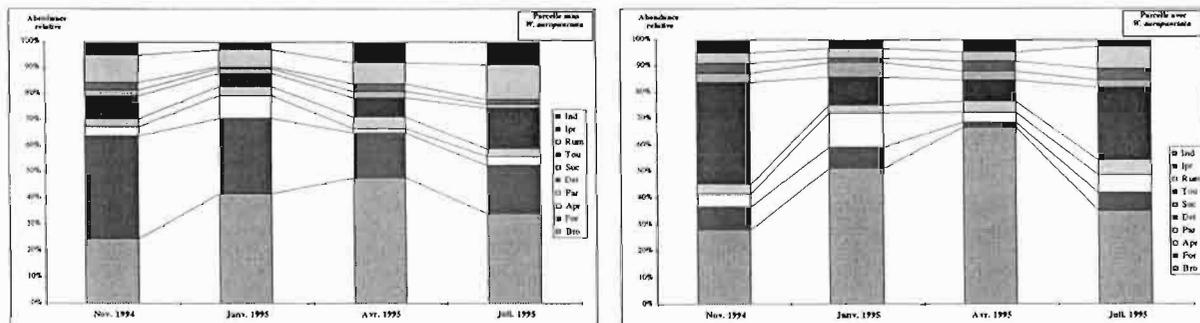


Figure 91 : Variations de la contribution relative des différentes guildes trophiques (*W. auropunctata* exclue) des peuplements d'invertébrés de forêt dense humide sur ultrabasique envahie et non envahie par *W. auropunctata*

(3) **Approche fonctionnelle des peuplements**

(a) Structure trophique générale

Comme dans le cas du milieu sclérophylle, nous avons d'abord analysé la structure fonctionnelle globale du peuplement telle qu'elle apparaît lorsqu'on somme les 4 échantillons saisonniers en un seul échantillon (Figures 88 et 89). Au plan de la structure trophique, le peuplement échantillonné dans la station témoin se caractérise par la dominance des brouteurs d'épiphytes et des Formicidae. La guildes des phytophages broyeur (rum) et celle des détritivores apparaissent accessoires, mais restent néanmoins significatives pour le peuplement (plus de 16 % de la structure). Les prédateurs sont relativement peu présents et en tout cas, on observe une proportion identique de prédateurs insectes et non-insectes. Les autres groupes participent peu à la structure fonctionnelle, notamment les phytophages suceurs de sève et les parasites.

En situation envahie, les détritivores présentent une abondance supérieure dans les prélèvements (2<sup>ème</sup> rang, en progression de 30 %) et contribuent de façon beaucoup plus forte à la structure fonctionnelle. Les autres guildes conservent des effectifs stables, ou régressent. Les diminutions les plus sensibles sont celles des phytophages broyeur (2/3 en moins) et celle des insectes prédateurs (50 % en moins). Les phytophages suceurs de sèves progressent sensiblement. Cependant, les brouteurs d'épiphytes montrent une faible réduction d'effectif et restent la guildes majoritaire. Leur dominance sur la structure fonctionnelle est proportionnellement plus forte du fait de la réduction globale des effectifs. Comme déjà noté, la guildes des fourmis (*W. auropunctata* exclue) s'effondre.

D'une façon globale, on observe donc une tendance à la réduction de l'effectif de la majorité des catégories. Cette régression générale, indépendamment des variations de contributions relatives, ne doit pas être neutre pour l'écosystème, notamment pour la disponibilité des ressources.

(b) Variation saisonnière

En ce qui concerne la variabilité inter-saisonnière (Figures 90, 91), on remarque peu de différences dans la station témoin. Les brouteurs d'épiphytes dominent la structure fonctionnelle à toutes les saisons sauf en novembre où les Formicidae ont la plus grande contribution. Toutes les autres guildes montrent des fluctuations d'effectifs peu importantes et chacune conserve globalement la même contribution à la structure fonctionnelle de la communauté.

En situation infestée, les fluctuations sont assez similaires : les brouteurs d'épiphytes montrent le même profil de variations, les détritivores, qui présentent peu de fluctuation en situation témoin, sont dominants en novembre et codominants en juillet, alors qu'en janvier et avril, ils ont une abondance et une contribution faible à la structure trophique. (Figures 88 et 89). Les autres guildes montrent des fluctuations d'effectifs peu importantes qui ne modifient pas la structure fonctionnelle.

**Tableau 20** : Diversité des peuplements myrmécologiques en maquis minier au cours du cycle saisonnier

	Abondance	Richesse spécifique	Indice Margaleff	Indice Shannon	Equitabilité
<b>Parcelle non envahie</b>					
Nov. 1994	398	12	2,184	2,259	0,630
Janv. 1995	411	15	1,873	1,954	0,500
Avr. 1995	204	13	2,326	2,468	0,667
Juil. 1995	179	7	1,556	1,637	0,583
Annuel	1192	20	2,312	2,357	0,645
<b>Parcelle envahie*</b>					
Nov. 1994	50	6	1,339	1,536	0,594
Janv. 1995	166	14	1,948	2,107	0,553
Avr. 1995	139	13	2,182	2,371	0,641
Juil. 1995	110	10	2,135	2,318	0,698
Annuel	465	19	2,340	2,437	0,574
<b>Parcelle envahie</b>					
Nov. 1994	4678	7	0,099	0,102	0,036
Janv. 1995	23733	15	0,074	0,075	0,019
Avr. 1995	1119	14	0,808	0,0836	0,220
Juil. 1995	9060	11	0,120	0,123	0,036
Annuel	38590	20	0,122	0,123	0,029

\*: *W. auropunctata* exclue

On observe donc l'existence de 2 organisations fonctionnelles différentes et qui nous renvoie à une exploitation différente des ressources disponibles du milieu par la faune présente.

c) *Description et caractérisation de la structure des peuplements en Maquis sur ultrabasique*

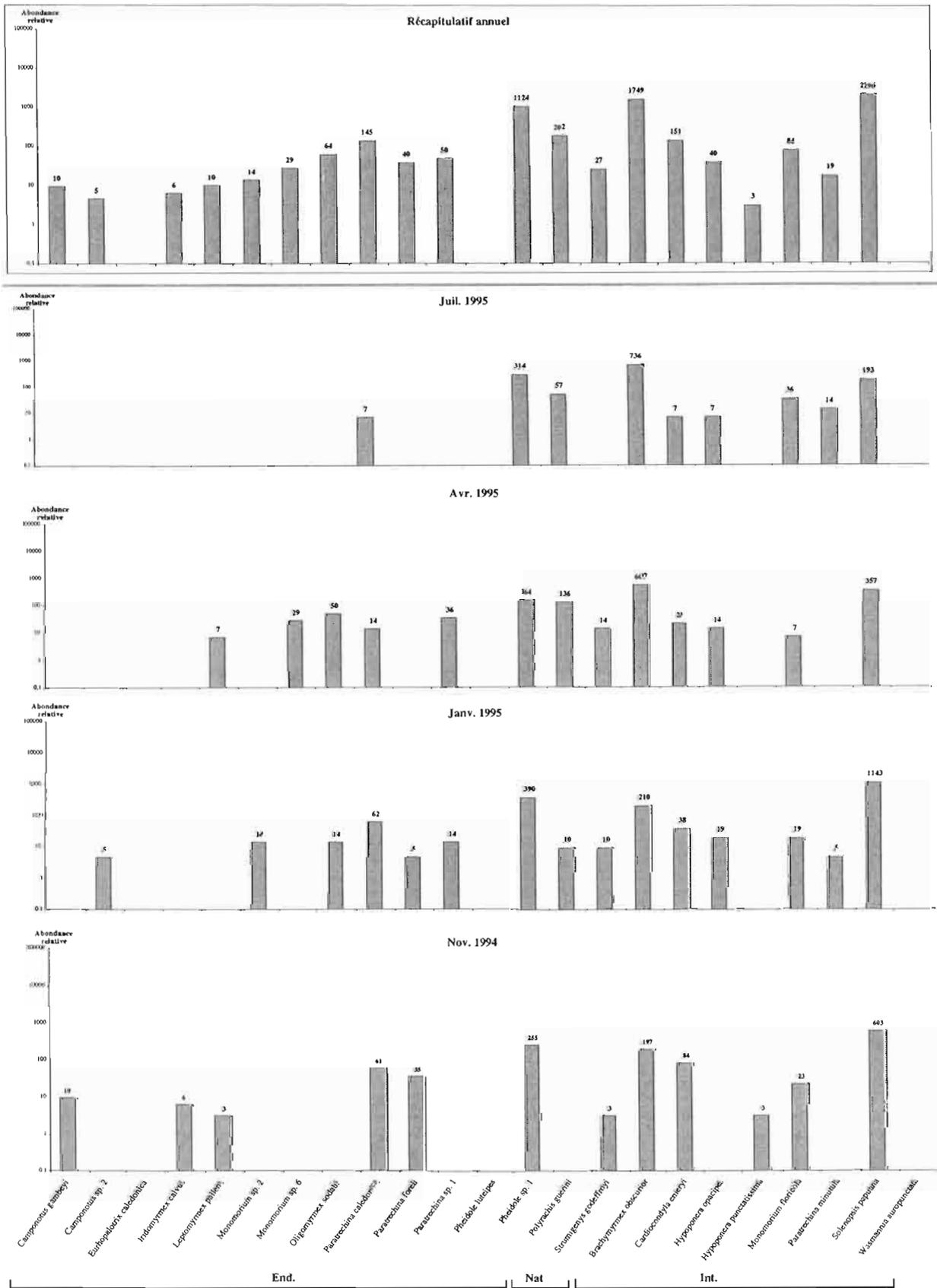
(1) **Structure taxinomique des communautés de fourmis**

L'ensemble des récoltes de Formicidae réalisées en maquis minier représente 39782 spécimens appartenant à 23 espèces différentes (y compris *W. auropunctata*) et réparties en 15 genres. La myrmécofaune récoltée dans la parcelle non envahie compte 1192 spécimens répartis en 20 espèces et 14 genres. Dans la parcelle infestée par l'envahisseur, nous avons récolté des individus appartenant à 19 espèces (dont *Wasmannia auropunctata*), réparties dans 14 genres et représentant 38 590 spécimens dont 465 individus n'appartiennent pas à l'espèce *W. auropunctata*. Compte tenu du nombre différent de pièges récoltés entre les 2 zones (voir paragraphe matériel et méthodes de ce chapitre), nous avons utilisé les abondances relatives des différentes espèces pour pouvoir comparer les 2 situations. En présence de *W. auropunctata*, on observe une augmentation relative de 95 % du peuplement myrmécologique alors que l'effectif des espèces qui se rencontrent en présence de *W. auropunctata* est diminué des 2/3. *Wasmannia auropunctata* représente 98,88 % de la myrmécofaune dans le maquis infesté.

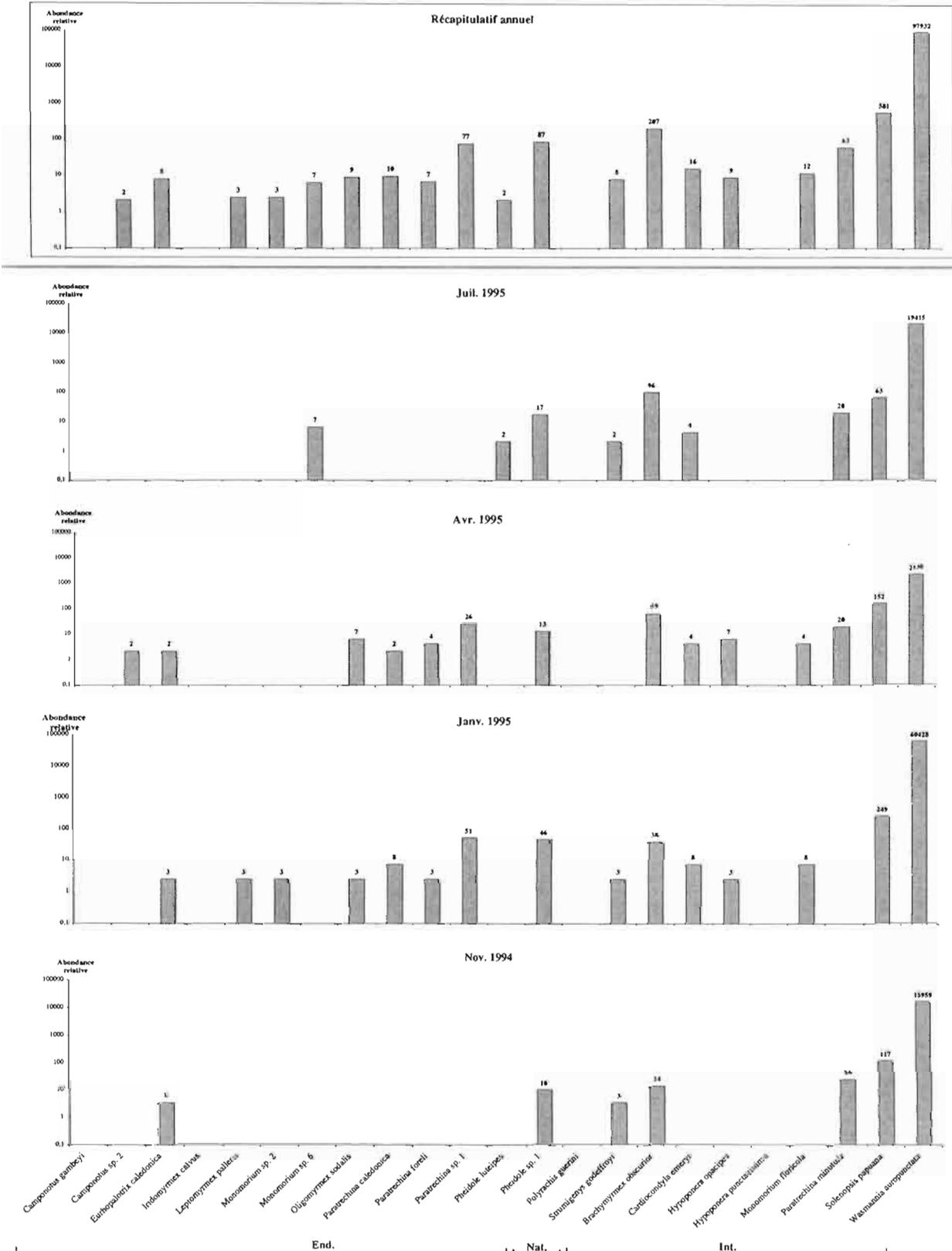
Les figures 92 et 93 récapitulent les abondances relatives et occurrences des différentes espèces capturées au cours de l'échantillonnage en maquis minier, respectivement dans le site non infesté et celui envahi. La comparaison des 2 myrmécofaunes montre que les 2 milieux partagent 15 espèces en commun, alors que 4 espèces ne sont capturées qu'en absence de *W. auropunctata* (*Camponotus gambeyi*, *Hypoponera punctatissima*, *Polyrhachis guerini* et *Iridomyrmex calvus*), et que 2 espèces ne sont capturées que dans la parcelle envahie (*Eurhopalotrix caledonica* et *Monomorium sp. 5*). On remarque que seules 4 espèces n'ont pas été rencontrées dans la myrmécofaune forestière : *E. caledonica*, *Paratrechina minutula*, *Strumigenys godefroyi* et *Monomorium floricola*. La similitude entre les 2 peuplements selon l'indice de Jaccard est forte ( $I_j = 0,74$ ).

La figure 94 nous permet de comparer la distribution globale des abondances des espèces dans les 2 peuplements myrmécologiques échantillonnés (on intègre les variations saisonnières, en sommant en un seul échantillon annuel, les 4 saisons de récolte). Le peuplement non infesté apparaît équilibré avec une régularité importante. On distingue au moins 3 espèces dominantes (*Solenopsis papuana*, *Brachymyrmex obscurior* et *Pheidole sp. 1*) et un cortège important d'espèces accompagnatrices, et peu de rares.

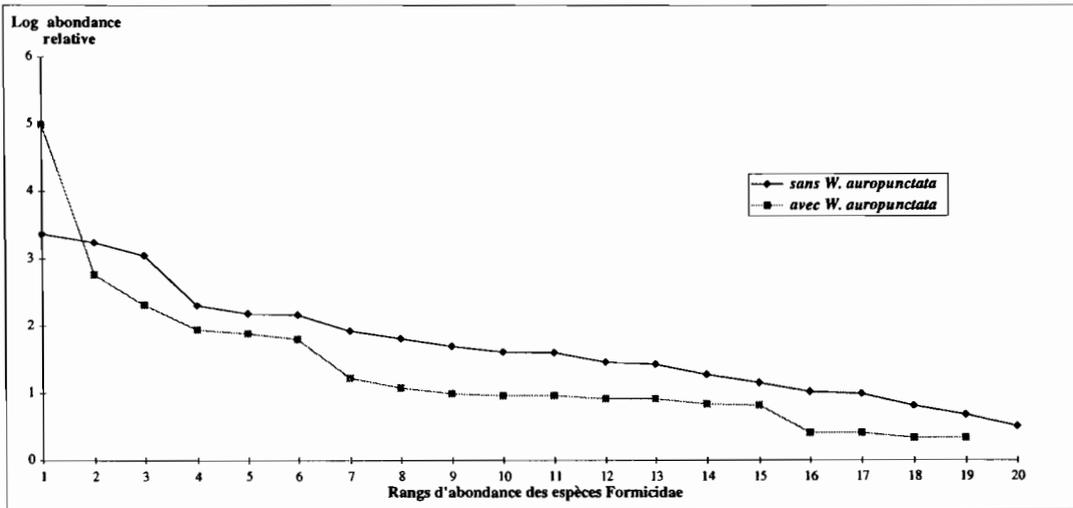
Le peuplement infesté par *W. auropunctata* apparaît déséquilibré et caractérisé par la dominance d'une espèce (*W. auropunctata*). Le reste de la myrmécofaune montre une forte régularité, et présente une allure proche de celle observée dans la station non infestée.



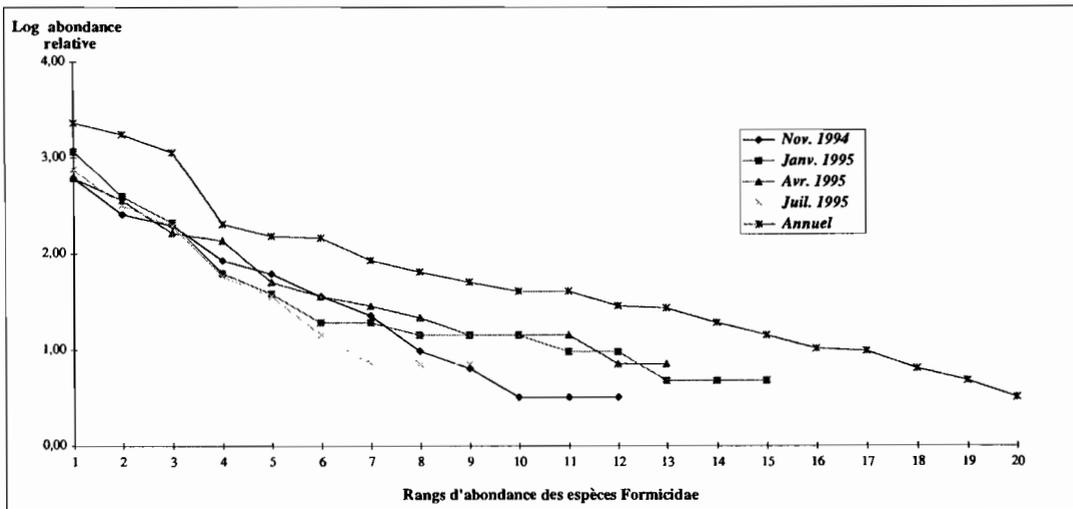
**Figure 92** : Myrmécophage récoltée en absence de *W. auropunctata* en maquis sur ultrabasique aux Monts Koghi. (End. : Endémiques; Nat. : Natives; Int. : Introduites)



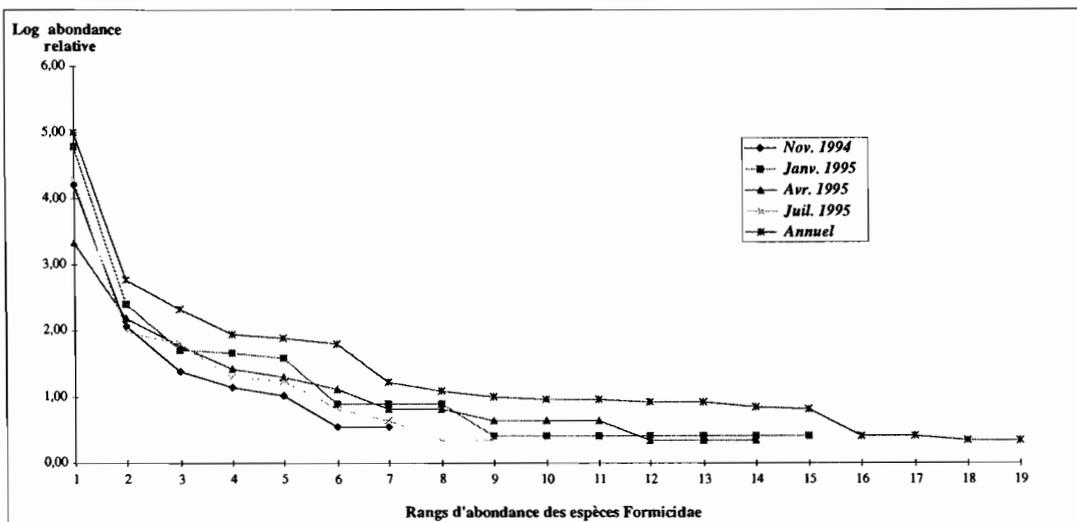
**Figure 93** : Myrmécophage récoltée en présence de *W. auropunctata* en maquis sur ultrabasique aux Monts Koghi. (End. : Endémiques; Nat. : Natives; Int. : Introduites)



**Figure 94** : Comparaison des peuplements myrmécologiques entre maquis minier envahi et non envahi par *W. auropunctata*



**Figure 95** : Profils d'abondance du peuplement myrmécologique du maquis minier non envahi par *W. auropunctata*



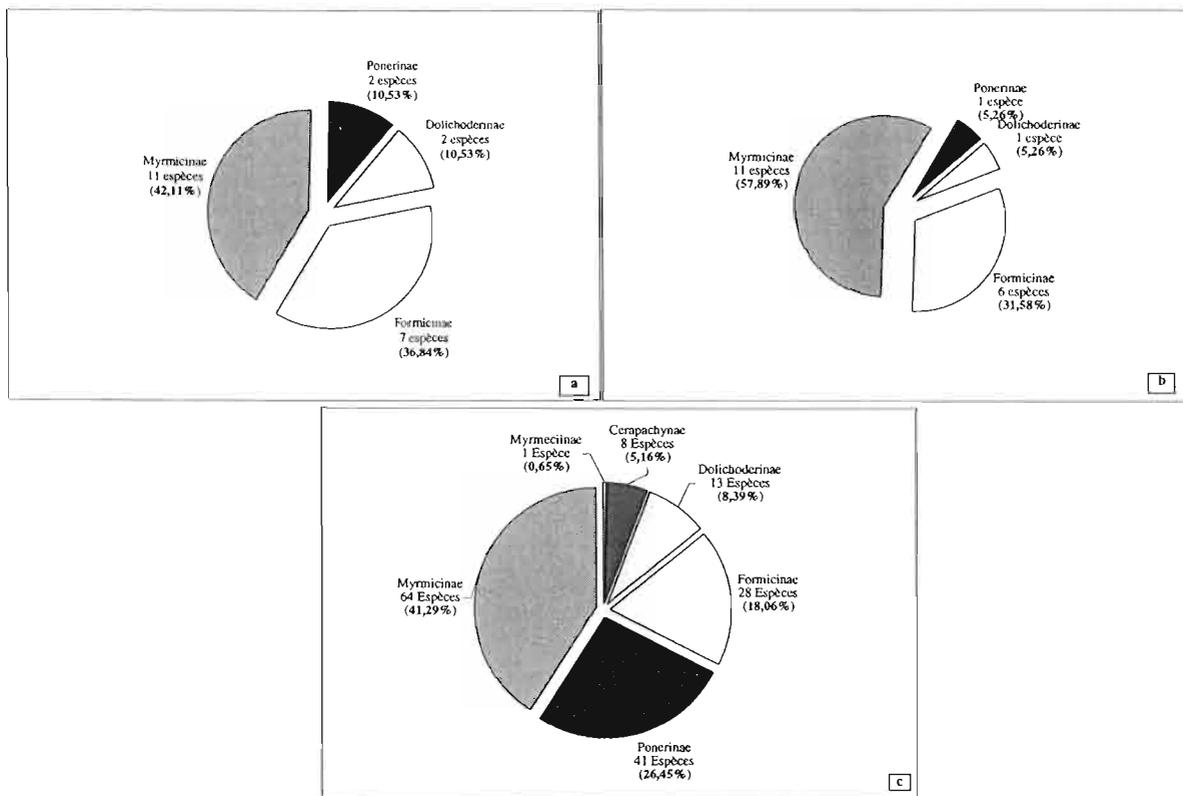
**Figure 96** : Profils d'abondance du peuplement myrmécologique du maquis minier envahi par *W. auropunctata*

Le cortège des espèces accompagnatrices est important, il est dominé par *Solenopsis papuana*, *Brachymyrmex obscurior* et *Pheidole sp. 1*. Mais ces 3 espèces montrent une réduction de leur abondance relative par rapport à la parcelle non infestée : réduction de 75 % pour *S. papuana*, 88 % pour *B. obscurior* et 92 % pour *Pheidole sp. 1*. Par contre, les espèces rares semblent peu nombreuses (sans doute un biais en raison de l'utilisation d'abondance relative qui traite les espèces rares comme les autres, majorant ainsi leur abondance).

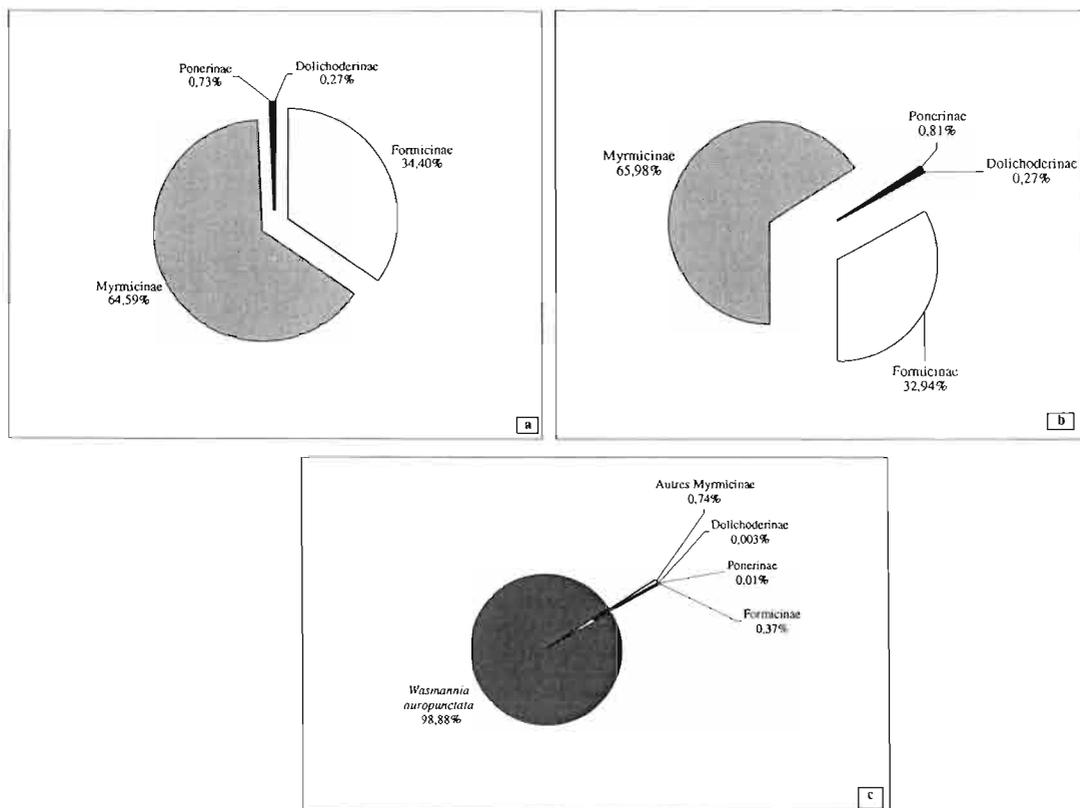
Les figures 95 et 96 montrent pour chacun des peuplements que la régularité se maintient au cours des saisons, même si une moins grande richesse est observée à certaines saisons. Le tableau 20 permet de confirmer le maintien de la diversité au cours des différentes saisons d'échantillonnage : les indices de diversité conservent des valeurs voisines à chaque saison. Même si la richesse spécifique diminue, la distribution des abondances reste plutôt régulière entre les espèces présentes, ce qui contribue à maintenir le niveau de diversité des peuplements.

Par rapport à la constitution relative de la myrmécofaune néo-calédonienne, on remarque une sur-représentation des espèces de Formicinae et une sous-représentation des Ponerinae dans le maquis non envahi, alors qu'on observe une sur-représentation des Myrmicinae et des Formicinae dans le maquis infesté par l'envahisseur (Figure 97). En ce qui concerne la contribution à l'abondance des peuplements, le peuplement non infesté est largement dominé par les Myrmicinae devant les Formicinae (99 % de l'effectif de la myrmécofaune). Dans le maquis envahi, on observe également une dominance des Myrmicinae (2 fois plus que de Formicinae) - *W. auropunctata* exclue- (Figure 98). Ces constitutions de peuplements différentes par rapport à la myrmécofaune de Nouvelle-Calédonie, s'expliquent par une contribution importante des espèces introduites, avec 30 % des espèces rencontrées (y compris *W. auropunctata*), soit 2 fois la contribution observée pour la faune néo-calédonienne (Figure 99). De même, elles contribuent à plus de 50 % de l'abondance relative des peuplements (Figures 101, 102).

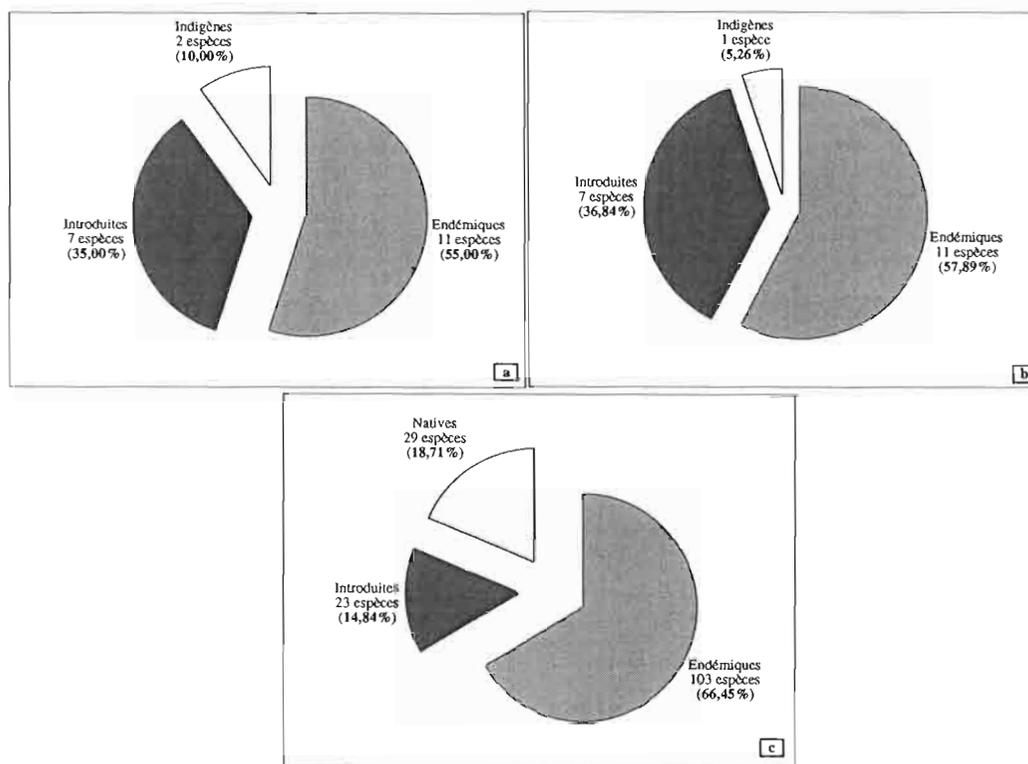
La figure 100 montre la variation au cours du temps des abondances relatives des 2 peuplements myrmécologiques échantillonnés. On observe de fortes variations saisonnières pour *W. auropunctata* : son abondance est maximale en janvier et minimale en avril (entre ces 2 périodes il existe une réduction de près de 97 %), aux 2 autres saisons l'abondance correspond à près de 27 % et 32 % de l'abondance maximale observée. La myrmécofaune échantillonnée en absence de *W. auropunctata* et celle qui cohabite avec l'envahisseur, montrent également des variations saisonnières, avec un maximum en janvier, qui sont moins marquées que dans le cas de *W. auropunctata*. La variation maximale atteint 35 % pour la myrmécofaune du site non infesté, et plus de 50 % pour la faune présente avec *W. auropunctata*. On note également que le minimum est observé en novembre et non pas en avril. Ces variations saisonnières peuvent être mises en parallèle avec l'évolution des conditions climatiques (Figures 103 à 106). L'ensemble de la myrmécofaune atteint un maximum au début de la saison chaude et humide, par contre *W. auropunctata* diminue fortement dans le milieu pendant la période de pluviométrie et de chaleur maximale. Par



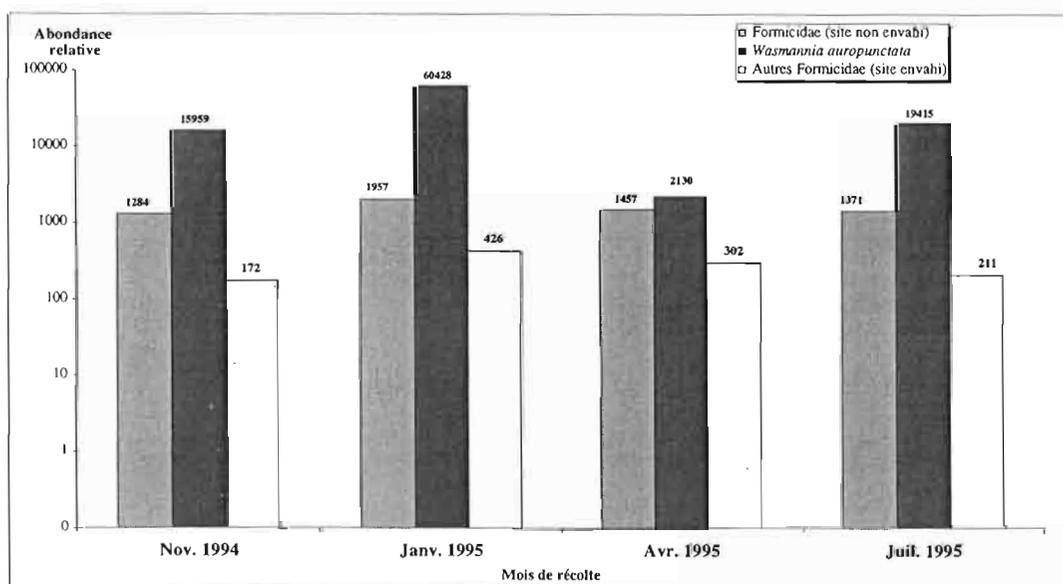
**Figure 97 :** Contribution des différentes sous-familles de Formicidae à la diversité de la myrmécophage récoltée en Maquis minier (a) en absence de *W. auropunctata* , (b) en présence de *W. Auropunctata* , (c) Myrmécophage totale



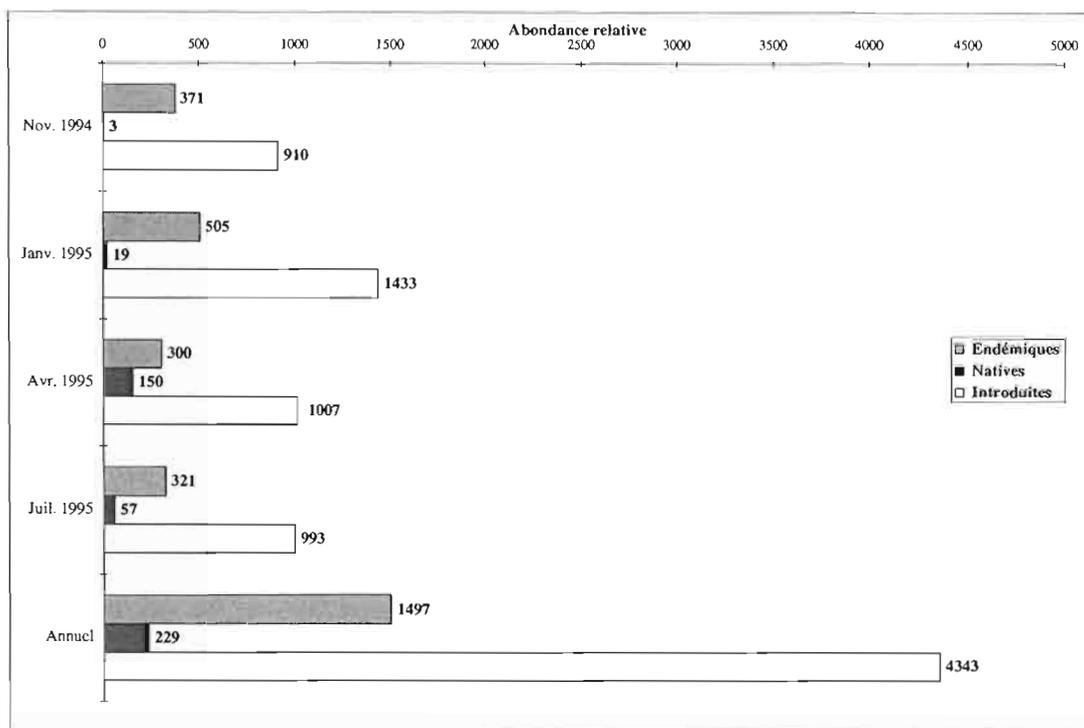
**Figure 98 :** Contribution des différentes sous-familles de Formicidae à l'abondance de la myrmécophage récoltée en Maquis minier (a) en absence de *W. auropunctata* , en présence de *W. auropunctata* : (b) effectif *W. auropunctata* exclu (c) effectif *W. auropunctata* inclu



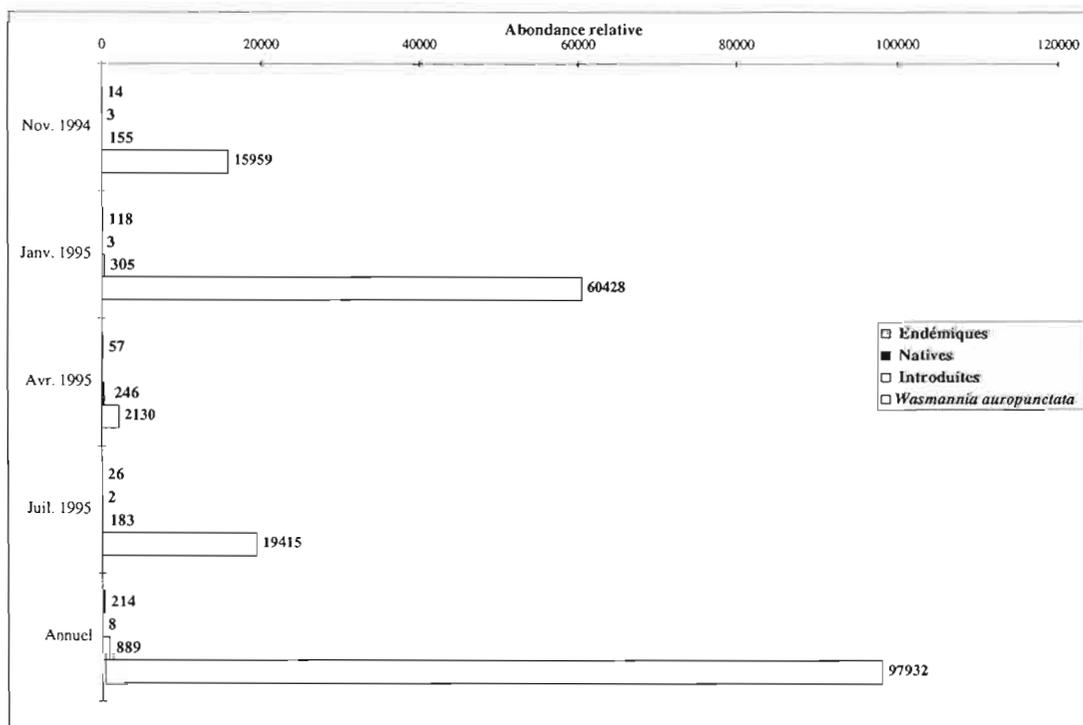
**Figure 99** : Contribution des espèces endémiques, introduites et indigènes à la myrmécofaune du maquis minier (a) non infesté-*W. auropunctata*, (b) envahie par *W. auropunctata* et (c) à la myrmécofaune totale de Nouvelle-Calédonie



**Figure 100** : Evolution saisonnière des captures de Formicidae en maquis minier aux Monts Koghi (échelle logarithmique)



**Figure 101** : Abondances relatives entre espèces introduites, natives et endémiques dans la myrmécophage de la station de maquis minier non infestée par *W. auropunctata*



**Figure 102** : Abondances relatives entre espèces introduites, natives et endémiques dans la myrmécophage de la station de maquis minier infestée par *W. auropunctata*

rapport à la situation observée en forêt dense, on remarque que les populations de *W. auropunctata* augmentent à nouveau en juillet alors qu'on se trouve dans une intersaison sèche et fraîche. Le reste de la myrmécofaune atteint son minimum en fin de l'intersaison sèche et chaude et son maximum au début de la saison humide. Par contre, on constate que le reste de la faune des arthropodes montre son maximum alors que *W. auropunctata* est à son minimum dans le milieu et que le reste de la myrmécofaune locale est également en légère régression. Les effectifs de *W. auropunctata* sont à des niveaux d'abondance intermédiaires alors que l'abondance du reste de la faune est faible dans le milieu.

Les 2 peuplements de maquis apparaissent donc moins différents entre eux que ne le sont les peuplements observés dans les 2 habitats forestiers. Cela pourrait être lié au fait que le maquis malgré sa composition végétale spécifique (caractérisé par un endémisme élevé) correspond à une forme de dégradation de la forêt dense humide. La myrmécofaune serait appauvrie. Enfin, on note une certaine similitude entre les peuplements de maquis minier et celui de la lisière forestière envahie ( $I_j=0,44$  et  $I_j=0,40$  respectivement avec le maquis infesté et le maquis non infesté). La similitude est beaucoup plus réduite avec le peuplement forestier témoin ( $I_j=0,27$  et  $I_j=0,33$  respectivement avec le maquis infesté et le maquis non infesté).

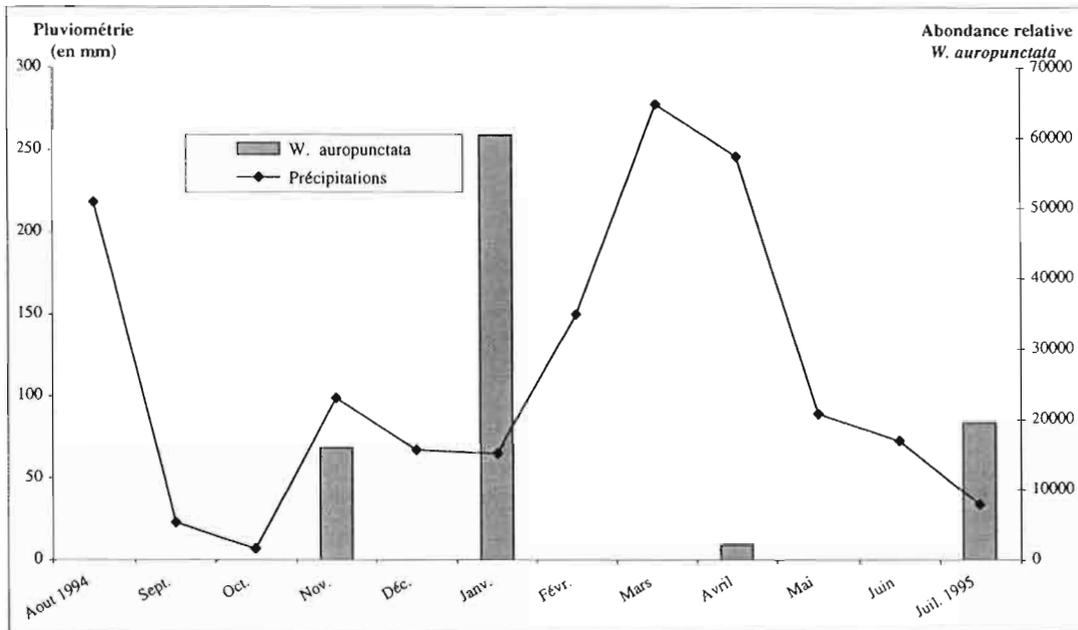
On doit préciser que l'effort de piégeage moins important dans la situation sans l'envahisseur (en raison de la progression de *W. auropunctata* dans le milieu au cours des saisons) conduit à sous estimer les espèces rares dans ce milieu et atténue donc les différences avec la situation envahie. Il convient donc de relativiser la faible différence de richesse spécifique.

#### (2) Structure taxinomique générale du peuplement et contribution des différents groupes d'invertébrés

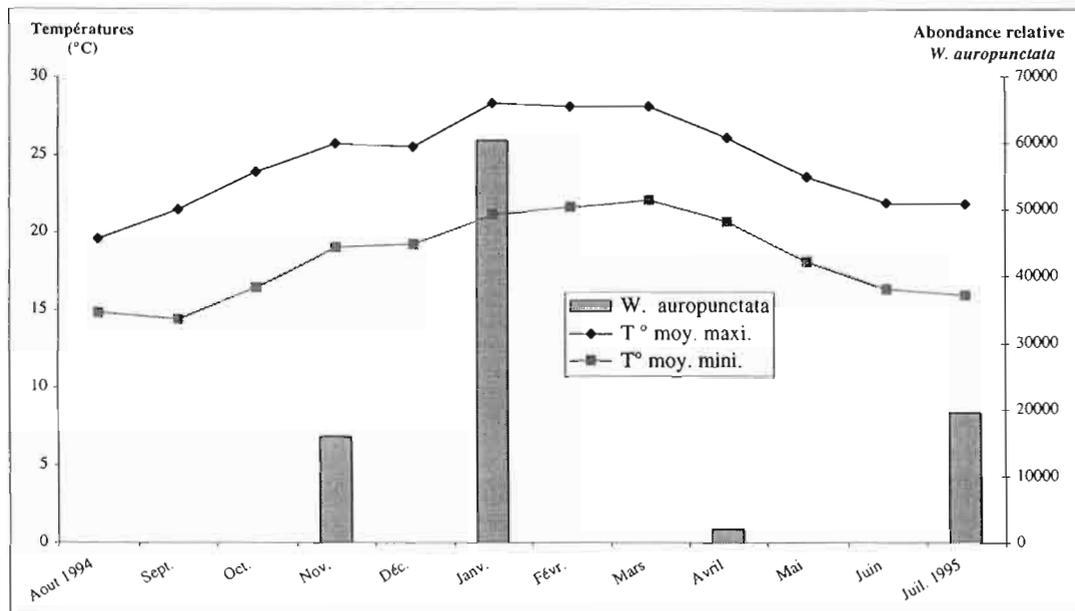
##### (a) Structure générale du peuplement

L'ensemble de la faune des arthropodes récoltés en maquis minier représente 5868 arthropodes dont 1744 Formicidae (*W. auropunctata* exclue). Dans la station non infestée par l'envahisseur, 2497 spécimens (*W. auropunctata* exclue) ont été récoltés dont 1292 Formicidae (soit 51,74 % de la faune échantillonnée). Dans la station infestée, nous avons capturé 3371 spécimens (*W. auropunctata* exclue) dont 452 Formicidae (soit 13,40 % de la faune des arthropodes récoltée). Dans la parcelle envahie par *W. auropunctata*, si on intègre l'effectif capturé de l'envahisseur (29175 individus), le reste des arthropodes récoltés représente 10,36 % de la faune récoltée. *Wasmannia auropunctata* domine non seulement la myrmécofaune mais aussi toute la communauté des arthropodes, avec une intensité sensiblement moindre que dans l'habitat sclérophylle mais beaucoup plus importante qu'en forêt dense humide.

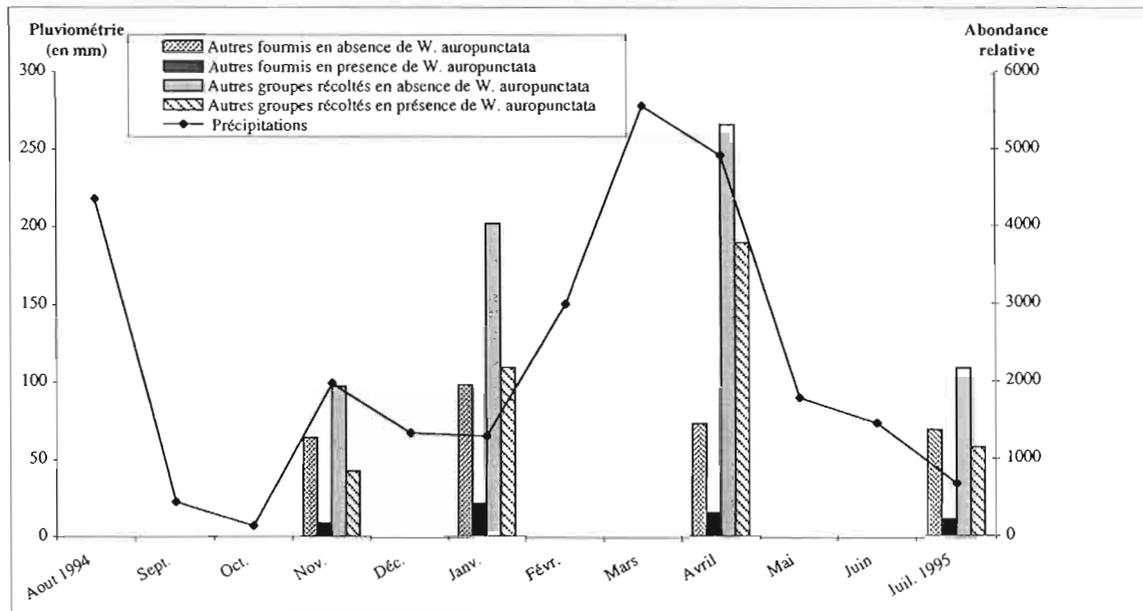
Pour établir des comparaisons entre les faunes récoltées dans chacune des parcelles, on utilisera dans la suite de ce travail les abondances relatives des différents taxa



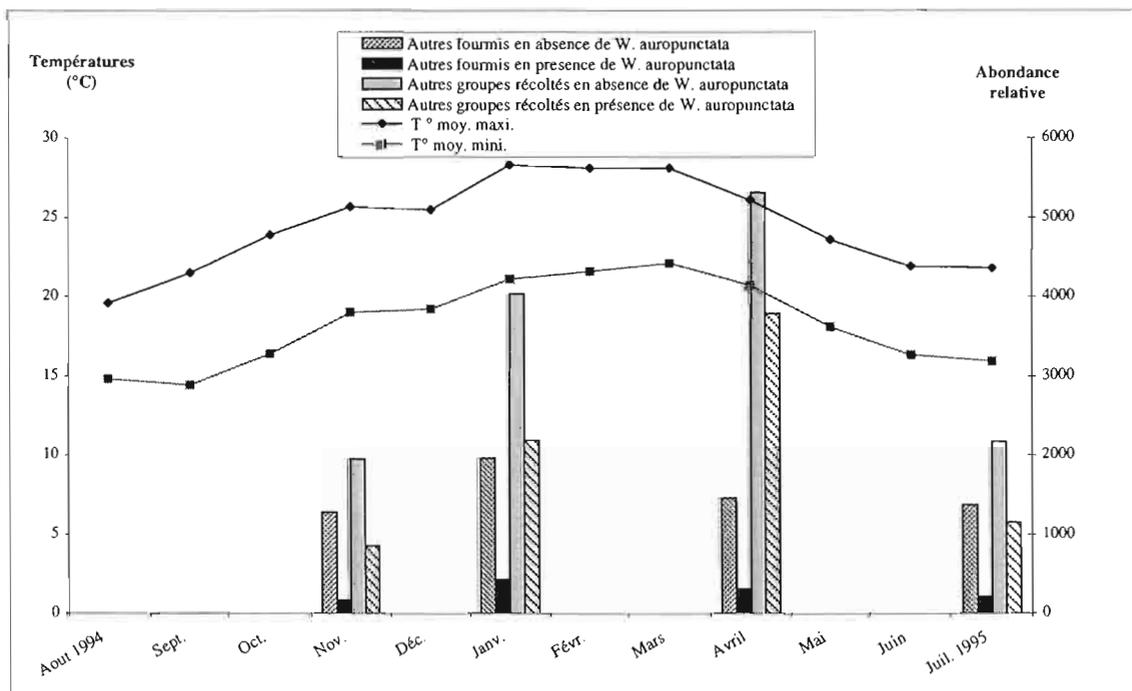
**Figure 103** : Pluviométrie pour la station des Koghis entre Août 94 et Juillet 95 et abondances relatives observées pour *W. auropunctata* lors des 4 campagnes de récolte en maquis minier



**Figure 104** : Variations de températures pour la station des Koghis entre Août 94 et Juillet 95 et abondances relatives observées pour *W. auropunctata* lors des 4 campagnes de récolte en maquis minier



**Figure 105 :** Pluviométrie pour la station des Monts Koghi entre Août 94 et Juillet 95 et abondances relatives observées pour les autres Formicidae et le reste de la faune d'arthropodes lors des 4 campagnes de récolte en maquis minier



**Figure 106 :** Variations de températures pour la station des Monts Koghi entre Août 94 et Juillet 95 et abondances relatives observées pour les autres Formicidae et le reste de la faune d'arthropodes lors des 4 campagnes de récolte en maquis minier

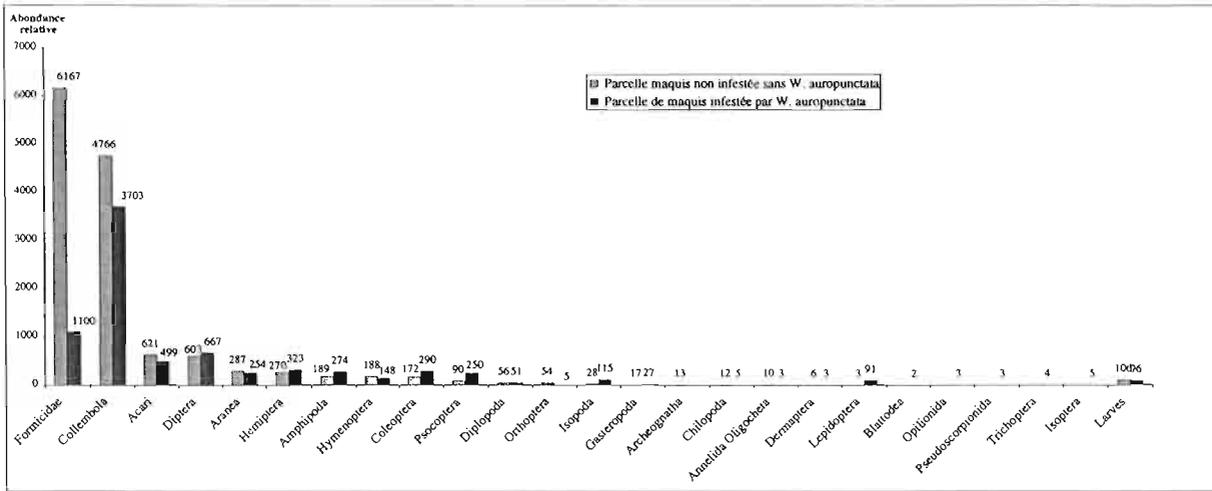


Figure 107 : Effectifs capturés pour les différents ordres et classes d'invertébrés en maquis minier en présence et en absence de *W. auropunctata* (échelle logarithmique)

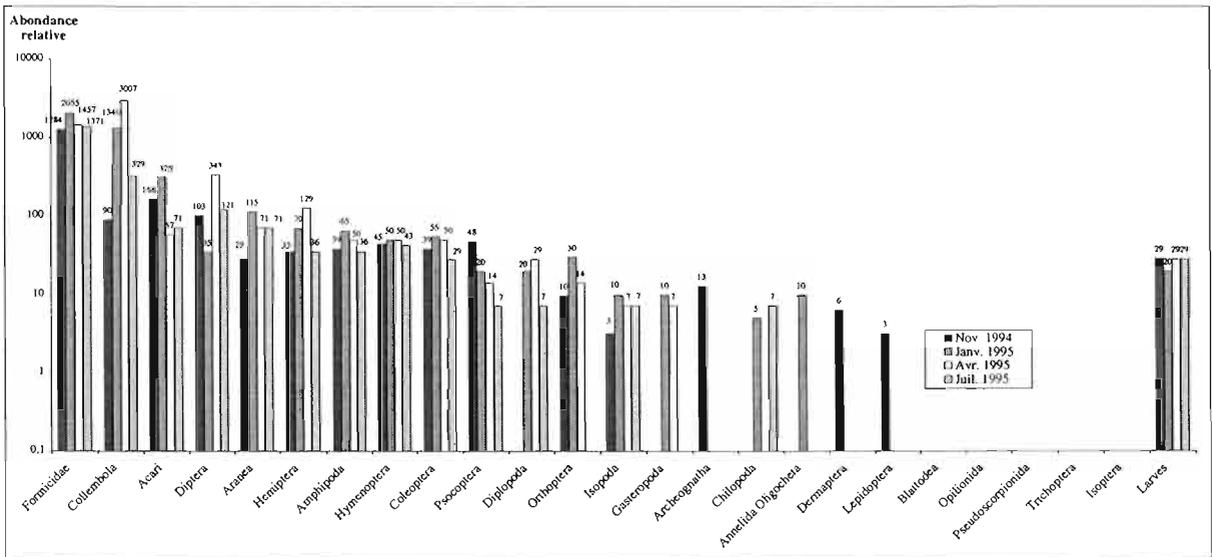


Figure 108 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différents ordres et classes d'invertébrés en maquis minier en présence de *W. auropunctata* (échelle logarithmique)

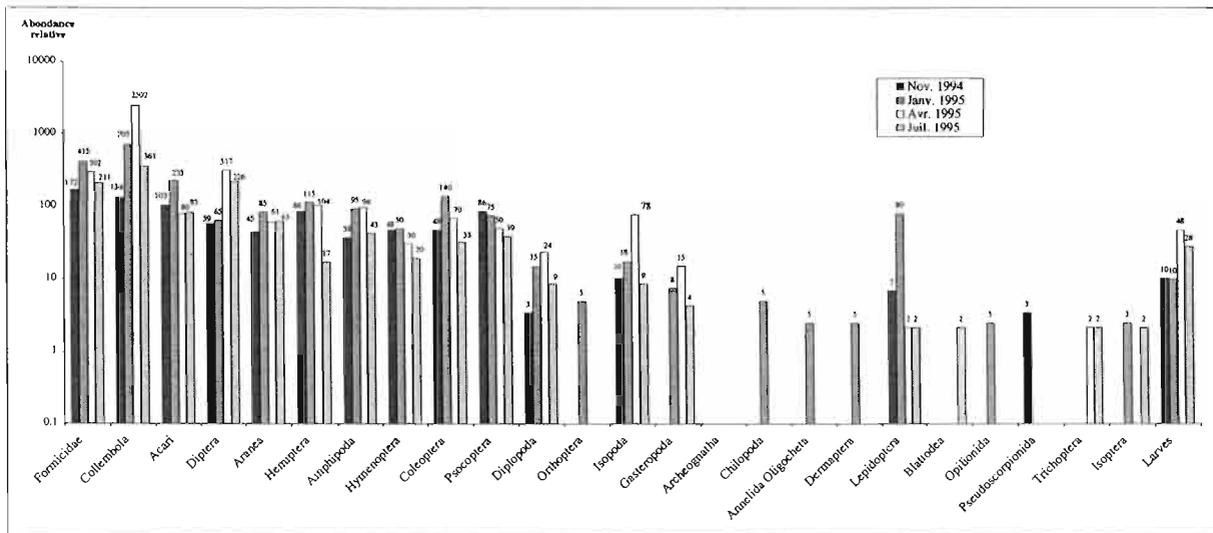


Figure 109 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différents ordres et de classes d'invertébrés en maquis minier en présence de *W. auropunctata* (échelle logarithmique)

récoltés (voir paragraphe matériel et méthodes de ce chapitre). Les effectifs sont transformés en fonction de l'effort de piégeage (il y a plus de prélèvements dans le milieu avec *W. auropunctata* du fait de sa progression au cours de l'année). De ce fait, il y a une plus forte probabilité que les espèces rares soient capturées dans la zone envahie; ce qui conduit à un biais qui a pour conséquence de surestimer relativement le nombre de taxa présents dans le milieu avec *W. auropunctata*.

Au niveau d'appréciation taxinomique supérieur (ordres et classes), on compte 18 taxa représentés dans la station non infestée contre 22 dans celle qui est infestée (Figure 107). Cette différence de richesse à ce niveau d'appréciation taxinomique est à relativiser compte tenu du biais précédemment décrit. D'un point de vue présence/absence de taxa, on remarque que les archéognathes ne sont récoltés que dans le maquis sans envahisseur. Malgré les faibles quantités, cela semble significatif compte tenu de l'observation similaire réalisée en forêt dense. 5 groupes (Blattodea, Isoptera, Opilionida, Pseudoscorpionida et Trichoptera) sont absents de la situation témoin, ces groupes sont rares et l'on ne peut conclure sur la différence observée.

La figure 116 nous permet de comparer la distribution globale des abondances dans les 2 communautés échantillonnées. On ne considère que la partie de la faune pour laquelle nous avons réalisé une identification taxinomique au niveau de la famille ou de la super-famille (voir précédemment pour l'intérêt de la prise en compte de ce niveau taxinomique pour explorer la biodiversité de peuplements méconnus).

Les 2 peuplements apparaissent relativement équilibrés avec une bonne régularité (mais caractérisé par des abondances faibles mais bien réparties entre les divers taxa) à l'exception du groupe majoritaire dans chaque milieu qui exerce une très forte dominance des peuplements. La richesse taxinomique, à ce niveau d'appréciation, est relativement semblable avec 56 et 57 taxa, respectivement en sites non infesté et infesté. L'inégalité de l'effort de piégeage contribue à expliquer la sur-représentation des groupes rares en situation infestée par rapport à la situation témoin. De plus, du fait de la correction, l'abondance relative des taxa rares est augmentée artificiellement (ils n'apparaissent plus rares). Ce phénomène se visualise sur la figure 116 au niveau terminal des 2 courbes : il y a une dissociation de la pente des 2 courbes (vers le rang 38). La richesse taxinomique dans le site non envahi apparaît donc sous-estimée. Quoi qu'il en soit, la richesse taxinomique observée est beaucoup plus faible que dans les 2 autres habitats explorés.

Le peuplement en absence de l'envahisseur est dominé par les Formicidae (45,1 %) et les collembolés (34,9 %) soit 80 % de la faune récoltée. Les acariens (gamasides et oribates), les diptères, les araignées, les hémiptères, les crustacés amphipodes, les hyménoptères (hors Formicidae), les coléoptères et les psocoptères sont les autres principaux groupes (classés par ordre décroissant d'abondance) qui ont une contribution non négligeable pour la communauté échantillonnée, ils représentent une contribution minimale au peuplement de 0,65 %. Les 9 autres taxa sont peu représentés et peuvent être considérés comme rares dans le peuplement et ils ont une contribution globale au peuplement d'à peine 1,45 % (Figures 107,108).

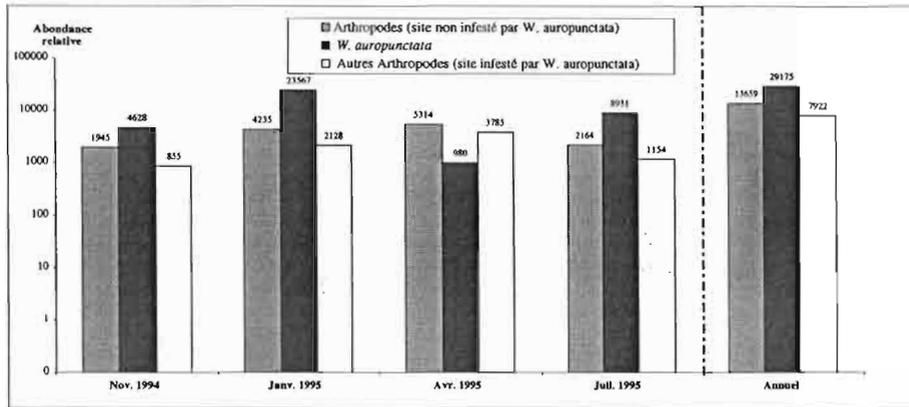


Figure 115 : Evolution des effectifs capturés pour les peuplements d'invertébrés (Formicidae inclus) en présence et en absence de *W. auropunctata* en maquis minier (échelle logarithmique)

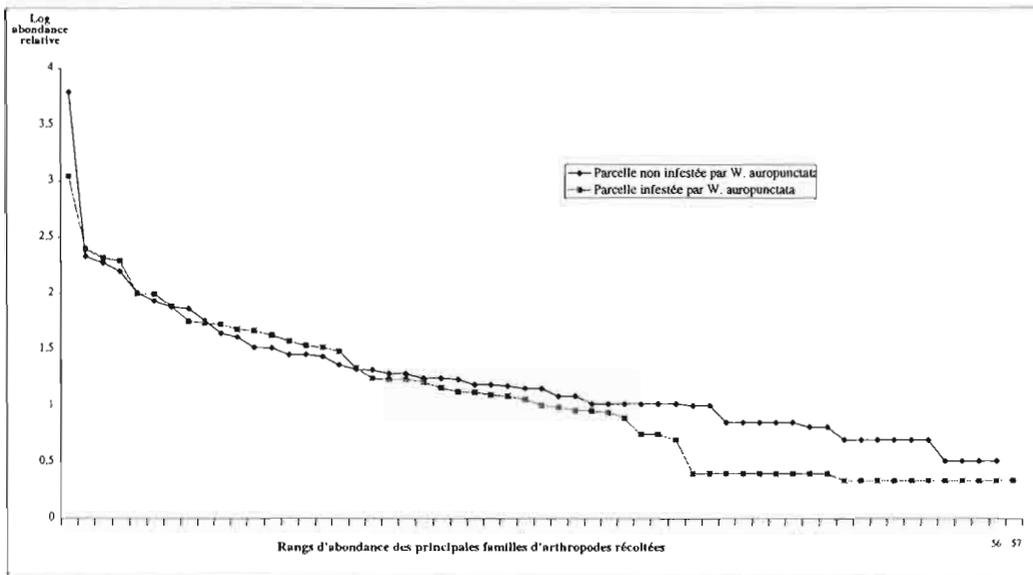


Figure 116 : Comparaison des profils d'abondance des peuplements échantillonnés en maquis minier

Le peuplement infesté est dominé par les collemboles (46,7 %), les Formicidae (13,9 %) et les diptères (8,4 %). Les acariens (gamasides et oribates), les hémiptères, les coléoptères, les crustacés amphipodes, les araignées, les psocoptères, les hyménoptères (hors Formicidae), les isopodes, les lépidoptères et les diplopodes sont les autres principaux groupes (classés par ordre décroissant d'abondance) dont la contribution à la communauté échantillonnée est non négligeable. Ils représentent une contribution minimale de 0,64 %. Les 9 autres taxa sont peu représentés et peuvent être considérés comme rares dans le peuplement. Leur contribution globale atteint à peine 0,75 % de la faune totale collectée. En ce qui concerne le type biologique représenté par les larves, il n'y a pas de différence d'abondance entre les 2 parcelles. On note cependant des variations saisonnières différentes entre les 2 sites, avec des espèces récoltées dans chaque station qui diffèrent : l'effectif global est le même, mais les optimums d'abondances sont différents entre les 2 sites (Figures 108, 109). En outre les mêmes nuances d'interprétation doivent être appliquées pour ce type biologique que dans les 2 autres habitats et concernant le type des pièges utilisés pour la représentativité des captures de ce type biologique. En tout cas il n'y a pas une moindre quantité de juvéniles entre les 2 stations. Dans l'analyse plus fine des taxa, on verra quels sont les ordres impliqués dans l'effectif des larves.

Entre les 2 parcelles, on remarque des variations significatives de l'effectif de certains taxa. Ainsi, dans la station infestée, les psocoptères montrent une augmentation de 64 % de leur effectif, les coléoptères de 41 %, les amphipodes progressent de 32 %, les hémiptères augmentent de 16 % et les diptères de plus 10 %. Deux groupes rares, les isopodes et les lépidoptères, montrent une augmentation spectaculaire de leur abondance relative et participent de façon significative au peuplement infesté (30 fois plus abondants pour les lépidoptères et 4 fois supérieurs pour les isopodes). Par contre, on observe une réduction sensible de l'abondance des orthoptères (presque exclusivement des Gryllidae), 11 fois moins importants, et également des acariens qui diminuent de 20 % dans le milieu infesté. Pour les autres taxa, les variations restent plutôt faibles et influent relativement peu sur la contribution relative des communautés et il est difficile à ce stade de l'analyse de tirer des conclusions significatives.

Si l'on considère les variations inter-saisonnières, l'abondance maximale de la faune d'invertébrés est observée en janvier et en avril (avec en valeur absolue le maximum en avril) dans les 2 parcelles explorées (Figure 115). On observe un minimum d'abondance en novembre et l'abondance en juillet est intermédiaire. Si on considère de façon plus attentive les variations au niveau des taxa supérieurs (classes et ordres), on note globalement une même tendance de variation pour tous les groupes avec un maximum en janvier ou en avril, seuls les psocoptères montrent un *pattern* différent dans les 2 situations : un maximum d'abondance en novembre et une réduction de l'effectif au cours des autres saisons de récolte.

On rappelle que pour *W. auropunctata*, on observe une tendance différente pour les variations saisonnières des effectifs récoltés. On note un maximum d'abondance en janvier et un minimum en avril (chute de 95 % de l'effectif). Mais contrairement à la

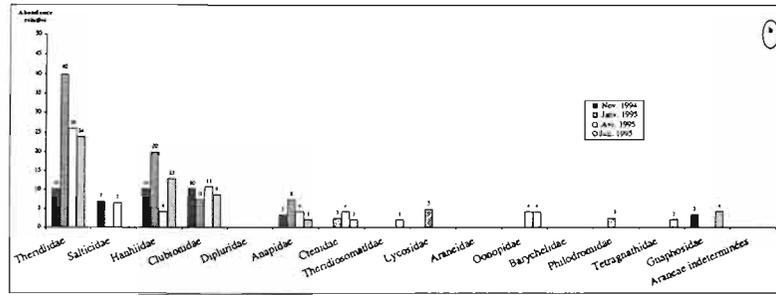
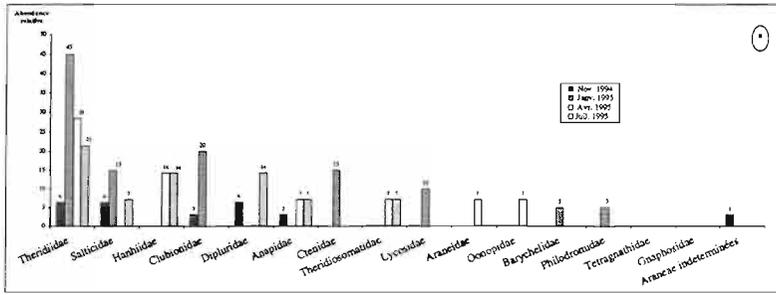


Figure 110 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différentes familles d'araignées récoltées en maquis minier (a) en absence de *W. auropunctata*. (b) en présence de *W. auropunctata*

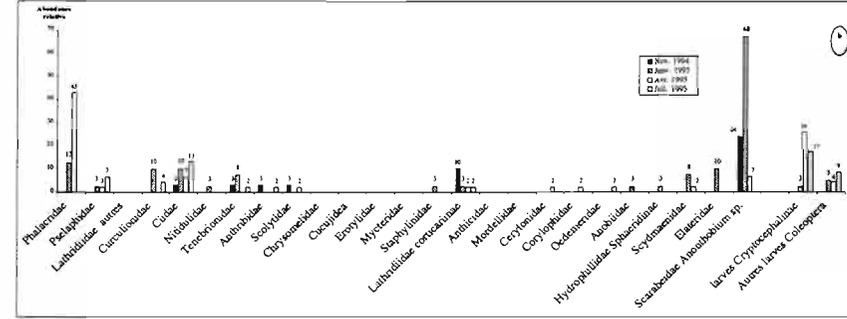
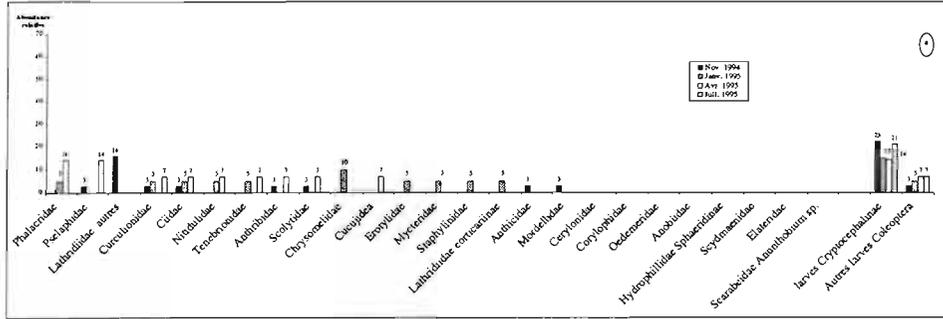


Figure 111 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différentes familles de coléoptères récoltées en maquis minier (a) en absence de *W. auropunctata*. (b) en présence de *W. auropunctata*

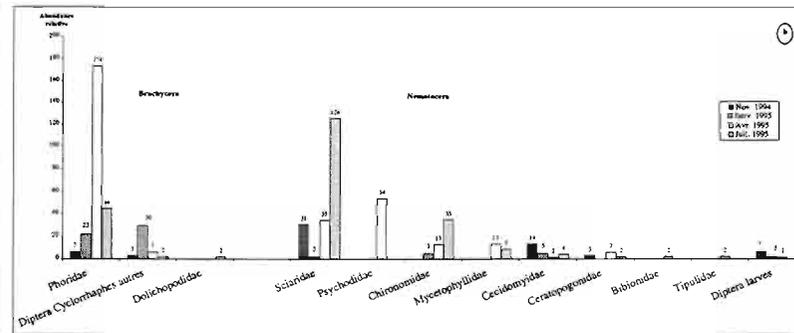
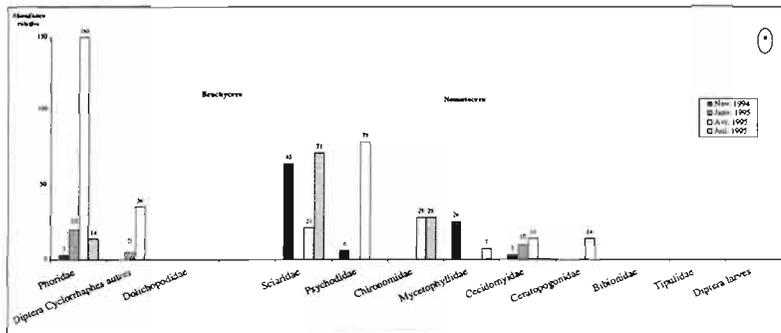


Figure 112 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différentes familles de diptères récoltées en maquis minier (a) en absence de *W. auropunctata*. (b) en présence de *W. auropunctata*

situation de la forêt dense, l'abondance ne reste pas minimale au mois de juillet, où il y a une augmentation de l'effectif (10 fois plus qu'en avril). Par contre, en novembre l'effectif observé correspond à un deuxième minimum d'abondance. Les autres Formicidae montrent un maximum d'abondance en janvier, une réduction de l'abondance en avril mais avec une amplitude plus faible (30 % de réduction). En juillet, les effectifs ne progressent pas et sont légèrement réduits par rapport à avril, alors qu'en novembre, on observe un minimum mais qui est finalement peu différent de l'abondance observée en juillet. On peut donc considérer qu'il n'y a qu'un pic d'abondance et une relative stabilité des effectifs récoltés aux 3 autres saisons.

Comme on l'a déjà observé (Figures 103 à 106), on peut mettre en relation ces variations avec celles des conditions météorologiques. Les minimums observés pour chaque site (au moins pour la faune des invertébrés et des Formicidae hors *W. auropunctata*) correspondent à l'inter-saison sèche et chaude (novembre), les maxima correspondent au début et à la fin de la saison des pluies (janvier et avril), On se rappellera que pour *W. auropunctata*, le maximum de la saison des pluies correspond à la chute de ses effectifs. Le mois de juillet correspond à la saison fraîche et sèche, période pendant laquelle *W. auropunctata* augmente à nouveau.

À ce niveau d'analyse taxinomique, on perçoit donc une organisation numérique et taxinomique différente entre les 2 communautés échantillonnées. La contribution relative des différents groupes est sensiblement différente d'un site à l'autre, même si ces variations touchent peu les taxa dominants. On peut affiner ces commentaires en détaillant les variations au niveau des principaux ordres.

#### (b) Contribution relative des principaux groupes d'invertébrés

La contribution relative des principaux groupes d'invertébrés est différente entre les 2 situations. On commentera cette contribution sans revenir sur la place des fourmis.

**Les araignées** (Figure 110). On observe une légère réduction de l'abondance relative dans le site infesté (12 %), et une moindre richesse taxinomique 12 contre 14 familles en site témoin. Cependant le groupe des Theridiidae représente la famille dominante en maquis non infesté et infesté, avec une contribution relative à la communauté respective de 35,2 % et 39,4 %, alors que l'effectif relatif se maintient (la différence de situation apparaît neutre pour cette famille). Le peuplement du site témoin apparaît plus équilibré avec une distribution régulière des abondances relatives des principales familles présentes (Salticidae, Hanhiidae, Clubionidea, Dipluridae, Anapidae Theridiosomatidae, classées par abondance décroissante). Dans le peuplement infesté, 2 groupes connaissent une progression sensible de leur effectif les Hanhiidae et les Clubionidae avec une progression de leur contribution relative à la communauté (respectivement 18,89 % et 15 % contre 10 %). Globalement, le peuplement échantillonné en situation envahie apparaît moins équilibré. Les autres familles présentent une distribution de leurs abondances relatives beaucoup moins régulière par rapport aux groupes dominants et plutôt marquées par des

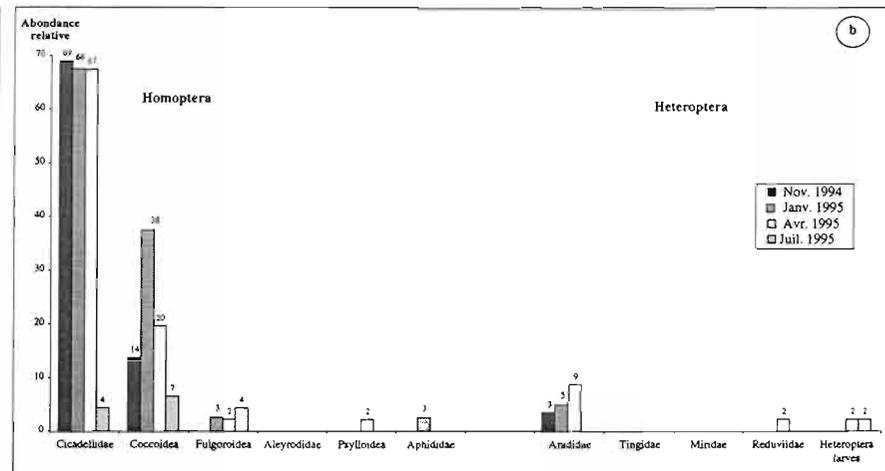
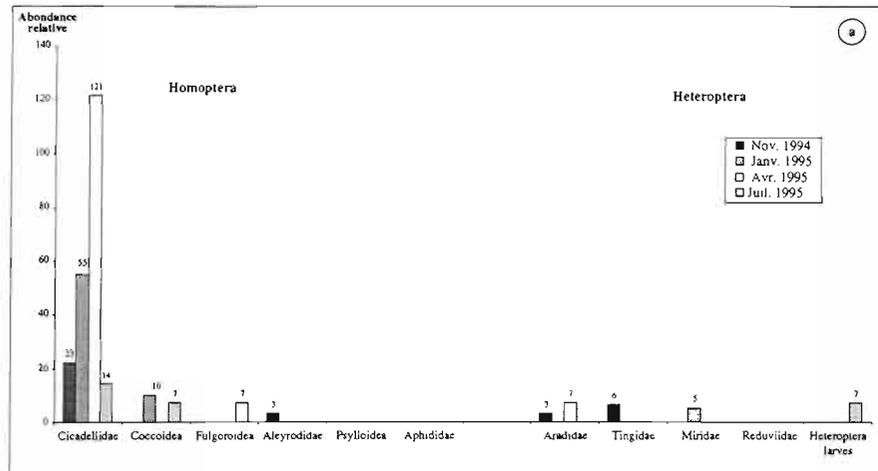


Figure 115 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différentes familles d'hémiptères récoltées en maquis minier (a) en absence de *W. auropunctata*, (b) en présence de *W. auropunctata*

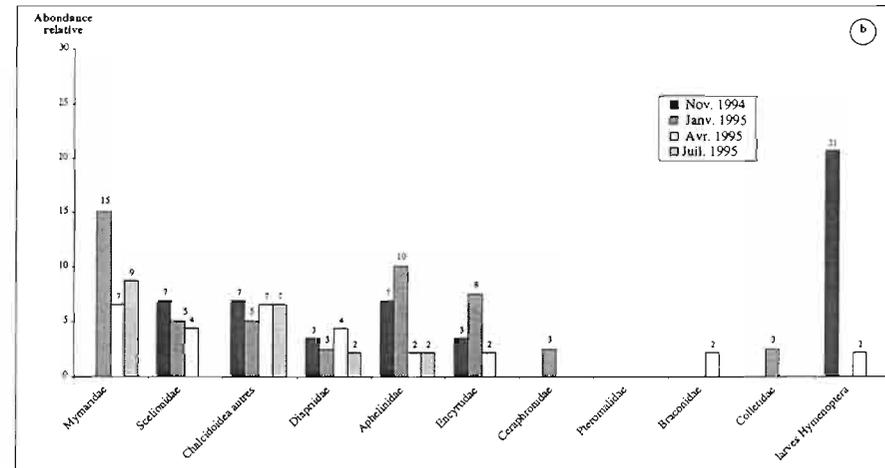
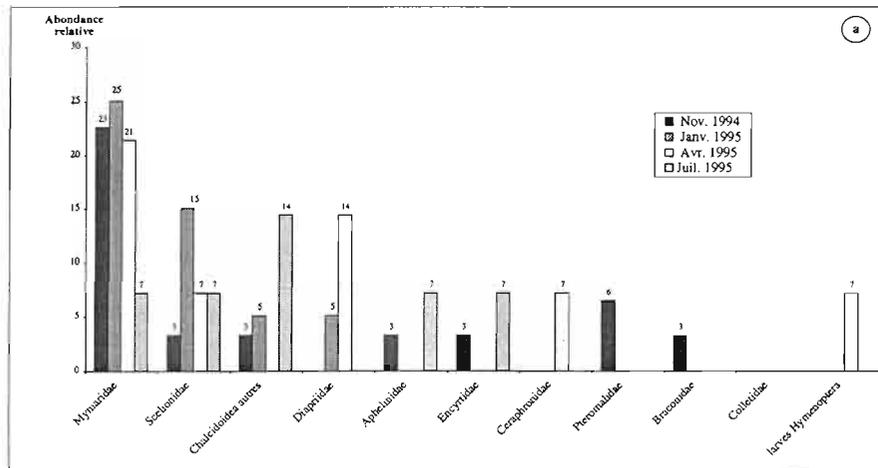


Figure 114 : Evolution saisonnière des effectifs capturés pour les différentes familles d'hyménoptères récoltées en maquis minier (a) en absence de *W. auropunctata*, (b) en présence de *W. auropunctata*

effectifs relatifs faibles. Ces variations d'effectifs relatifs sont difficiles à discuter compte tenu de la faiblesse des valeurs. L'absence des Araneidae et la présence de Gnaphosidae et de Tetragnathiidae en situation infestée ne peuvent être considérées comme significatives. Par contre, la disparition des 2 familles de mygalomorphes (Dipluridae et Barychelidae) dans le site infesté apparaît significative d'un effet de l'infestation par l'envahisseur, même si la tendance est plus marquée pour les Dipluridae dont l'abondance relative est beaucoup plus forte. Par rapport à la situation observée en forêt dense humide, on note une dominance des 2 mêmes familles Theridiidae et Clubionidae. Les Gnaphosidae apparaissent également comme un groupe mineur à la différence de la forêt sclérophylle. Par contre, les Hanhiidae comme en forêt sclérophylle et à la différence de la forêt dense semblent légèrement plus abondants dans la situation infestée.

**Les coléoptères** (Figure 111). La faune capturée est peu abondante dans nos échantillons à l'instar de ce qui a déjà été observé en forêt sclérophylle. D'un point de vue richesse taxinomique, on observe 16 familles et 18 familles respectivement en situations témoin et infestée. Pour la plupart des groupes, on ne peut tirer de conclusions du fait de leur faible représentativité dans les 2 sites. Néanmoins la variation globale montre une augmentation de l'effectif total relatif dans le site infesté. Ceci est dû à l'augmentation de la contribution de quelques groupes : Scarabeidae *Anonthobium sp.*, Phalacridae et Ciidae (classés par abondance relative décroissante). Les Phalacridae ont un effectif différent seulement en avril. On note que les *Anonthobium sp.* ne sont présents que dans la situation infestée, où ils constituent le groupe dominant du peuplement (contribution relative à la faune des coléoptères récoltés : 38,5 %). Pour ce groupe, on remarque que la contribution est essentiellement due à un pic d'abondance saisonnier (janvier, ils contribuent alors pour 46 % des coléoptères capturés à cette saison). Une autre différence sensible entre les 2 situations, est la dominance du peuplement récolté en situation témoin par les larves de Cryptocephalinae qui y représentent 47 % des coléoptères récoltés. En site infesté, il y a une réduction sensible de leur abondance en novembre et janvier. Leur contribution globale à la communauté des coléoptères en site infesté est alors de 13 %.

**Les diptères** (Figure 112). L'effectif total capturé dans les 2 situations est peu différent. La plupart des groupes sont relativement stables. Mais d'une station à l'autre, on note des variations de la contribution des Phoridae, Sciaridae et Psychodidae. Ces 3 groupes sont les familles dominantes dans les 2 peuplements échantillonnés. Les Phoridae et Sciaridae connaissent une augmentation respective de leur effectif de 25 % et 20 % entre situation non envahie et envahie, alors que les Psychodidae montrent une réduction de 40 % entre sites non infesté et infesté. Mais, on remarque que les différences sont parfois nettes pour certaines saisons. Ainsi pour les Sciaridae, ils présentent dans les 2 stations 2 maxima d'abondance (novembre et juillet) avec un minimum en janvier mais dans le site envahi, le pic de novembre est réduit par rapport à celui observé en maquis non infesté (moitié moins), alors qu'en juillet le pic d'abondance est beaucoup plus fort en situation envahie (45 % en plus). Ce qui laisse penser que le niveau d'identification des taxa à la famille n'est pas

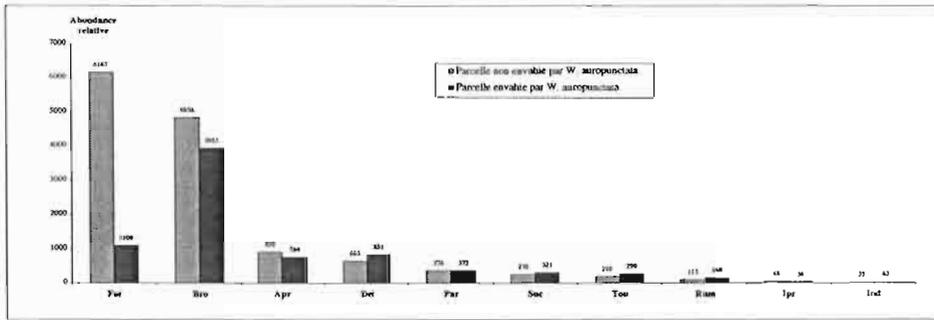


Figure 117 : Effectifs capturés pour les différentes guildes trophiques participant aux peuplements de maquis minier envahie et non envahie par *W. auropunctata* (*W. auropunctata* exclue)

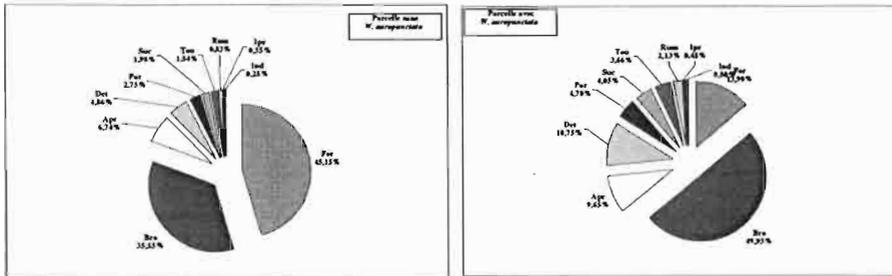


Figure 118 : Contribution relative des différentes guildes trophiques (*W. auropunctata* exclue) aux peuplements capturés en maquis minier, en présence et en absence de *W. auropunctata*

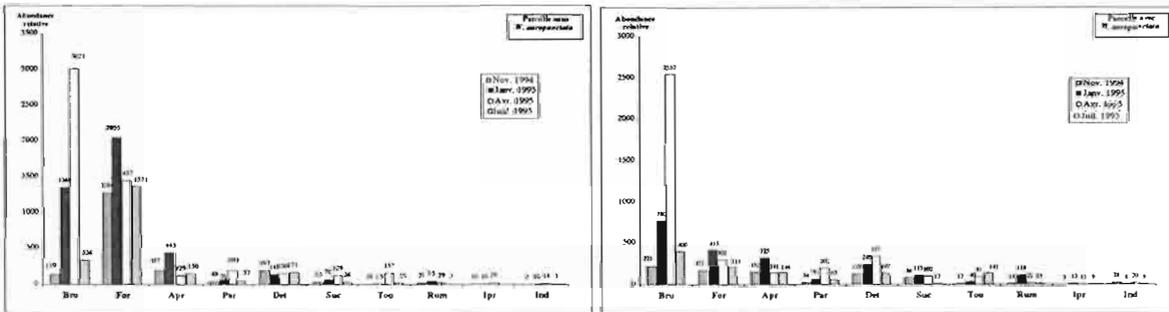


Figure 119 : Variations saisonnières des effectifs capturés pour les différentes guildes trophiques (*W. auropunctata* exclue) des peuplements d'invertébrés de maquis minier envahi et non envahi par *W. auropunctata*

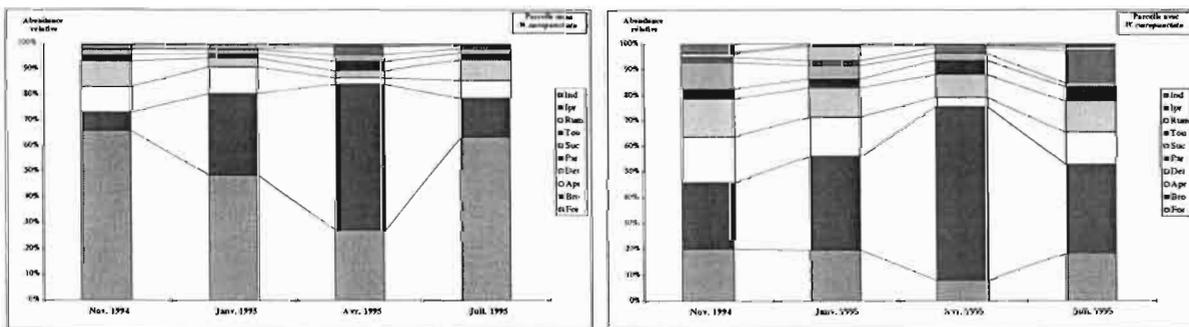


Figure 120 : Variations de la contribution relative des différentes guildes trophiques (*W. auropunctata* exclue) des peuplements d'invertébrés de maquis minier envahi et non envahi par *W. auropunctata*

suffisamment précis pour commenter ces variations (au sein d'un même groupe taxinomique, il y a des espèces saisonnières avec des tendances différentes entre les 2 stations).

**Les hémiptères** (Figure 113). On remarque que le peuplement non infesté est caractérisé par la dominance des Cicadellidae (78,8 % des hémiptères récoltés) alors que tous les autres groupes apparaissent rares (moins de 7 % au maximum du total récolté). Dans le maquis envahi, on trouve 2 groupes dominants : les Cicadellidae qui maintiennent leur effectif, avec une contribution relative restreinte (64,5 %) du fait d'une augmentation de l'effectif récolté des Coccoidea (+ 80 %). Leur contribution au total des hémiptères récoltés est de 23,8 %. Tous les autres groupes restent rares. On remarque que les Coccoidea sont essentiellement représentés par un maximum d'abondance en janvier-avril. Les effectifs des Cicadellidae sont complètement différents saison par saison, même si le total reste stable. L'effectif croît jusqu'en avril puis chute en juillet dans la parcelle non infestée, alors que l'effectif est stable entre novembre et avril avant de chuter en juillet dans le site infesté. Ces profils d'évolution d'abondance bien différents laissent présager que ce ne sont pas les mêmes espèces qui contribuent le plus dans chacune des situations (certaines sont donc directement ou indirectement favorisées ou défavorisées par *W. auropunctata*). Cependant, les mêmes réserves que celles faites précédemment s'appliquent : la surface du sol n'est pas le compartiment le plus fréquenté par la plupart des groupes d'Hémiptères, les pièges d'interception au sol utilisés ne donnant pas, dans ce cas, une image fidèle de cette communauté d'arthropodes.

**Les hyménoptères** (Figure 114). On constate une légère réduction de l'effectif total en station infestée. Le peuplement non infesté apparaît dominé par les Mymaridae (39% du total collecté). Le reste de la communauté est équilibrée avec une répartition régulière des abondances entre les principales familles présentes. Dans la situation infestée, on constate une diminution des 2 groupes les plus représentés dans l'autre site, avec une réduction de l'effectif 61 % pour les Mymaridae et 51 % pour les Scelionidae. Néanmoins les Mymaridae restent la famille la plus représentée même si la contribution au total récolté est réduite 20,7 %. Les autres varient peu même si les autres Chalcidoidea et les Aphelinidae connaissent de légères augmentations de leur abondance et participent plus au peuplement récolté (respectivement 16,8 % et 14,2 % contre 11,8 % et 5,1 %). On note cependant que le niveau d'identification taxinomique de la famille n'est pas le plus pertinent pour commenter les variations. Ainsi pour les Mymaridae, dans la parcelle envahie, ils sont absents en novembre et présentent un pic d'abondance beaucoup plus faible en avril. De même pour les Scelionidae, on observe la disparition en situation infestée du pic d'abondance de janvier alors que pour les autres Chalcidoidea, il y a réduction du pic d'abondance de juillet et ils sont présents en janvier contrairement à la situation témoin. On ne commente pas l'abondance différente des larves qui semblent être des larves de Formicidae.

**Tableau 21** :  $\beta$  diversité entre les communautés de Formicidae échantillonnées au sol (selon indice de Jacquard)

	Pin SWa	Pin Wa	Kog SWa	Kog Wa	Maq SWa	Maq Wa
Pin Swa	1	0,174	0,096	0,190	0,242	0,282
Pin Wa		1	0,000	0,061	0,130	0,182
Kog Swa			1	0,444	0,333	0,273
Kog Wa				1	0,400	0,441
Maq Swa					1	0,739
Maq Wa						1

Swa : Sans *W. auropunctata*, Wa : avec *W. auropunctata*

Pin : forêt sclérophylle, ; Kog : forêt dense humide, Maq : maquis minier

(3) Approche fonctionnelle des peuplements

(a) Structure trophique générale

Comme dans le cas des habitats forestiers étudiés précédemment, nous avons d'abord analysé la structure fonctionnelle globale du peuplement telle qu'elle apparaît lorsqu'on somme les 4 échantillons saisonniers en un seul échantillon (Figures 117 et 118).

Au plan de la structure trophique, le peuplement témoin échantillonné en maquis minier, se caractérise par une dominance des Formicidae et des brouteurs d'épiphytes (plus de 80% des effectifs). Les autres groupes sont mineurs sauf les prédateurs non-insectes qui apparaissent avoir le rang de groupe accessoire pour la structure fonctionnelle. Les phytophages broyeur (rum) et les insectes prédateurs sont quasi-inexistants d'un point de vue de l'organisation trophique du peuplement.

En situation envahie, 3 groupes montrent des variations sensibles de contribution à la structure observée (Figures 117, 118) : les prédateurs non-insectes (en raison de la stabilité de l'effectif capturé), les détritiphages qui montrent une augmentation très sensible de leur effectif et les fourmis qui régressent fortement. Les brouteurs d'épiphytes avec une faible réduction de leur effectif restent la guildes majoritaire et exercent proportionnellement une plus grande dominance sur la structure fonctionnelle du fait de la réduction globale de l'effectif de la faune. Tous les autres guildes fluctuent dans des proportions faibles mais qui se soldent par un léger accroissement de la contribution de toutes les guildes mineures (parasites, phytophages suceurs de sève, phytophages broyeur et touristes), à l'exception des insectes prédateurs. La structure trophique apparaît de ce fait un peu plus équilibrée. Malgré l'effondrement de leur effectif, la guildes des fourmis représente encore une contribution non négligeable à la structure trophique du peuplement du maquis infesté (lorsqu'on exclue de l'analyse *W. auropunctata*). La tendance est à la réduction de l'effectif de la majorité des catégories, indépendamment des variations des contributions relatives, ne doit, cependant, pas être neutre pour l'écosystème et plus particulièrement sur la disponibilité des ressources.

(b) Variation saisonnière

En ce qui concerne la variabilité inter-saisonnière de la structure fonctionnelle (Figures 119, 120), on remarque de notables fluctuations au cours des saisons dans la station témoin. Les 2 groupes dominants alternent : la guildes des fourmis domine la structure fonctionnelle en novembre et en juillet alors que les brouteurs d'épiphyte sont codominants en janvier et dominant la structure en avril. On peut même observer une certaine symétrie, les uns dominant quand les autres sont au minimum. Toutes les autres guildes montrent des fluctuations d'effectif, mais qui sont peu significatives et chacune conserve globalement la même contribution à la structure fonctionnelle de la communauté. En situation infestée, les fluctuations sont différentes. En effet, les brouteurs d'épiphytes montrent le même pattern de variations qu'en site témoin, mais ils sont dominants dans la

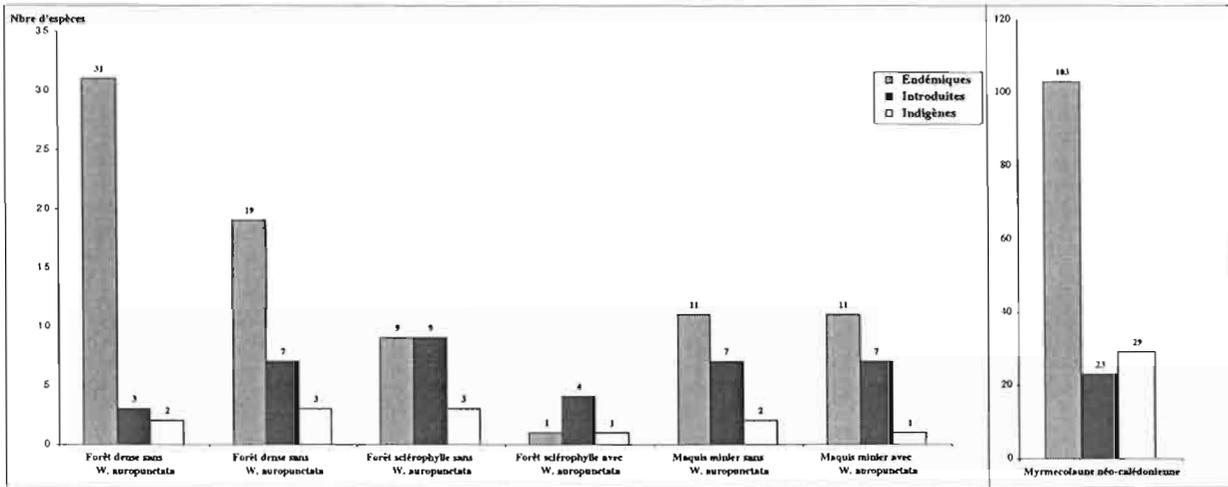


Figure 120 bis' : Diversité comparée de la myrmécofaune échantillonnée au sol dans les différents habitats étudiés

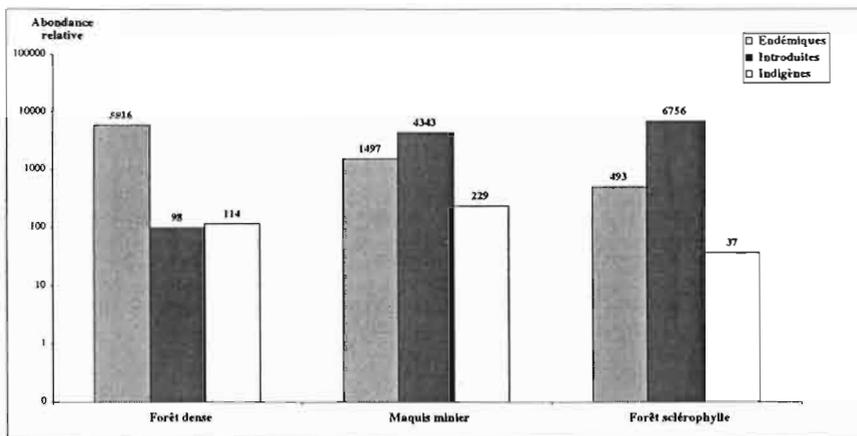


Figure 120 bis'' : Abondance relative comparée de la myrmécofaune échantillonnée au sol dans les différents habitats étudiés sans *W. auropunctata*

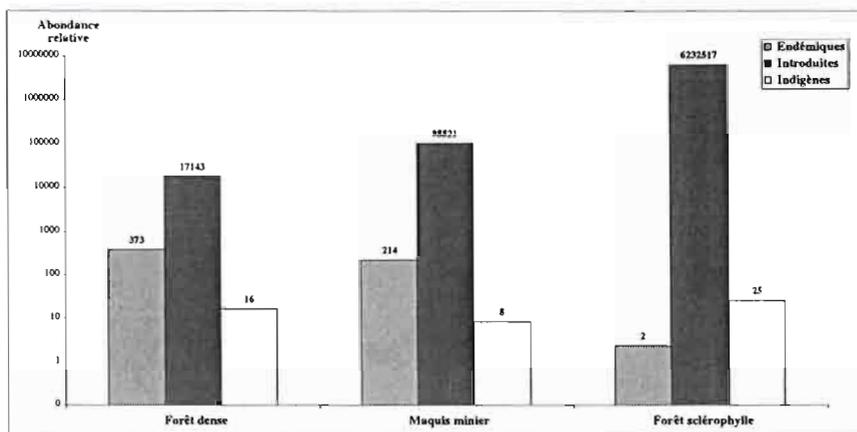


Figure 120 bis''' : Abondance relative comparée de la myrmécofaune échantillonnée au sol dans les différents habitats étudiés en présence de *W. auropunctata*

structure trophique à toute saison. La guildes des Fourmis est réduite, mais ne disparaît pas et se comporte comme un groupe accessoire pour la structure, sauf en avril où elle est très peu représentée. Les prédateurs non-insectes et les détritiphages se comportent comme des groupes accessoires à toutes les saisons sauf en avril où l'on observe une dominance extrême des brouteurs d'épiphytes. De la même façon, les touristes sont un groupe mineur sauf en juillet où ils ont un rôle de groupe accessoire et contribuent au même niveau que les Fourmis, les prédateurs non-insectes et les détritiphages. Toutes les autres guildes montrent des fluctuations d'effectif, mais qui sont peu significatives et chacune conserve globalement la même contribution à la structure fonctionnelle de la communauté.

On observe donc l'existence de deux organisations fonctionnelles relativement différentes et qui nous renvoient à une exploitation différente des ressources disponibles du milieu par la faune présente.

### 3. Discussion de l'impact au sol

Afin d'avoir une vue plus analytique de la distribution des taxa de fourmis et d'arthropodes dans les différents habitats, nous avons réalisé des analyses factorielles de correspondance. Après sélection des taxa dont la contribution aux axes est  $> 1\%$ , nous avons réalisé à nouveau les analyses. Pour celles qui concernent la faune globale (total annuel), 20 taxa de fourmis et 30 taxa d'invertébrés ont été conservés. Par contre pour celles relatives aux variations inter-saisonnières, 23 taxa de Formicidae et 34 taxa d'invertébrés ont été conservés. Malheureusement, les projections des taxa et des stations dans les plans factoriels obtenus au cours de l'analyse, donnent des cartes factorielles peu lisibles, ni explicatives. Nous ne les avons pas présentées ici. Néanmoins, on trouvera en annexes les descriptions des caractéristiques de ces AFC (contributions des axes et des facteurs aux axes).

*Wasmannia auropunctata* ne connaît pas un succès identique dans les 3 milieux étudiés. Néanmoins, on retrouve une même constante : le compartiment myrmécologique apparaît le plus perturbé. La comparaison des communautés de Formicidae au niveau du sol (Figures 120 bis et 120 ter) permet d'observer de nettes différences selon l'habitat (tant du point de vue richesse que diversité).

Le Tableau 21 permet de comparer la  $\beta$  diversité des Formicidae (la diversité inter-communautés) : à l'exception des myrmécofaunes de maquis, elles ont peu de convergence entre elles. La forte similitude entre les 2 peuplements de maquis peut être le résultat d'un artefact : en effet, les 2 parcelles ont été définies le long d'un gradient d'infestation, or au niveau de la zone de front, il existe une cohabitation possible des natives avec l'envahisseur. La présence même faible de *W. auropunctata* dans un prélèvement, conduit à intégrer ce prélèvement dans la catégorie " zone envahie ".

La diversité apparaît plus forte en forêt dense, où elle est la plus représentative de la faune myrmécologique de Nouvelle-Calédonie. Les peuplements myrmécologiques des

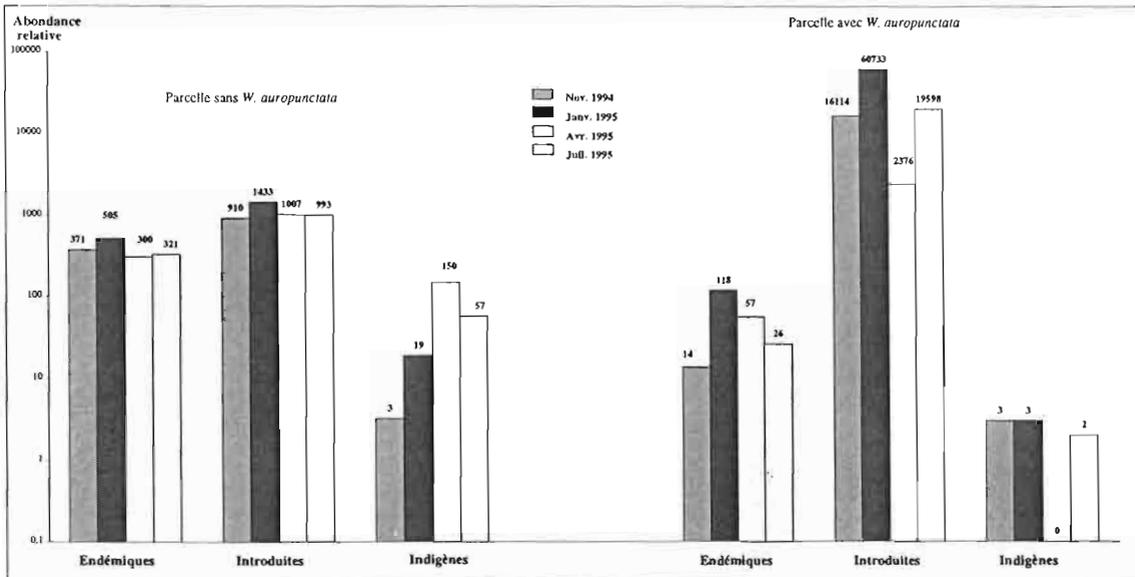


Figure 120 ter' : Evolution au sol, au cours des saisons des captures d'endémiques, introduites et indigènes en maquis minier

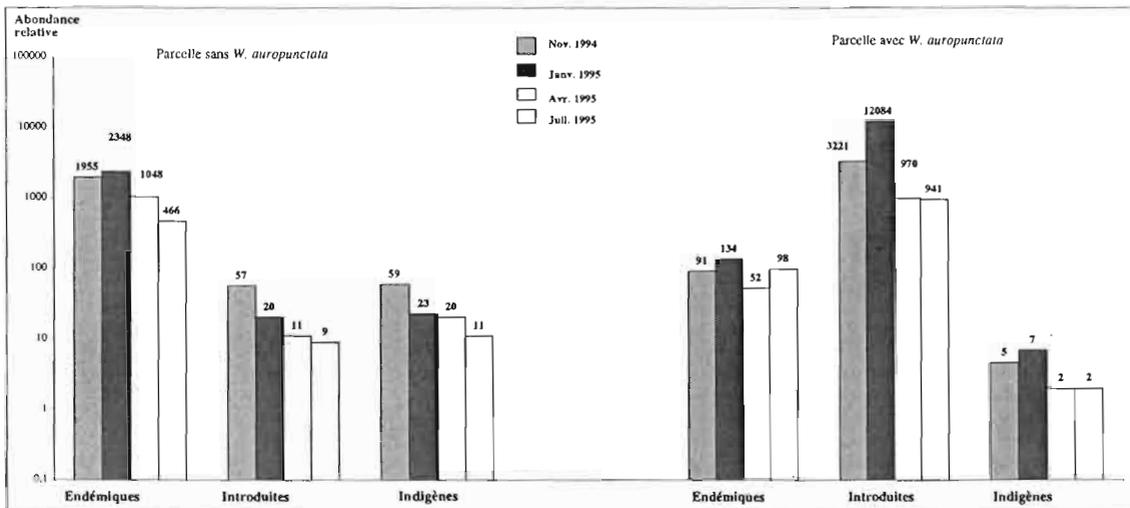


Figure 120 ter'' : Evolution au sol, au cours des saisons des captures d'endémiques, introduites et indigènes en forêt dense

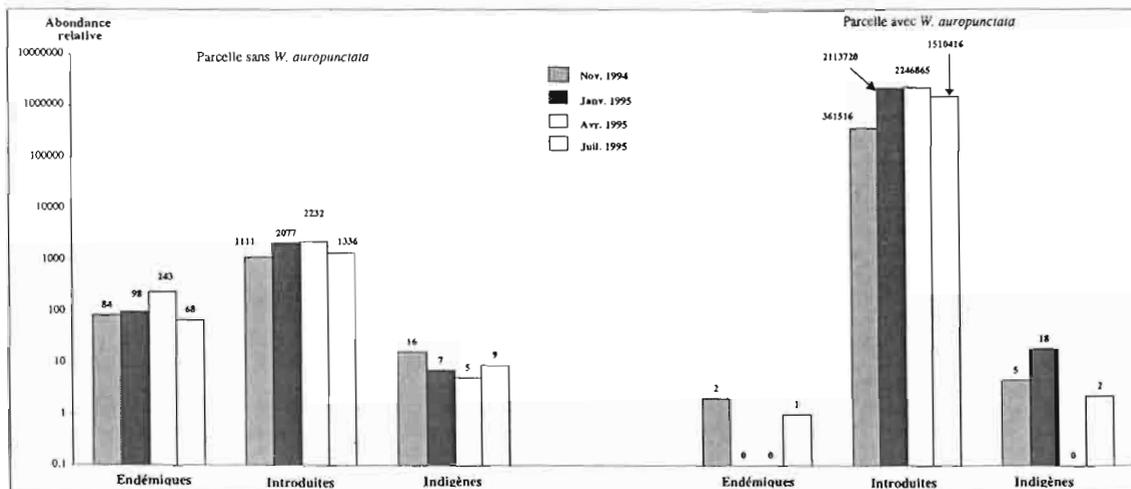


Figure 120 ter''' : Evolution au sol, au cours des saisons des captures d'endémiques, introduites et indigènes en forêt sclérophylle

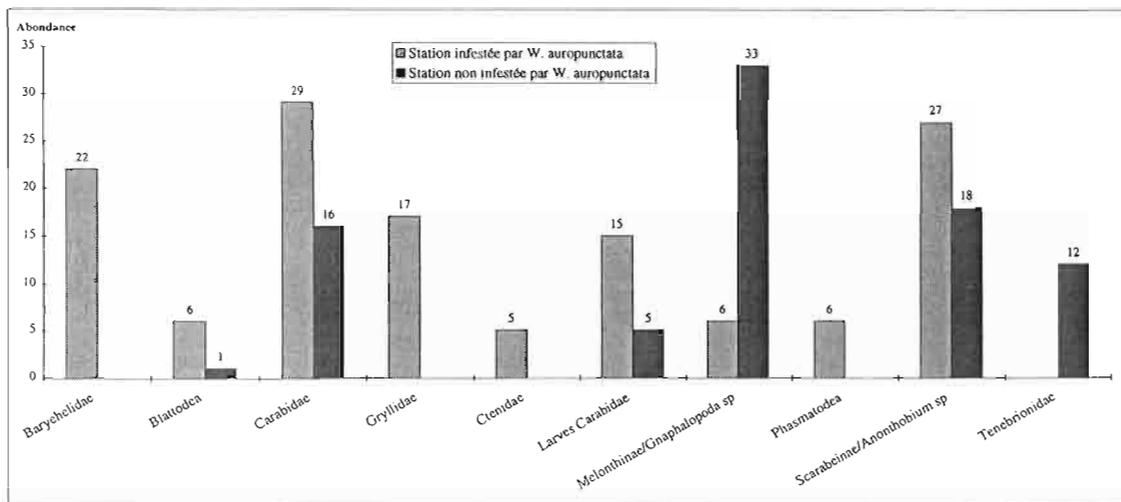


Figure 120 A : Récapitulatif des captures de macro-arthropodes (taille > 1cm) capturés au cours de l'échantillonnage des reptiles au sol

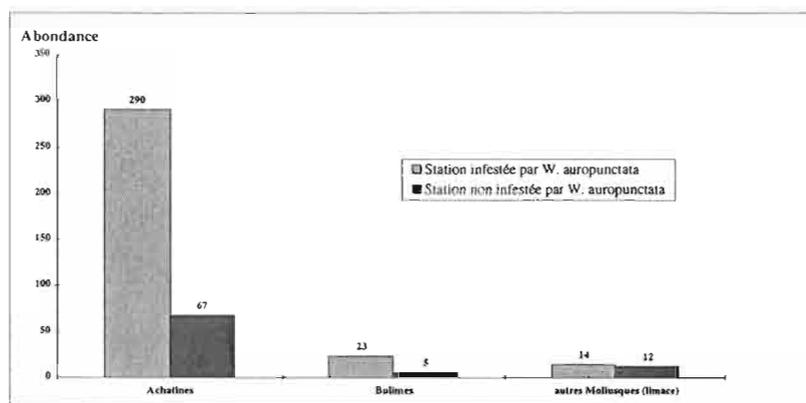


Figure 120 B : Comparaison des effectifs de mollusques capturés au cours de l'échantillonnage des reptiles au sol

maquis et de la forêt sclérophylle semblent appauvris par rapport au milieu de forêt dense et contribue moins à l'originalité de la myrmécofaune néo-calédonienne. Ces 2 peuplements sont marqués, en outre, par une contribution non négligeable des introduites.

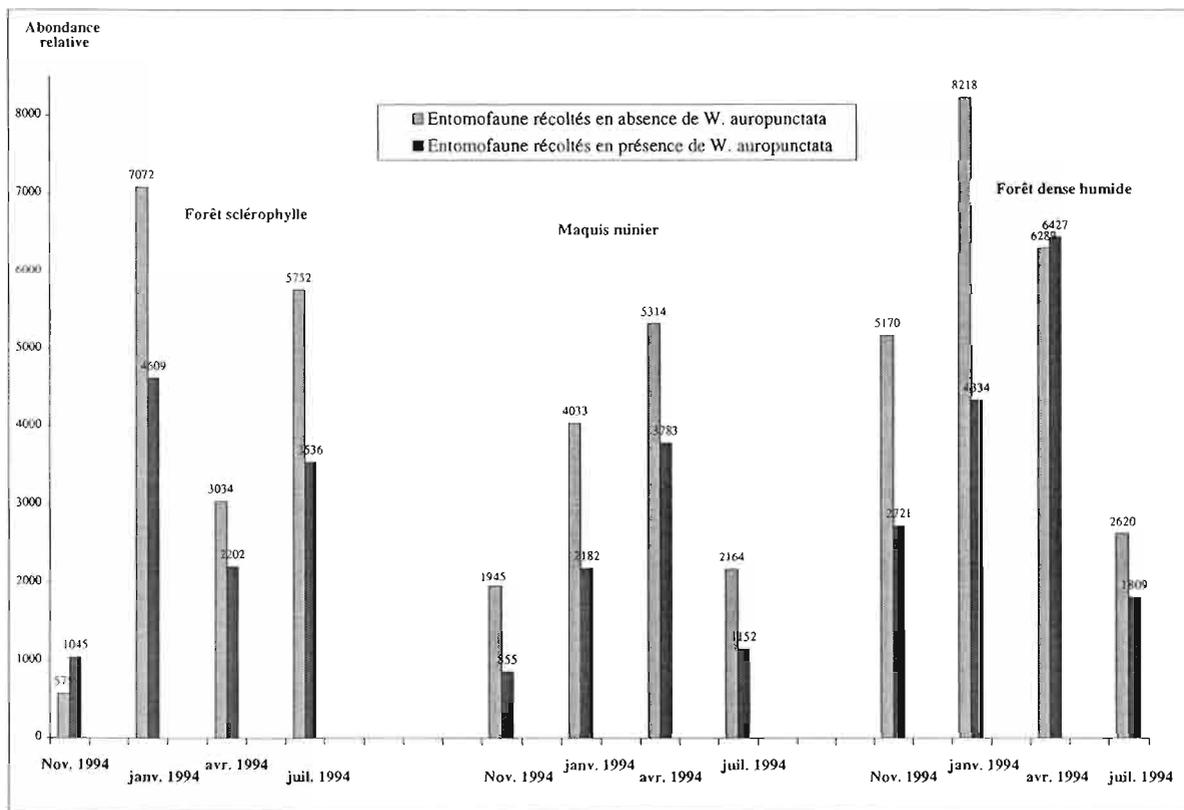
Globalement les myrmécofaunes explorées apparaissent pauvres par rapport à celles recensées dans d'autres habitats naturels de la zone tropicale (Fittkau et Klinge 1973, Room 1975, Lévieux 1982, Lévieux et Diomande 1985, Reichel et Andersen 1996, Bruhl *et al.* 1998). Cependant, les Formicidae occupent une place prépondérante dans les communautés échantillonnées, elles représentent 31,76 % de la faune récoltée en forêt sclérophylle, 45,15 % de celle récoltée en maquis sur ultrabasique et 26,41 % de celle récoltée en forêt dense.

Malgré ces 3 contextes différents tant de conditions de milieux que de compositions myrmécologiques, *W. auropunctata* connaît un même succès colonisateur : elle domine numériquement la myrmécofaune à toutes les saisons d'échantillonnage et il y a une régression des effectifs et du nombre d'espèces présentes. *W. auropunctata* remplace les espèces natives et le nombre d'individus récoltés est toujours largement supérieur à la somme des effectifs des autres Formicidae, y compris en situation non infestée (ou au plus du même ordre de grandeur comme en avril en forêt dense humide sur ultrabasique).

Cependant l'ampleur du succès est variable d'un habitat à l'autre. Il existe un contraste très net entre les milieux sur ultrabasique et l'habitat sclérophylle. Dans les premiers, les pullulations sont moindres et *W. auropunctata* apparaît moins exclusive alors que dans le dernier milieu, la dominance est extrême. On peut même considérer que l'espèce détourne les ressources du milieu à ses seules fins, puisque plus de 99 % de la faune récoltée sont des individus de *W. auropunctata*.

D'un point de vue fonctionnel, la dominance de *W. auropunctata* apparaît comme une monopolisation de la niche dévolue aux fourmis. Plus particulièrement en forêt sclérophylle, la biomasse représentée par *W. auropunctata* excède largement celle des autres Formicidae y compris celle observée dans la parcelle non envahie. Cela semble indiquer, dans les milieux sclérophylles, une sous-utilisation des ressources disponibles par les communautés animales. *Wasmannia auropunctata* par son opportunisme exploiterait une gamme de ressources étendues mais délaissées ou moins bien utilisées par la faune autochtone (qui pourrait être expliqué par le contexte insulaire et la disharmonie associée à ce contexte).

Aux Galapagos, des processus analogues d'exclusion de la myrmécofaune native ont été observés par Silberglied (1972), Clark *et al.* (1982), Lubin (1984), Meier (1985a, b, 1994). Selon Lubin (1984) au moins 17 des 28 espèces de fourmis des Galapagos sont affectées, et en particulier les espèces endémiques (*Cylindromyrmex sp.*, *Myrmelachista sp.* et *Camponotus sp.*). Lorsque les populations de l'envahisseur sont très nombreuses, seules subsistent les espèces qui ne présentent pas de chevauchement pour l'utilisation de ressources (4 espèces hypogées : 2 *Solenopsis spp.* *Hypoconera sp.* et *Strumigenys louisianae*). Par contre, il existe souvent une cohabitation plus ou moins transitoire aux marges de l'invasion (Clark *et al.* 1982, Lubin 1984, Meier 1994).



**Figure 120'''** : Abondance relative comparée de l'entomofaune échantillonnée au sol dans les différents habitats étudiés avec et sans *W.auropunctata*

De même, au Cameroun, Bruneau de Miré (1969) rapporte en plantations de cacao, à partir de prélèvement obtenus par *fogging*, l'exclusion de populations de *Crematogaster sp.* mais pas de celles des fourmis dominantes de grande taille : *Oecophylla sp.*, *Polyrachis sp.*, *Myrmicaria sp.* ou *Camponotus sp.*

Parmi les espèces qui se maintiennent en Nouvelle-Calédonie, la plupart sont des introduites (*Brachymyrmex obscurior*, *Cardiocondyla emeryi*, *Monomorium floricola*, *Paratrechina minutula*, *Paratrechina longicornis*) ou alors il s'agit de fourmis hypogées comme *Solenopsis papuana*, *Strumigenys spp.*, *Eurhopalothrix caledonica*, *Oligomyrmex sodalis*, *Hypoponera spp.* ou alors d'espèces arboricoles comme *Iridomyrmex calvus*, *Polyrachis guerini* ou *Camponotus spp.* En Amérique tropicale, d'autres hypogées ont été observées se déplaçant au milieu de colonnes de *W. auropunctata* comme *Smithistruma margaritae* sur l'île de Trinidad (Deyrup 1997), ou ont été prélevées en sa présence, comme *Eurhopalothrix floridana* en Floride (Deyrup *et al.* 1997).

Certains auteurs (Jusino-Atrino et Sherman 1994, Suarez *et al.* 1998, Holway 1998b) ont établi les conditions permettant à certaines fourmis natives de cohabiter avec une *tramp species* (*S. invicta* au Texas et *L. humile* en Californie). Elles présentent des caractéristiques qui évitent un chevauchement de préférences écologiques, ou de probabilités de rencontres. Par exemple, lorsque les espèces natives fourragent à très court terme autour de leur nid, une petite surface leur permet de maintenir des populations (comme dans le cas de *Solenopsis molesta*) ou alors lorsqu'il existe une partition temporelle de la niche écologique (comme avec *Prenolepis imparis* en Californie qui a un maximum d'activité pendant la période de l'année où *L. humile* présente un niveau minimum d'activité) ou alors lorsque les fourmis appartiennent à un autre compartiment non utilisé par l'envahisseur comme dans le cas de la faune hypogée (par exemple *Leptothorax andrei* avec *L. humile*).

Malheureusement, dans le cas de la plupart des espèces néo-calédoniennes, on manque d'informations sur leur biologie et il est difficile de donner une explication simple pour leur maintien. En forêt sclérophylle, là où la dominance est exacerbée, on peut remarquer que les espèces qui se maintiennent sont d'une taille comparable mais beaucoup plus rapide dans leur déplacement (*Brachymyrmex obscurior*, *Ochetellus glaber.*), ce qui peut sans doute expliquer leur maintien, au moins à faible densité.

Des tels processus d'exclusion de la faune myrmécologique et de différents arthropodes sont également observés avec d'autres *tramp species* dans différentes régions du monde : dans le Sud-Est des États-Unis, concernant *Solenopsis invicta* (Porter et Savignano 1990, Vinson 1991, 1994, Jusino-Atrino et Sherman 1994, Wojcik 1994, Vinson 1997) ; *Linepithema humile* à Hawaï (Cole *et al.* 1992, Gillepsie et Reimer 1993, Wetterer *et al.* 1998a), en Californie (Ward 1987, Human et Gordon 1997, Holway 1998b), *Pheidole megacephala* au Brésil (Fowler *et al.* 1994) et en Australie (Andersen et Reichel 1996, Hofmann *et al.* 1999), *Paratrechina longicornis* (Fowler *et al.* 1994), *Anoplolepis gracilipes* aux Seychelles (Haines et Haines 1978, Haines *et al.* 1994) ou *Paratrechina fulva* (Zenner Polonia 1990, 1994).

Parmi les mécanismes susceptibles d'expliquer la dominance de *W. auropunctata* sur les faunes de Formicidae : la compétition pour la nourriture est la plus probable. En effet, selon Hölldobler et Wilson (1990), les communautés de fourmis sont structurées par la compétition entre guildes de fourrageage (donc de nourriture). Dans la faune locale, il y a très peu de chances d'avoir des espèces avec des requêtes identiques pour les sites de nidifications et aucune chance de partager des ennemis communs (du fait de la translocation de continents).

Pour expliquer l'élimination de la myrmécofaune autochtone, en plus de l'agressivité exacerbée de *W. auropunctata* à l'encontre des autres fourmis (Clark *et al.* 1982, Lubin 1984, Meier 1994), on peut imaginer une réduction du fourrageage des autres Formicidae dans les zones envahies. Les effectifs abondants de l'envahisseur accroissent les chances de rencontres avec des fourrageurs de *W. auropunctata*. L'occurrence de rencontres neutres (sans agression) pourrait entraîner le retrait des aires explorées par les autres espèces, comme cela a été proposé dans le cas de l'invasion de la Californie par *L. humile* (Holway 1999, Human et Gordon 1999). Cette réponse pourrait être adaptative : il y aurait une réduction du fourrageage sous l'effet du risque de prédation (capacité à estimer le risque) et cela pourrait se solder par une restriction de l'approvisionnement vers certaines ressources, vers un espace exploité plus réduit ou alors un déplacement vers des zones non infestées. Des observations de ce type existent à propos des interactions entre colonies de *Pogonomyrmex sp.* (Ryti et Case 1988) et de *Formica sp.* (Vepsäläinen et Savolainen 1990). Cela pourrait être plus sensible pour les espèces épigées, capables de fourrager au sol et dans la végétation (*Iridomyrmex calvus*, *Ochetellus glaber*). Sous ces conditions de compétition, elles pourraient privilégier un fourrageage dans la végétation, là où la pression de *W. auropunctata* est moindre, réduisant les risques d'interférences. On ne peut non plus exclure l'implication de substances chimiques permettant le maintien de certaines espèces en présence de l'envahisseur, comme cela a été proposé pour expliquer le maintien de *Prenolepis imparis* en présence de *L. humile* en Californie (Suarez *et al.* 1998).

Par ailleurs, Davidson (1998) propose un mécanisme évolutif pour expliquer le maintien des assemblages de Formicidae reposant sur un équilibre entre les capacités de compétition d'interférence (au sens de dominance comportementale lors de rencontres, et donc de la capacité à dominer une ressource découverte) et de compétition d'exploitation (découverte et exploitation d'une ressource avant que les compétiteurs puissent l'exploiter). Ainsi, Holway (1999), Holway et Suarez (1999), Human et Gordon (1996, 1999) proposent d'expliquer le succès de *Linepithema humile* et plus largement celui des *tramp species* par la capacité de ces espèces à briser cet équilibre évolutif. La translocation de continent permet d'échapper aux ennemis naturels qui contrôlent les capacités de dominance (équilibre entre susceptibilité aux ennemis naturels et dominance comportementale), le recrutement de nouvelles ouvrières par exemple attirent des parasites (Phoridae) dont la présence induit un retrait des ouvrières donc réduit les chances de monopoliser et de dominer une ressource découverte (Davidson 1998).

La dominance comportementale pourrait être corrélée à une dominance numérique, comme dans le cas de *L. humile* en Californie (Holway 1999, Human et Gordon 1999). Cet avantage numérique s'illustre également chez la fourmi de feu, où il existe une plus grande capacité de la forme polygyne à exclure les fourmis natives par rapport à la forme monogyne (Savignano et Porter 1990). Holway *et al.* (1998) insistent sur l'importance de l'unicolonialité dans un tel processus. Holway (1998b) observe que ce n'est pas la richesse spécifique de la communauté mais l'abondance des autres fourmis dans le milieu (indépendamment de l'espèce) qui module l'intensité de l'invasion et la résistance compétitive des communautés de Formicidae. Ce qui va à l'encontre de la théorie de la résistance biotique proposé par Elton (1958) et qui considère qu'une communauté riche en espèces doit mieux se défendre qu'une communauté plus pauvre. Clark *et al.* (1982) ou Meier (1994) ont mis en évidence les capacités de compétition d'interférence et d'exploitation de *W. auropunctata*, mais ils n'ont pas intégré cette notion de dominance numérique des communautés.

En ce qui concerne l'évolution des effectifs capturés pour les autres invertébrés en présence de l'envahisseur, ils sont toujours plus faibles qu'en situation témoin, à l'exception des récoltes d'avril en forêt dense où les effectifs capturés sont du même ordre de grandeur (phénomène de compensation par le relâchement de la pression de *W. auropunctata* et plus généralement des Formicidae sur la communauté ?). Mais à cette saison, la majeure partie de l'abondance est constituée par les collemboles, qui pourrait résulter d'une pullulation ponctuelle qui masque la structure générale. Cependant la faune de forêt dense apparaît plus abondante et plus diversifiée (figure 120''') par rapport à la forêt sclérophylle et au maquis minier, tant au niveau de la faune des Formicidae que de la faune globale des invertébrés.

Lorsqu'on exclut les Formicidae et qu'on regarde les effectifs annuels récoltés, il y a une réduction de plus de 57 % de la faune invertébrée récoltée en forêt sclérophylle, de plus de 12 % en forêt dense humide plus de 10 % en maquis sur ultrabasique.

En forêt dense, malgré une domination numérique du peuplement myrmécologique, les variations d'abondances de la faune récoltée entre les 2 parcelles ne peuvent être expliquées seulement par la présence de *W. auropunctata*. L'effet de *W. auropunctata* ne peut être individualisé d'un effet lisière. Dans ce type de milieu fermé, on trouve une certaine convergence avec la situation observée en Amérique tropicale où souvent *W. auropunctata* est abondante au niveau des zones d'interfaces (zones de clairières ou de chablis, zones le long des cours d'eau, lisières...) avec atténuation des densités à mesure que l'on s'enfonce dans le milieu (Mountinho *et al.* 1993, Majer *et al.* 1997, Fourcassié comm. pers.), même si les densités observées en région d'introduction apparaissent plus importantes (voir chapitre 2).

Par contre, on observe une extrême dominance en forêt sclérophylle, où elle occupe une place d'espèce clé de voûte ("keystone species") pour la communauté (Bond 1995) : par sa contribution, elle devient l'élément primordial qui oriente l'évolution et la structure de l'écosystème.

Cependant, en forêt sclérophylle, des résultats partiels obtenus sur la faune des macro-invertébrés (taille >1 cm) récoltés avec les pièges de Barber utilisés pour la capture des lézards terricoles (Figures 120A, 120B) apportent des compléments d'information intéressants. Ils révèlent l'absence ou au moins la sous-représentation de deux groupes, non capturés avec les pièges de plus petite taille : les Mygalomorphes et les Carabidae (larves et imagos). Les observations pour les Blattodea, les Gryllidae et les Phasmatodea, malgré les faibles effectifs capturés, confirment les observations déjà réalisées au cours de l'échantillonnage de la faune invertébrée. Pour les gastéropodes, *Achatina fullica* et *Bulima sp.* nous avons la confirmation d'un plus grand nombre d'individus en situation infestée. La disparition des Carabidae pourrait contribuer à augmenter la survie de ces gastéropodes car ils constituent souvent un groupe de prédateurs de ces derniers. En outre, il semble que ces gastéropodes ne subissent pas d'agression de la part de la petite fourmi de feu en raison de leur sécrétion de mucus, qui semble les protéger (Jourdan obs. pers.). Cependant il faut rester prudent car aux États-Unis, il existe des exemples d'interactions négatives entre *tramp species* et mollusques. Ainsi, la fourmi de feu serait responsable de la régression de certains gastéropodes alors qu'à Hawaï, *L. humile* serait également responsable d'une réduction de certaines familles endémiques (Solem 1976, 1979 in Bouchet comm. pers.).

Des groupes tels que les Gryllidae, les pseudoscorpions, les araignées mygalomorphes, les larves de coléoptères Cryptocephalinae paraissent affectés négativement dans les communautés de tous les milieux alors que les psocoptères, les Polyxenidae sont affectés positivement. D'autres groupes ont des réponses variables selon les habitats comme les Phoridae, les Theridiidae et dans une moindre mesure les Hanhiidae, les Clubionidae, les diptères cycloraphes, les amphipodes, qui à l'image de ce qu'on observe pour les coléoptères Scarabeidae *Anonthobium sp.*, ont leur effectif très nettement réduit en forêt sclérophylle alors qu'il augmente en maquis envahi et en forêt dense.

On signalera néanmoins pour le peuplement sclérophylle, que les Theridiidae et les Phoridae semblent seulement représentés par une seule espèce. Ces 2 espèces pourraient être des ennemis naturels. La détermination de ces espèces permettrait de connaître éventuellement la nature des interactions qui les lient à la « fourmi électrique ». Nous rappelons que Donisthorpe (1927b) signale au moins deux myrmécophiles pour *W. auropunctata* : un petit cloporte ressemblant à *Platyarthrus hoffmanseggi* et une araignée Oonopidae, myrmécomorphe de l'ouvrière de *W. auropunctata* : *Diblemma donisthorpei*. Dans le même registre, il serait également intéressant d'identifier les Oonopidae et Hanhiidae dont l'effectif progresse dans le site sclérophylle infesté.

De même, pour les Polyxenidae : on peut les suspecter d'entretenir une relation myrmécophile ou neutre avec *W. auropunctata* (observations ponctuelles d'individus dans des agrégats de *W. auropunctata*). Dans ce second cas de figure, ils seraient simplement plus abondant du fait du relâchement de la prédation d'autres organismes. On peut faire la même hypothèse pour les Pauropodes, les Embioptères, les Gastéropodes, les Sciaridae et les Psychodidae en forêt sclérophylle.

Globalement, nos observations confirment les hypothèses de Lubin (1984) : les insectes les plus sensibles à l'envahisseur sont ceux qui présentent un chevauchement d'habitat, une petite taille ou une taille moyenne, avec un exosquelette mou, ceux qui n'ont pas de moyens de défense actifs en particulier ceux qui sont mimétiques et qui restent sous les pierres ou l'écorce, les espèces qui n'apportent pas de soin à leurs larves et enfin ceux qui ont un recouvrement de besoins alimentaires (régimes alimentaires insectivores, nectarivores ou ceux qui se nourrissent de miellats).

De ce point de vue, les araignées sont les invertébrés potentiellement les plus sensibles car elles sont insectivores et ont souvent un exosquelette mou. Ainsi en forêt sclérophylle où globalement, on relève la disparition d'un grand nombre de taxa, même si cela reste masqué au niveau des effectifs globaux par la progression d'une espèce de Theridiidae qui doit bénéficier directement ou indirectement de la dominance exercée par *W. auropunctata*. Dans les autres milieux, la grande variation des effectifs d'envahisseur ne permet pas de noter pour l'instant de façon claire les répercussions de l'invasion, qui sont en plus masquées par l'existence d'un effet de bordure (*Edge effect*). A Hawaii, Gillepsie et Reimer (1993) ont établi l'existence d'un impact de la prédation des *tramp species* sur les araignées natives, dont la plupart possèdent un exosquelette mou et souvent une incapacité à l'autotomie de leurs pattes.

Les espèces qui chassent à vue pourraient être plus sensibles car il existe non seulement un chevauchement pour la nourriture mais aussi potentiellement pour l'abri, comme le laisse penser la disparition des Barychelidae, des Gnaphosidae, des Ctenidae, des Cryptothelidae, des Zodariidae, des Clubionidae à Pindaï.

Pour la plupart des groupes, il n'y a pas de variations simples, y compris en forêt sclérophylle, qui est le milieu le plus perturbé par l'envahisseur. Il existe un impact global sur la communauté (réduction de l'effectif capturé) mais difficile à préciser au niveau de chaque groupe individuellement, il y a des variations d'un milieu à l'autre. Cependant, différents auteurs signalent un impact des populations de *W. auropunctata* sur les peuplements d'invertébrés des régions où elle a été introduite. Aux Galapagos, Lubin (1984) rapporte l'élimination ou l'exclusion d'une espèce de scolopendre, d'une espèce de scorpion et d'au moins 2 espèces de Theridiidae et d'une Thomisidae (spécialisée dans la prédation de Formicinae et Dolichoderinae). Certains Homoptères semblent par contre favorisés : cet auteur note une corrélation positive entre la présence de Coccidae et celles de *W. auropunctata* sur certains végétaux. Cet auteur note également l'augmentation d'une araignée myrmécophile (Oonopidae). Aux Galapagos, Silberglied (1972) rapporte une diminution de populations de certains Tenebrionidae, d'un scolopendre endémique (*Scolopendra galapagensis*) et d'une abeille solitaire endémique *Xylocopa darwini* (prédation sur les larves). Au Cameroun, Bruneau de Miré (1969) note en plantations de cacao, à partir de prélèvement obtenus par *fogging*, une diminution des populations de coléoptères (Curculionidae, Chrysomelidae, Scarabeidae), d'orthoptères, de diptères et d'hémiptères, et par contre une augmentation des populations de psylles et de cochenilles.

Dans les milieux néo-calédoniens, on observe de fortes variations saisonnières dans les effectifs de l'envahisseur, mais qui sont synchrones de celles observées pour le reste de la myrmécophage. Cette saisonnalité est décalée dans le temps avec celle du reste de la faune : il y a un décalage des pics d'abondance qui pourrait correspondre à un relâchement de la pression exercée sur le milieu par *W. auropunctata*.

Deux hypothèses peuvent être proposées pour expliquer les variations saisonnières des effectifs capturés : sous le contrôle des ressources alimentaires (chute des proies disponibles...) ou alors sous le contrôle des conditions abiotiques.

Pour les ressources, on s'aperçoit que la faune est toujours à son maximum d'abondance quand les effectifs de *W. auropunctata* sont les plus réduits (comme observé en forêt dense ou en maquis minier).

On peut alors se demander s'il n'existe pas un facteur abiotique limitant la dynamique de l'espèce. Aux vues de nos résultats, les fluctuations saisonnières d'effectifs apparaissent liées aux conditions climatiques (humidité et température principalement), il semble que *W. auropunctata* privilégie des conditions moyennes de ces paramètres. La pluviométrie pourrait avoir un rôle central, comme le montre les observations réalisées en forêt dense où la période de pluviométrie maximale correspond au minimum des populations de *W. auropunctata* et du reste de la communauté des Formicidae. Compte tenu de leur mode de nidification relativement exposé (à la surface de la litière), on peut faire plusieurs hypothèses : soit l'existence d'un effet mouillant sur les individus, soit un effet lessivant de la litière avec une possible action toxique des acides humiques libérés par la partie organo-minérale des sols, soit un effet lessivant sur les unités de nidification (elles pourraient être entraînées avec le ruissellement vers d'autres zones) ou encore une mortalité importante du couvain pendant la saison des pluies, par le développement de bactéries ou de champignons du fait de l'humidité excessive, faute d'une disponibilité suffisante en micro-habitats de nidification plus secs.

Dans sa zone d'origine, on observe également des fortes fluctuations des effectifs de *W. auropunctata* capturés au cours des saisons (Delabie et Fowler 1993, Souza *et al.* 1998, Alonso 1998). Une telle saisonnalité est également décrite pour la faune de la litière d'autres régions tropicales (Lowman 1982, Levings et Windsor 1984, Boinski et Fowler 1989). Plusieurs auteurs ont montré que les variations d'humidité à la surface de la litière contrôlent les variations d'abondance des invertébrés, en particulier les fourmis (Kaspari 1993, Kaspari et Vargo 1995). Pour *W. auropunctata*, en Amérique Tropicale, en saison sèche, on note un retrait vers les micro-habitats de nidification les plus humides associé à une mortalité des reines sans leur renouvellement alors qu'une humidité excessive réduit aussi largement les micro-habitats disponibles (Ulloa-Chacon 1990).

En Nouvelle-Calédonie, la situation est variable, puisqu'il y a régression de *W. auropunctata* en période sèche en forêt sclérophylle et régression en saison humide en forêt dense humide et en maquis minier. Si on considère les arguments développés par Kaspari et Vargo (1995), *W. auropunctata* ne présente pas une taille et une organisation de ces sociétés qui lui permettent de résister aux variations climatiques. Le mode de nidification

l'expose aux variations du micro-climat. Il n'y a pas de réelles structures de nidification. A l'interface litière/atmosphère, il n'y a pas de tamponnage des variations micro-climatiques (Kaspari 1993). Ce mode de nidification exposé, associé à des sites éphémères, implique de nombreux déménagements en période sèche ou humide. Cela pose le problème de la disponibilité en sites favorables pour le maintien de l'espèce.

Les données du chapitre 2 nous permettent de voir que *W. auropunctata* est à son maximum d'abondance pendant la période où a lieu la production des sexués. Cette période correspond à une plus grande production de couvain ouvrier. Pendant cette période les besoins des colonies sont donc accrus, les ressources fournies par le milieu doivent donc être également accrues. Cette période correspond aussi au maximum d'abondance pour le reste de la faune. Par contre, on peut s'interroger sur le rôle que peut avoir à long terme cette prédation exacerbée sur les communautés, pendant la période où se fait le renouvellement et la production de nouvelles générations pour de nombreux groupes.

En Amérique tropicale, la petite fourmi de feu cohabite avec un nombre beaucoup plus important d'espèces, ce qui implique en particulier un partage de ressources notamment de nidification (Byrne 1994, Tennant 1994, Kaspari 1996b, c, Alonso 1998, Feener et Schupp 1998).

*W. auropunctata* pourrait être limitée en forêt dense néotropicale par un ensemble d'interactions compétitives diffuses émanant des nombreuses espèces de fourmis constitutives des communautés. Comme le fait remarquer Levings (1983) : le compartiment du sol en zone néotropicale abrite de très nombreuses espèces qui ont les mêmes exigences alimentaires et de nidification, nichent à proximité les unes des autres avec un recouvrement de leur zones de fourragement. Cet auteur suggère donc pour expliquer ces coexistences, de légères différences dans les modes de fourragement : le premier qui découvre une nourriture est toujours celui qui ensuite l'exploite. Tennant (1994), Alonso (1998) font remarquer qu'au Costa Rica *W. auropunctata* peut cohabiter en forêt avec d'autres espèces en moyenne dans les points étudiés avec au moins 14 espèces. Quand *W. auropunctata* est présente, il y a toujours plus d'espèces présentes que quand elle est absente des points de l'étude. Elle montre une capacité dans ces zones de cohabiter avec des espèces qui ont les mêmes besoins alimentaires et de comportement de fourragement alors que dans les zones qu'elle envahit, on estime que seuls survivent les espèces qui ne se chevauchent pas pour les nids ou l'alimentation. Les conditions de milieu module apparemment ses aptitudes compétitives.

Selon Kaspari (1996c), l'hétérogénéité et la coexistence des peuplements de Formicidae néotropicales au sol se maintiennent sous le contrôle de la disponibilité en humidité, l'existence de mosaïques et de la variabilité spatio-temporelle des raids nomades de fourmis légionnaires. Ainsi, les fourmis légionnaires pourraient avoir une action de contrôle de la densité de *Wasmannia auropunctata*. Tennant (1994) rapporte des observations réalisées par Kaspari à Panama à propos du transport de couvain de *W. auropunctata* par *Neivamyrmex pilosus*. Ce contrôle par les raids aléatoires des fourmis légionnaires expliquerait le maintien et la dynamique des communautés de fourmis en

région néotropicale (Feener et Schupp 1998, Holway 1999). Selon Levings (1983) et Kaspari (1993), l'humidité au sol est un facteur important pour les communautés de fourmis de la litière en particulier pour la survie du couvain.

Le décalage saisonnier entre les maximums d'abondance de l'ensemble de la faune et ceux de *W. auropunctata* et des autres Formicidae en forêt dense et en maquis minier pourraient être liés au relâchement de la pression de prédation. Sur les substrats ultrabasiques, la quantité de *Wasmannia auropunctata* capturée est moindre par rapport au milieu sclérophylle. Pourtant la faune y est plus abondante (au moins en forêt dense). Il se pourrait qu'il existe une barrière trophique (Chazeau 1997) pour la mise en place de populations abondantes, en raison d'une très faible production primaire dans ces milieux (toxicité des sols, faibles disponibilités en ressources minérales...) à laquelle s'ajoute une forte pluviométrie saisonnière. Le plus grand nombre de niveaux taxinomiques observés en forêt dense infestée peut être interprétée comme une conséquence d'un effet de lisière plutôt que la conséquence de l'envahisseur (voir précédemment). La richesse observée est supérieure à celle du maquis et de la forêt témoin. En maquis, on observe une situation intermédiaire. *W. auropunctata* domine largement la myrmécophage et même l'ensemble de la communauté, mais la faune de fourmis régresse moins que dans les autres milieux tant en effectifs qu'en diversité. Ce milieu apparaît beaucoup plus pauvre d'un point de vue faunistique (moins de taxa présents, avec des effectifs faibles) mais c'est celui où la dominance des Formicidae est la plus marquée (45 % du total). En outre, l'impact de l'envahisseur semble y être moins sensible, ce qui est à rapprocher de son statut de milieu natif appauvri par comparaison de la forêt dense, tant d'un point de vue végétal que de composition animale. Cependant, il existe des convergences dans la structure trophique avec celle observée en forêt sclérophylle. Les conditions d'oligotrophie des sols pourraient jouer un rôle comparable au stress hydrique (conditions de sécheresse du milieu sclérophylle) et ce malgré l'humidité du milieu et être responsable de ces convergences (Chazeau comm. pers.). Cependant on note que la faune de Formicidae, bien que perturbée par la présence de *tramp species*, présente encore une faune endémique riche. Les variations climatiques ne permettraient jamais à l'envahisseur d'atteindre des niveaux de pullulations comparables à ceux rencontrés en domaine sclérophylle. Le milieu se débarrasse régulièrement de *W. auropunctata* permettant un maintien d'une partie de la communauté des Formicidae.

Le décalage temporel entre les pics d'abondances maximales observés pour les Formicidae et *W. auropunctata* entre la forêt dense et le maquis minier alors qu'ils sont soumis aux mêmes conditions climatiques, peut s'expliquer par une canopée non recouvrante et une litière moins abondante. Ces différences contribueraient, en maquis minier, à maintenir un niveau d'humidité inférieur, même en période pluvieuse.

Il n'existe donc pas une réponse simple des communautés face à l'envahisseur. Elle est modulée par les conditions de milieux, la composition des communautés, le niveau d'interactions entretenues avec *W. auropunctata* et les niveaux de populations atteints par l'envahisseur. En outre, il ne semble pas y avoir une meilleure résistance biotique des communautés les plus riches comme le propose la théorie classique d'Elton (1958).

A l'image de ce qui a été décrit chez *L. humile* (Human et Gordon 1996, Holway 1999), il pourrait exister une asymétrie de compétition avec les fourmis natives en faveur de la petite fourmi de feu (dominance numérique) avec une régulation de l'intensité de l'invasion sous le contrôle des conditions abiotiques.

Deux niveaux d'appréciation sont à considérer pour comprendre les mécanismes impliqués dans l'expansion d'une *tramp species* : localement une compétition intense pour les ressources trophiques mais qui apparaît peu importante pour les processus populationnels, telle que la progression et l'occupation d'un milieu qui est sous le contrôle des conditions abiotiques. Les facteurs contrôlant à une échelle donnée sont différents de ceux à une plus grande échelle.

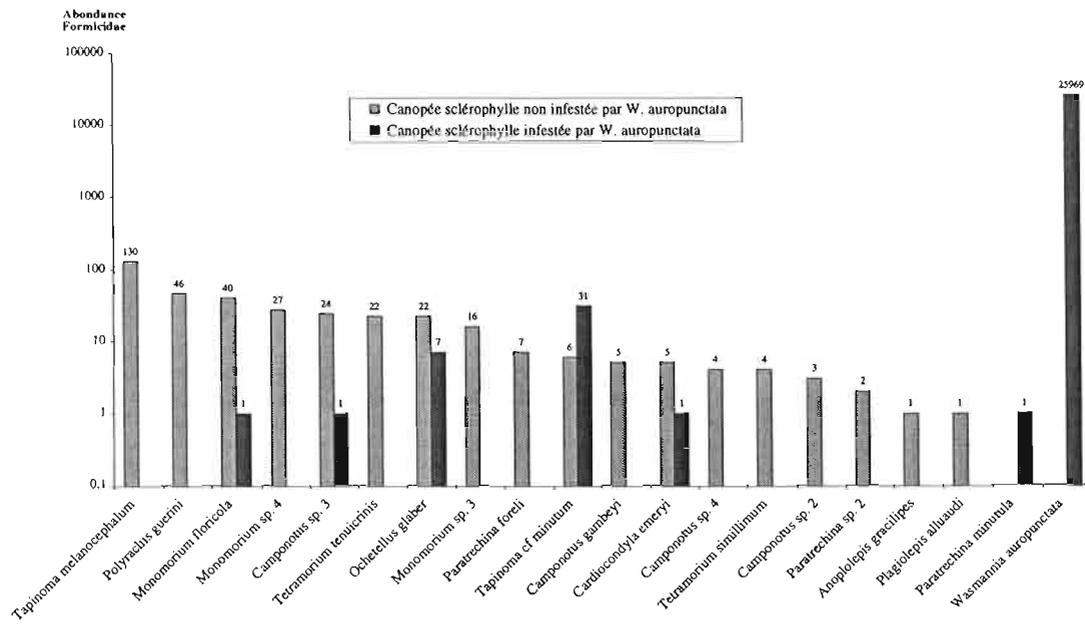
### **B. Faune des Arthropodes de la canopée**

Nous avons choisi de réaliser une campagne de *fogging* à la fin de la saison humide, période pendant laquelle les peuplements d'arthropodes de la canopée montrent leur maximum dans les 2 types de milieu (Guilbert 1994). Notre but est de faire un contrepoint au compartiment du sol et de préciser l'intervention de *Wasmannia auropunctata* dans ce compartiment des milieux, compte tenu de sa nidification terricole : les " nids " sont à priori rarement installés dans la végétation (à l'exception de certains palmiers Bolton *et al.* 1997) et de la faible participation des arboricoles à la faune néo-calédonienne (Guilbert et Casewitz-Weuleresse 1997). Compte tenu de la nature arbustive du maquis minier, aucun échantillonnage par thermonébulisation n'y a été entrepris.

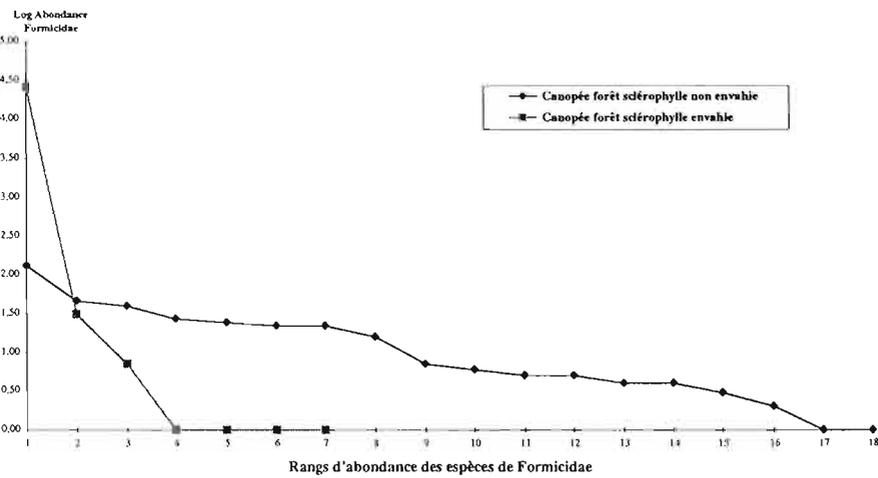
Nous avons réalisé notre échantillonnage pendant la période estivale, car compte tenu des données disponibles (Guilbert 1994) pour les milieux sclérophylles et de forêt dense, cela correspond à la période où l'abondance de la faune est maximale.

#### **1. Protocole expérimental : mise en place des nappes et placettes**

Dans les sites déjà étudiés par pièges d'interception, nous avons sélectionné des zones homogènes d'un point de vue recouvrement de la canopée. Le recouvrement au sol dépasse 90 % en zones de forêt dense humide, alors qu'il est de l'ordre de 80 % en zone sclérophylle. La canopée de forêt dense est beaucoup plus haute que celle rencontrée en forêt sclérophylle, 25-30 m contre environ 15 m. Il en résulte que, si la surface de collecte dans les 2 sites est identique, le volume traité par thermonébulisation n'est pas identique, ce qui peut avoir une incidence sur la quantité de faune récoltée. Cette information sera discutée ultérieurement, notamment pour comparer la diversité et l'abondance de la faune récoltée entre les milieux dense humide et sclérophylle.



**Figure 121** : Comparaison des effectifs capturés pour les différentes espèces appartenant aux peuplements myrmécologiques des canopées de forêt sclérophylle envahie et non envahie par *W. auropunctata*



**Figure 122** : Comparaison des peuplements myrmécologiques de la canopée des parcelles de forêt sclérophylle envahie et non envahie *W. auropunctata*

Dans chaque condition observée, sous la canopée sélectionnée, nous avons disposé de façon aléatoire entre elles, 3 groupes de 10 nappes de collecte (elles-mêmes aléatoirement disposées les unes par rapport aux autres). La canopée située au-dessus de chaque placette est traitée pendant environ 3 minutes et les invertébrés sont récoltés 2 heures après le traitement. Les opérations se déroulent au levé du jour, quand les conditions météorologiques sont à leur optimum. La collecte des échantillons a lieu nappe par nappe. Chacun des quadrats de collecte est rincé avec de l'eau additionnée de teepol (agent mouillant). Le produit du lavage de chaque nappe subit un double tamisage (0,6 et 0,3 mm) afin de récupérer toute la faune présente, qui est ensuite stockée en alcool (95 %). Afin de pouvoir comparer les résultats obtenus, les opérations de thermonebulisation ont été réalisées pendant une période courte afin d'avoir des prélèvements synchrones (entre le 18 avril et le 3 mai 1995). Pour plus de détails sur la mise en place de l'échantillonnage en canopée, on se référera aux travaux de Guilbert (1994 et 1998) et au descriptif donné au paragraphe matériel et méthodes de ce chapitre.

## 2. Résultats

Au cours de l'analyse des résultats, nous avons essayé d'apporter une information plus précise pour la communauté des hyménoptères parasites. Gérard Delvare (CIRAD Montpellier) nous a fourni dans la mesure du possible une identification au genre, avec si possible le nombre de morphospecies minimum présents (compte tenu de la méconnaissance de la faune de nombreuses familles). Cette estimation nous a permis de faire une estimation de la biodiversité minimale présente pour ce compartiment des communautés. A partir de la bibliographie, nous avons ensuite tenté de déterminer les hôtes potentiels pour les groupes identifiés (voir annexe 7).

### a) *Description et caractérisation de la structure des peuplements de la canopée sclérophylle*

#### (1) *Structure Taxinomique des communautés*

##### (a) *Les Formicidae*

Les récoltes réalisées dans les 2 canopées sclérophylles représentent 26376 spécimens appartenant à 21 espèces différentes (y compris *W. auropunctata*) et réparties en 12 genres. La myrmécofaune récoltée dans la canopée parcelle non envahie compte 365 spécimens répartis en 18 espèces et 11 genres (Figure 121). Dans la parcelle témoin, nous avons récolté des individus appartenant à 7 espèces (dont *Wasmannia auropunctata*), répartis dans 7 genres et représentant 26 011 spécimens (Figure 121). La densité du peuplement de fourmis apparaît faible en situation témoin avec une moyenne de 12,16 fourmis/m<sup>2</sup> pour une densité de 865,66 individus/m<sup>2</sup> observée en situation infestée.

**Tableau 22** : Diversité des peuplements myrmécologiques en canopées au cours du cycle saisonnier

	Abondance	Richesse spécifique	Indice Margaleff	Indice Shannon	Equitabilité
Forêt dense humide sur ultrabasique					
Site sans <i>W. auropunctata</i>	447	22	3,262	3,392	0,761
Site avec <i>W. auropunctata</i> *	360	19	2,805	2,929	0,690
Forêt dense humide sur ultrabasique					
Site sans <i>W. auropunctata</i>	447	22	3,262	3,392	0,761
Site avec <i>W. auropunctata</i>	442	20	2,967	3,078	0,712
Forêt sclérophylle					
Site sans <i>W. auropunctata</i>	365	18	3,014	3,143	0,754
Site avec <i>W. auropunctata</i>	42	6	1,070	1,268	0,490

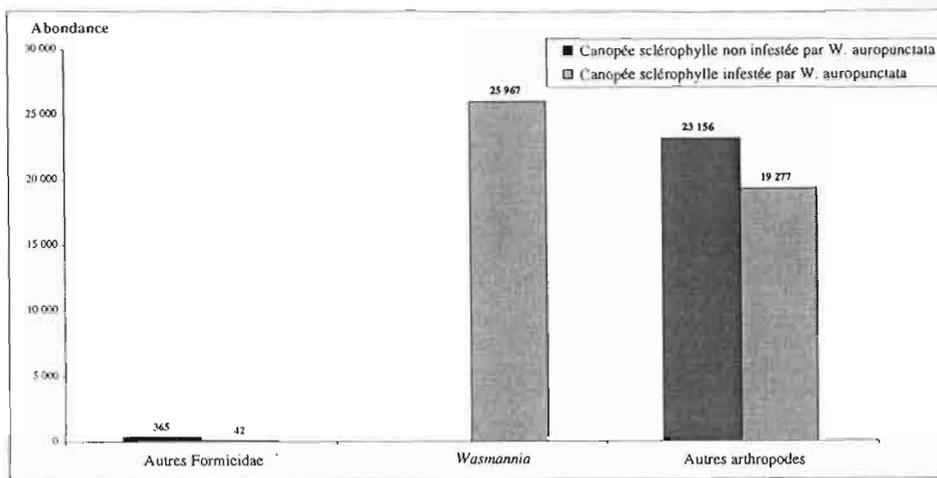
\*: *W. auropunctata* exclue

La figure 122 nous permet de comparer la distribution globale des abondances des espèces de Formicidae dans les 2 peuplements myrmécologiques échantillonnés.

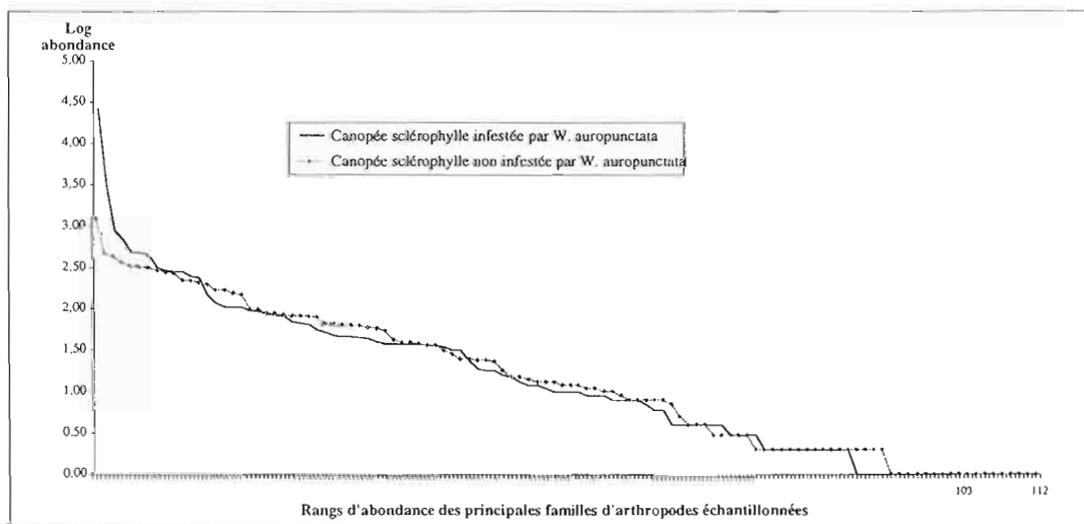
Dans la zone envahie par *Wasmannia auropunctata*, la myrmécofaune apparaît très déséquilibrée (à l'image de ce qui a été observé pour le compartiment du sol) et est caractérisée par la dominance extrême de *W. auropunctata*. Les autres espèces ne sont capturées que très rarement, puisque parmi tous les spécimens récoltés, seuls 42 n'appartiennent pas à l'espèce *W. auropunctata* (soit 0,16 % des fourmis récoltés). Parmi les 6 espèces qui cohabitent avec *W. auropunctata*, 5 se rencontrent également dans la canopée non infestée (*Ochetellus glaber*, *Tapinoma cf. minutum*, *Camponotus sp. 3*, *Monomorium floricola*, *Cardiocondyla emeryi*), alors que *Paratrechina minutula* n'est capturée que dans la canopée infestée. Cependant *Tapinoma cf. minutum* montre un effectif beaucoup plus important qu'en situation témoin et se rencontre avec une densité moyenne relativement forte (1 individu/m<sup>2</sup>) par rapport aux 5 autres espèces capturées qui sont rares (moins de 7 spécimens). Cette densité est comparable à ce qui est observé pour les fourmis les plus présentes dans la canopée non infestée. *Camponotus sp. 3*, *Ochetellus glaber* et *Tapinoma cf. minutum* sont des espèces natives, les 3 autres taxa sont des espèces introduites. Par rapport à la situation au sol, nous remarquons qu'*Ochetellus glaber* se maintient en présence de *W. auropunctata* avec des effectifs qui sont du même ordre que ceux observés dans le site non infesté par l'envahisseur et montre le même *pattern* saisonnier (aucune récolte en avril). Cette espèce semble donc se rencontrer avec la même fréquence dans les 2 parcelles et n'apparaît donc pas affectée par l'envahisseur.

Le peuplement de la parcelle non affectée par l'envahisseur est relativement riche. On note 2 taxa supplémentaires par rapport à la myrmécofaune récoltée au niveau du sol, à la même période de l'année. La distribution des abondances entre les différentes espèces est plutôt régulière (illustrée par la pente de la courbe de la figure 122 et la valeur élevée de l'équitabilité calculée ( $H=0,754$ ) (Tableau 22). De ce fait, le peuplement apparaît diversifié, comme le montrent les valeurs comparables observées pour les indices de Shannon et de Margaleff (respectivement 3,014 et 3,143). Ce peuplement se caractérise par une légère dominance de *Tapinoma melanocephalum* (avec une contribution relative de 43,83 % à la myrmécofaune capturée) et un groupe d'espèces accompagnatrices : *Polyrachis guerini*, *Monomorium floricola*, *Monomorium sp. 4*, *Tetramorium tenuicrinis*, *Ochetellus glaber* et *Monomorium sp. 3* (classées par contribution décroissante). Les 10 autres espèces constituent un cortège d'espèces que l'on considère comme rares dans le peuplement, leur contribution respective au peuplement étant toujours inférieure à 2 % (Figures 121 et 122). *Anoplolepis gracilipes* et *Tetramorium simillimum* qui dominent le peuplement au sol apparaissent comme apporter une faible contribution à la communauté recensée en canopée (avec respectivement 1 et 4 individus capturés). Par soucis d'objectivité, on compare les peuplements au sol récoltés à la même époque de l'année.

Dans le site témoin, on recense 6 espèces introduites (soit 33,33 % des espèces prélevées) et qui représentent 49,6 % de l'effectif total de la myrmécofaune collectée. Globalement, les espèces introduites contribuent moins à la myrmécofaune de la canopée



**Figure 123** : Comparaison des effectifs capturés pour les peuplements d'arthropodes en canopée sclérophylle en présence et en absence de *W. auropunctata*



**Figure 124** : Comparaison des profils d'abondance des peuplements échantillonnés en canopée de forêt sclérophylle envahie et non infestée par *W. auropunctata*

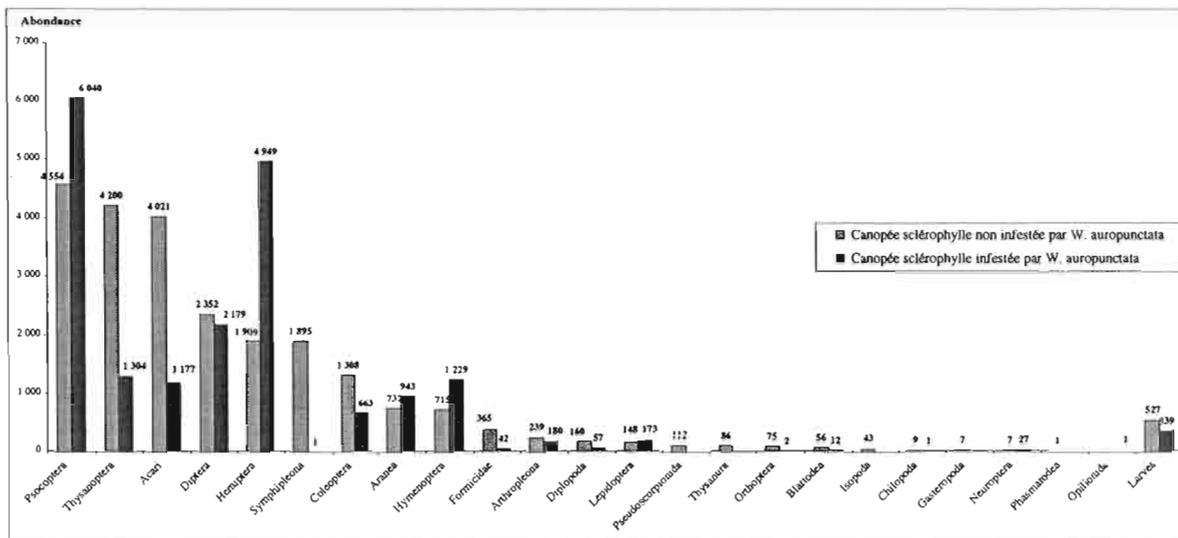
qu'à celle observée au sol. En effet, à la même saison de prélèvement au sol, on compte 7 espèces introduites qui représentent 43,75 % de la richesse observée mais contribuent à 96,9 % de la myrmécofaune récoltée au sol. 3 sous-familles sont représentées en canopée : Formicinae (9 espèces soit 50 % des espèces et 25,5 % de l'effectif total), Myrmicinae (7 espèces soit 38,8 % des espèces et 30,7 % de l'effectif total) et Dolichoderinae (3 espèces soit 11,2 % des espèces et 43,3 % de l'effectif total). Il n'y pas de Ponerinae, ce qui est peu surprenant du fait de la faible proportion d'espèces arboricoles appartenant à cette sous-famille en Nouvelle-Calédonie. Les Formicinae participent fortement à la diversité, mais cette sous-famille est dominée par des groupes arboricoles. La contribution relative forte des Myrmicinae et des Dolichoderinae à l'abondance du peuplement s'explique par la présence d'introduites qui sont plutôt dominantes en effectif (*Tapinoma melanocephalum* et *Monomorium floricola* respectivement) et qui appartiennent à ces sous-familles. Le peuplement de la canopée apparaît moins appauvri avec une plus grande richesse de natives. La proportion d'espèces introduites excède largement la proportion rencontrée pour la myrmécofaune totale de Nouvelle-Calédonie (14,84 %). Le peuplement de la canopée sclérophylle du site non infesté apparaît moins altéré que celui observé au sol, avec une proportion plus importante de natives. On remarque la présence d'*Ochetellus glaber* en canopée dans les 2 sites alors que cette espèce n'est pas observée à cette saison au sol (Est ce du fait de l'exploitation privilégiée de la canopée par cette espèce pendant cette période de l'année ?). La similitude (estimée par le coefficient de Jaccard) entre les peuplements observés dans chaque situation au sol et en canopée est assez faible :  $I_j = 0,360$  dans la situation témoin et  $I_j = 0,125$  dans la situation perturbée. Il y a une ségrégation des 2 compartiments avec peu d'espèces capables d'utiliser les 2 compartiments. La pression de *W. auropunctata* apparaît plus faible en canopée, elle apparaît essentiellement terricole avec utilisation de la canopée pour l'exploitation de certaines ressources....

La comparaison des 2 parcelles conduit à constater non seulement un appauvrissement de la myrmécofaune puisqu'il ne subsiste que 6 espèces mais, surtout, une augmentation très importante de la biomasse de la myrmécofaune : *W. auropunctata* présente des effectifs qui excèdent largement ceux observés pour les 18 espèces rencontrées en parcelle non envahie.

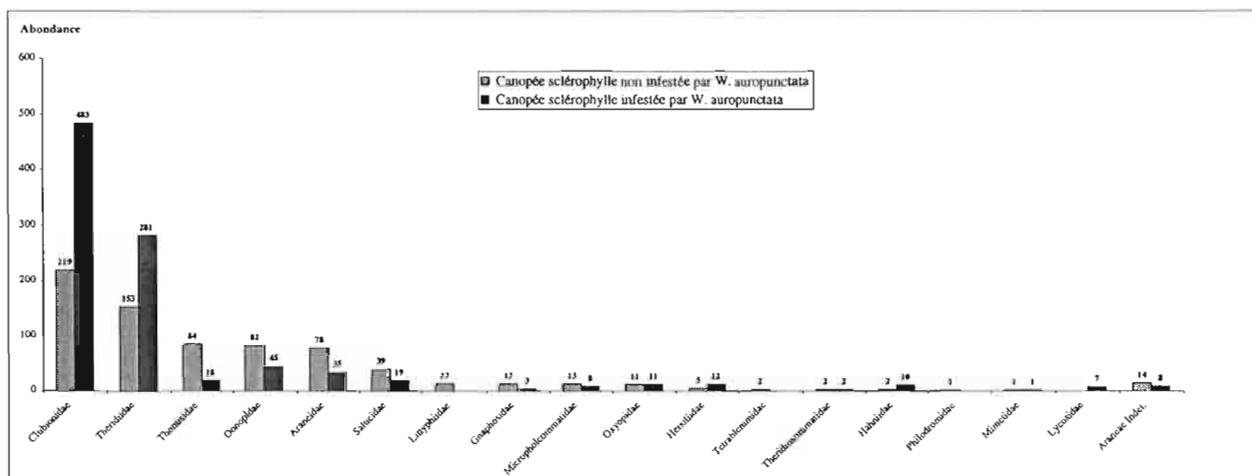
(b) Les autres groupes d'arthropodes

(i) Structure générale du peuplement

L'ensemble de la faune des arthropodes récoltés en canopée sclérophylle compte de 68 807 invertébrés, on compte 42 840 spécimens dont 407 Formicidae (en excluant *Wasmannia auropunctata*). Ce total se répartit entre les 2 sites : 23 521 individus en situation témoin pour 45 286 invertébrés en situation infestée. La présence de l'envahisseur se solde par une augmentation en valeur absolue de la quantité de faune récoltée. Dans la station non infestée par l'envahisseur, cela représente 23521 invertébrés récoltés dont 365 Formicidae (soit 1,55 % de la faune totale échantillonnée). Dans la station infestée, nous avons capturé 19 319 spécimens (*W. auropunctata* exclue) dont 42 Formicidae (soit 0,22 %



**Figure 125 :** Effectifs capturés pour les différents ordres d'arthropodes en canopée sclérophylle en présence et en absence de *W. auropunctata*



**Figure 126 :** Comparaison des effectifs capturés pour les différentes familles d'araignées récoltées en canopée sclérophylle, en absence et en présence de *W. auropunctata*

de la faune des arthropodes récoltée). Dans la parcelle envahie par *W. auropunctata*, l'ensemble des arthropodes récoltés représente à peine 44,62 % de l'effectif total (Figure 123). *Wasmannia auropunctata* domine non seulement la myrmécofaune mais toute la communauté. Cette domination apparaît plus faible que pour le compartiment du sol. Lorsque les Formicidae sont exclus des effectifs, on constate donc une faune moins abondante de 17 % en situation infestée par rapport à la situation témoin. En ce qui concerne la densité moyenne des 2 peuplements, on compte 784,03 individus /m<sup>2</sup> en situation témoin et 643,96 individus/m<sup>2</sup> (*W. auropunctata* exclue) et cette densité atteint 1509,53 individus/m<sup>2</sup> lorsque sont pris en compte les effectifs de l'envahisseur.

Si on considère les niveaux taxinomiques supérieurs (ordres et classes), 21 taxa sont représentés dans la parcelle non infestée contre 17 dans celle qui est infestée (Figure 125). Nous avons également isolé les larves en un groupe individualisé. Cinq groupes disparaissent des prélèvements effectués dans la parcelle non infestée (les pseudoscorpions, les thysanoures, les isopodes, les gastéropodes et les phasmes). Les effectifs capturés pour les gastéropodes et les phasmes sont trop faibles pour que la différence observée soit significative d'un effet de la situation d'infestation différente. Pour les 3 autres taxa, on peut considérer qu'ils sont exclus du milieu infesté. Le groupe des opilions n'est pas représenté en situation témoin et il n'est représenté que par un exemplaire en situation infestée, ce qui n'est pas significatif.

Le peuplement échantillonné en absence de l'envahisseur est dominé de façon sensiblement égale par les psocoptères, les thysanoptères et les acariens (gamasides et oribates), avec une contribution respective de 19,36 %, 17,85 % et 17,1 %. Les diptères, les hémiptères, les collemboles symphypléones, les coléoptères, les araignées et les hyménoptères (hors Formicidae) constituent les autres taxa (classé par abondance décroissante) dont la contribution au peuplement est significative (avec plus de 715 spécimens), soit une contribution minimum de 3 % à l'ensemble des récoltes. Les 12 autres groupes sont peu représentés (avec au plus 240 individus récoltés), ils ont une contribution globale au peuplement voisine de 4 % du total (Figure 125).

Les échantillons récoltés dans le peuplement infesté sont dominés par les psocoptères et les hémiptères qui représentent respectivement 31,26 % et 25,61 %. Les diptères, les hyménoptères (hors Formicidae), les thysanoptères, les acariens (gamasides et oribates), les araignées et les coléoptères constituent les autres principaux taxa (classés par abondance décroissante) qui ont une contribution non négligeable à la communauté échantillonnée (avec plus de 660 individus capturés), soit une contribution minimum de 3,43 % de la faune échantillonnée. Les 9 autres taxa sont peu représentés (au mieux 180 individus), ils ont une contribution globale au peuplement voisine de 2,3 % du total récolté (Figure 125).

Les larves sont plus abondantes en parcelle non infestée (réduction de 40 % de l'effectif). Il semble donc y avoir moins de formes juvéniles en situation envahie. Dans l'analyse plus fine des taxa, on verra quels sont les ordres impliqués dans l'effectif des larves.

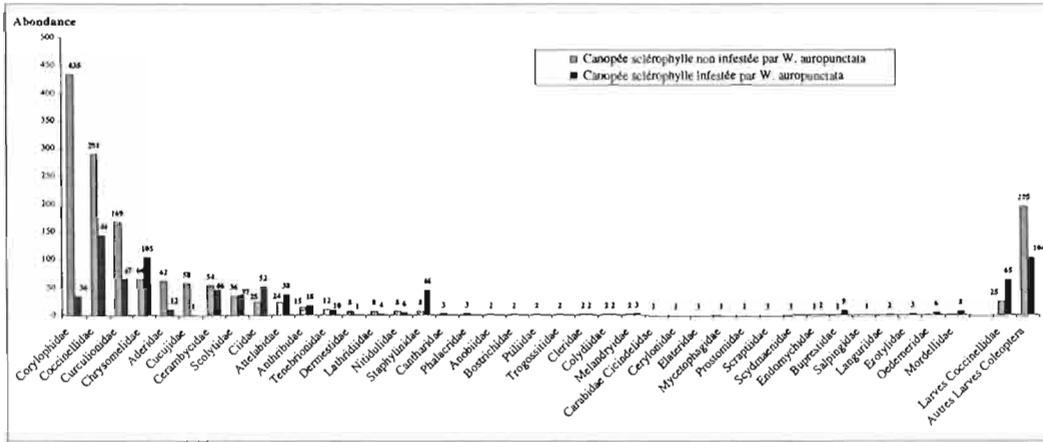


Figure 127 : Comparaison des effectifs capturés pour les différentes familles de coléoptères récoltées en canopée sclérophylle, en présence et en absence de *W. auropunctata*

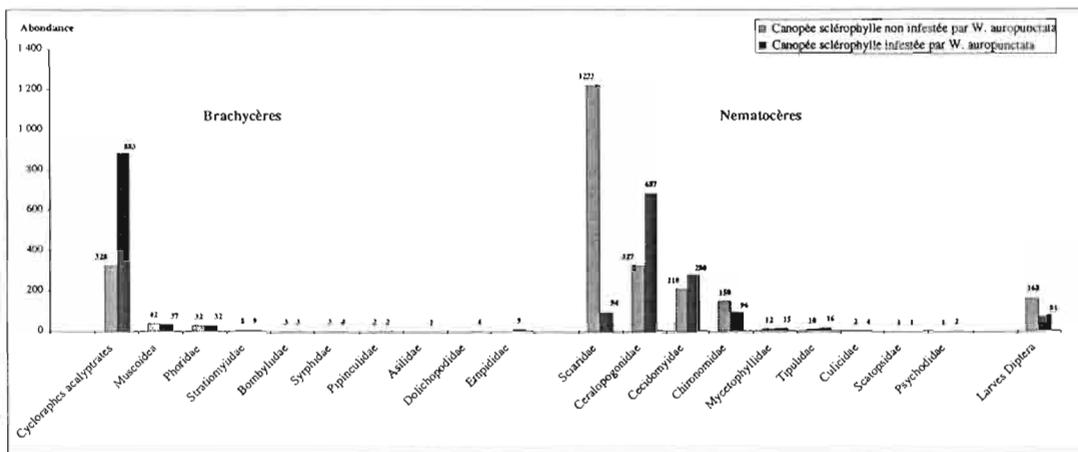


Figure 128 : Comparaison des effectifs capturés pour les différentes familles de diptères récoltées en canopée sclérophylle, en présence et en absence de *W. auropunctata*

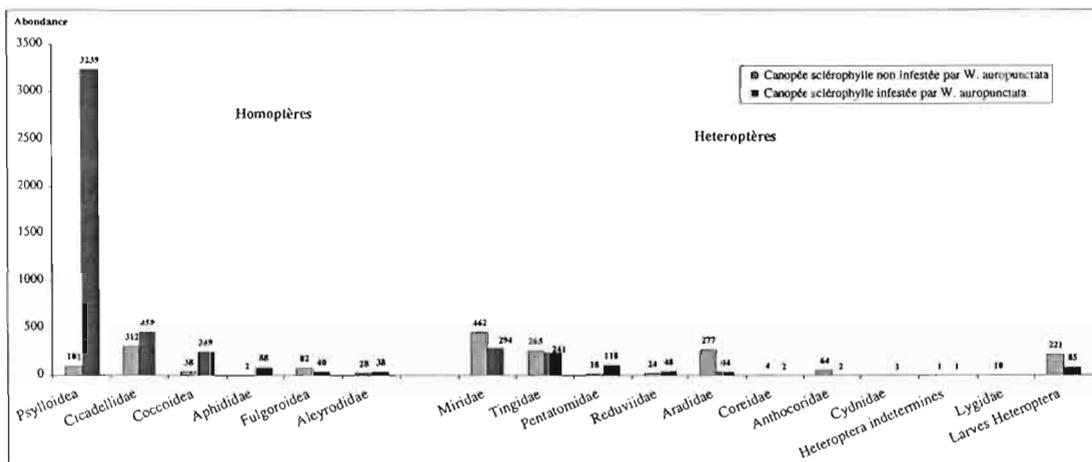


Figure 129 : Comparaison des effectifs capturés pour les différentes familles d'hémiptères récoltées en canopée sclérophylle, en présence et en absence de *W. auropunctata*

Entre les 2 parcelles, on remarque que l'effectif des taxa varie d'au moins 10 % (augmentation ou réduction selon les cas). Ainsi, dans la station envahie, les hémiptères connaissent une augmentation de plus de 62 % de leur effectif, les hyménoptères (hors Formicidae) de près de 42 %, les psocoptères de près de 25 % et enfin les araignées avec une augmentation d'effectif de 23 %. Par contre, on observe une réduction très sensible de l'effectif des collemboles symphypléones qui deviennent accidentels avec un seul spécimen récolté dans le site infesté contre 1895 individus dans l'autre. L'abondance des orthoptères se réduit également et passe de 75 individus à seulement 2 (malgré leur faible effectif en canopée, cette disparition apparaît significative, surtout que cette tendance est comparable à celle observée dans les prélèvements réalisés au sol). La même chose peut être notée pour les Blattodea où il y a une réduction de 5 fois et qui apparaît aussi significative. De même les diplopedes se restreignent de 65 % (en fait disparition complète des Iulidae (de 47 individus à 0) et diminution de moitié de l'effectif des Polyxenidae (112 à 56 individus). Les Coléoptères ont une réduction de 50 % de leur valeur absolue. Les 2 groupes codominants en situation témoin connaissent une réduction très importante et se comportent pour la communauté envahie comme des groupes accessoires. On observe une réduction de 70 % pour les thrips et les acariens. Enfin les lépidoptères (essentiellement composés de microlépidoptères), les collemboles arthropléones et les diptères montrent des variations faibles et l'on peut considérer qu'ils maintiennent leur effectif et une contribution sensiblement identique aux peuplements des 2 sites.

La figure 124 nous permet de comparer la distribution globale des abondances entre les différents taxa dans les 2 communautés échantillonnées. On ne prend en considération que la faune pour laquelle nous disposons d'une identification taxinomique au niveau de la famille ou de la super-famille (ce qui nous permet d'accéder à la biodiversité de peuplements méconnus au niveau spécifique). A ce niveau d'appréciation de la biodiversité, on note une moindre diversité dans le cas de la situation envahie par rapport à celle témoin (avec 103 taxa recensés contre 112 dans le site témoin). Cependant, on observe une allure convergente de la distribution des abondances entre les groupes qui composent les peuplements. A ce niveau d'appréciation globale de la diversité, le déséquilibre faunistique entre les 2 situations semble faible. Néanmoins, on perçoit une organisation numérique et taxinomique différente entre les 2 communautés échantillonnées. La contribution relative des différents groupes est différente d'un site à l'autre. On peut affiner ce commentaire en détaillant les variations au niveau des principales familles des principaux ordres.

(ii) Contribution relative des principaux groupes d'invertébrés

**Les araignées** (Figure 126). On remarque une conservation des groupes dominants (Theridiidae et Clubionidae). Leurs effectifs progressent même, augmentant leur dominance dans la communauté arachnéenne (augmentation de leur contribution relative). En situation non envahie, ces 2 familles représentent 50,8 % des araignées et dans la

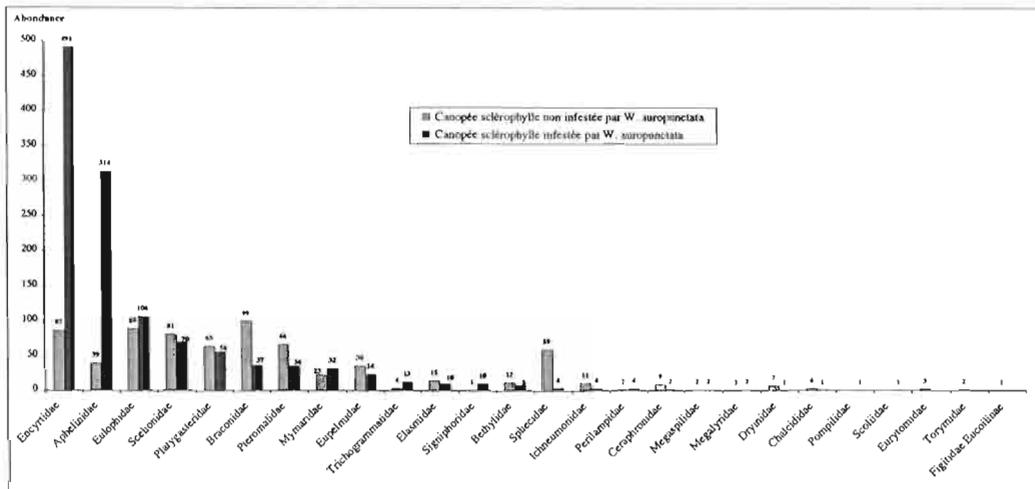


Figure 130 : Comparaison des effectifs capturés pour les différentes familles d'hyménoptères récoltés en canopée sclérophylle, en présence et en absence de *W. auropunctata*

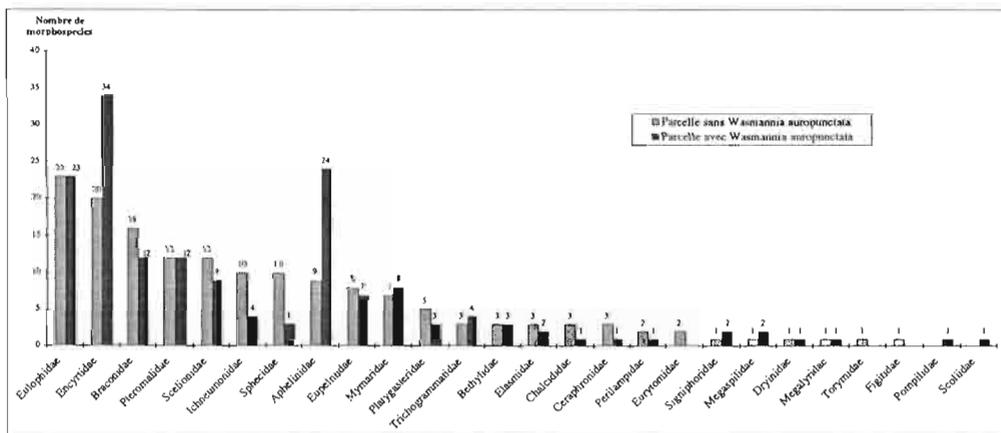


Figure 131 : Comparaison de la diversité observée dans les différentes familles d'hyménoptères dans les peuplements échantillonnés en canopée sclérophylle

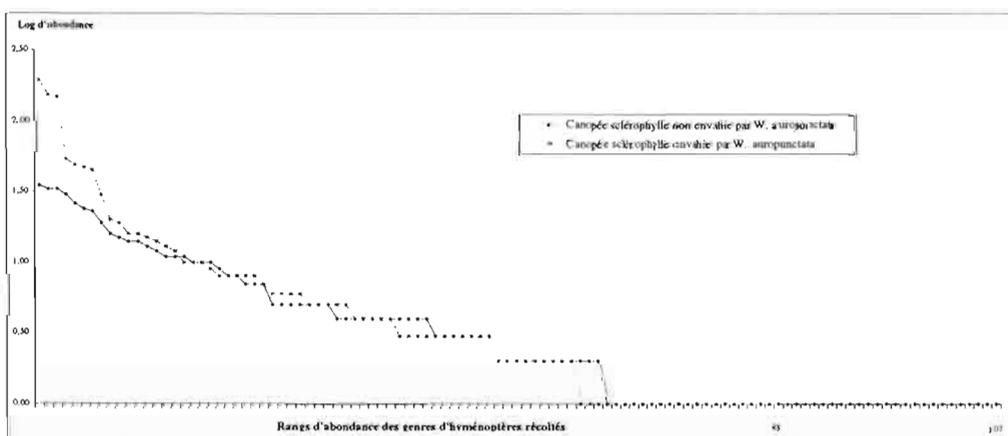
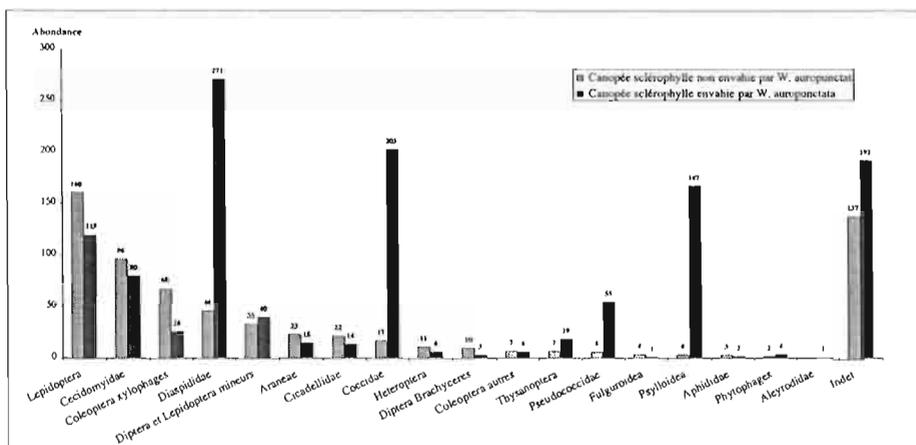


Figure 132 : Comparaison des profils de peuplements de genres d'hyménoptères parasites capturés en canopée de forêt sclérophylle en présence et en absence de *W. auropunctata*

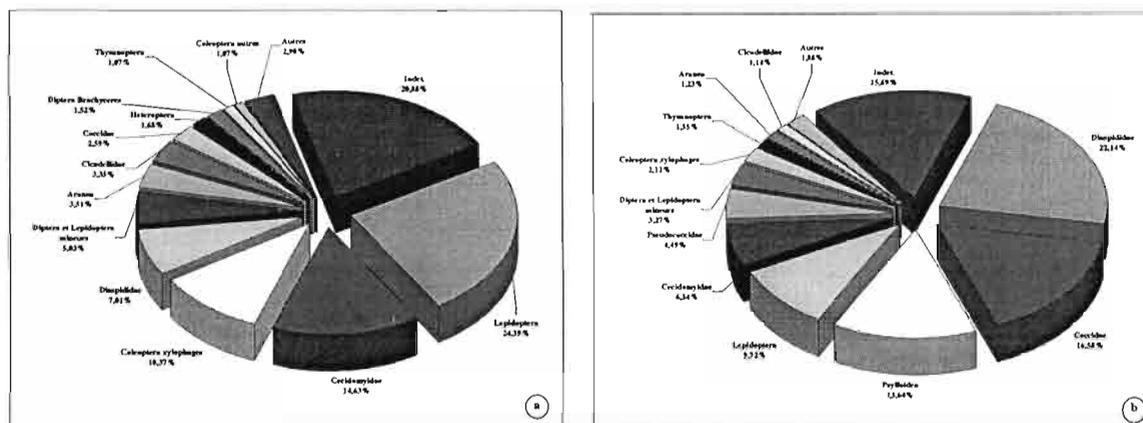
situation infestée, elles ont une contribution à la communauté qui atteint 81 %. Parallèlement, on observe une diminution de la diversité : la richesse taxinomique est réduite (on passe de 17 familles à 15) et la distribution des abondances entre toutes les familles présentes devient très inégalitaire. Ce sont les familles qui ont un caractère accompagnateur des espèces dominantes en situation envahie qui se réduisent le plus (Thomisidae, Oonopoidae, Araneidae et Salticidae). Les familles mineures restent peu représentées et diminuent plutôt à l'exception de 3 taxa qui progressent légèrement Hersiilidae, Hanhiidae et Lycosidae. Cependant leur contribution relative à la communauté reste faible mais cette progression semble significative pour les Hanhiidae pour lesquelles la même tendance à l'augmentation a été également noté. On remarque que les Theridiidae ne semblent essentiellement représentée que par une seule espèce (présente dans les 2 sites). Quant aux Gnaphosidae qui sont le groupe dominant au sol en situation non infestée, ils sont très peu représentés en canopée de l'un ou l'autre site.

**Les coléoptères** (Figure 127). la faune capturée en canopée apparaît beaucoup plus riche qu'au sol dans les 2 sites. Néanmoins, on assiste à une forte réduction de l'effectif et de la richesse en situation infestée (de 34 familles à 26 familles). Le peuplement non infesté est cependant peu équilibré : on observe une très forte prédominance des Corylophidae (33 % de la communauté des coléoptères capturés) et la présence de 2 taxa accessoires : adultes de Coccinellidae (22,2 %) et Curculionidae (12,9 %). Les larves de coléoptères (larves de Coccinellidae exclues) représentent également une contribution significative avec 14,9 % de l'effectif de la communauté. Les 31 autres familles ne participent qu'à 16% de l'effectif de la communauté. Dans le site infesté, on observe une structure numérique et taxinomique différente. Les taxa qui dominent sont les adultes de Coccinellidae et les Chrysomelidae, et participent respectivement pour (22,02 % et 15,83 %). On note que les adultes de Coccinellidae ont un effectif réduit (50 % en moins) alors que les Chrysomelidae progressent (plus 43 %). Les Corylophidae passent d'un statut dominant à un statut de groupe secondaire (ils ne représentent plus que 5,4 % de la communauté) avec une réduction de leur effectif de 81,8 %. Les Curculionidae diminuent de 50 % mais restent un groupe accessoire avec une contribution relative conservée entre les 2 sites. Tous les taxa secondaires et rares voient leur effectif varier : les Ciidae, les Attelabidae, les Staphyllinidae et larves de Coccinellidae progressent significativement, les Cerambycidae et Scolytidae sont relativement stables, les Aderidae et Cucujidae chutent. 5 taxa rares (avec 1 à 3 spécimens) ne sont exclusivement présents qu'en situation infestée alors que 13 (avec 1 à 3 individus) ne sont exclusivement rencontrés qu'en canopée témoin indiquant un effet sur ces taxa. Enfin les larves hors Coccinellidae se réduisent de plus de 48 %.

**Les diptères** (Figure 128). La communauté en situation témoin est peu diversifiée au rang familial et déséquilibré avec la présence de groupes très dominants : Sciaridae (51,9 %) et les Ceratopogonidae et les cyclorraphes acalyptrates (hors Muscoidea) avec chacun 14%. En situation envahie, le peuplement est sensiblement plus équilibré. Il y a



**Figure 133** : Comparaison des effectifs capturés pour les différentes guildes d'hyménoptères parasites récoltés en canopée sclérophylle entre sites envahi et non envahi par *W. auropunctata*



**Figure 134** : Contribution relative des différentes guildes d'hyménoptères parasites récoltées en canopée de sclérophylle entre sites non envahi (a) et envahi (b) par *W. auropunctata*

codominance entre les cyclorraphes acalyptates (hors Muscoidea) (40,5 %) et les Ceratopogonidae (31,5%) qui augmentent leur effectif en valeur absolue. Les Sciaridae régressent très fortement en valeur absolue (réduction de 82,4%) et ne contribuent plus qu'à 4,3 % de la communauté. Par contre, on assiste à l'augmentation des Cecidomyidae (12,8 % de la communauté des diptères) alors que les larves et les Chironomidae diminuent (de moitié et d'1/3 respectivement). Les Phoridae restent stables en valeur absolue (32 individus dans chaque station).

**Les hémiptères** (Figure 129). En l'absence de *W. auropunctata*, le peuplement d'hémiptères apparaît équilibré (pas de groupes dominants) mais peu diversifié au niveau familial (15 taxa). Dans la situation envahie, la richesse taxinomique est stable, mais le peuplement est très déséquilibré avec une dominance extrême des Psylloidea (65 % de la communauté échantillonnée). Les autres taxa se partagent équitablement l'abondance. Parmi les hétéroptères, on assiste à la réduction des effectifs à l'exception des Reduviidae et des Pentatomidae (effectif multiplié respectivement par un facteur 2 et 6). Chez les homoptères, on observe une tendance inverse : tous les groupes augmentent (Cicadellidae, Coccoidea, Aphididae et Aleyrodidae) sauf les Fulgoroidea qui diminuent de moitié.

**Les hyménoptères** (Figures 130 à 134). Dans la situation témoin, l'effectif est équitablement réparti entre les différentes familles présentes (24 familles) sans dominance d'un groupe particulier. Par contre, dans le site perturbé par *W. auropunctata*, si la richesse taxinomique familiale se maintient avec 23 familles rencontrées, la structure numérique (abondance) est modifiée. On observe 2 familles dominantes, les Encyrtidae et les Aphelinidae (40 % et 25,5 %). Elles connaissent une très forte augmentation de leur valeur absolue (5 fois ou plus par rapport à la situation témoin). La figure 131 nous permet de voir l'évolution de la diversité présente (morphospecies) dans chaque famille. On observe uniquement une augmentation significative du nombre de morphospecies pour les 2 groupes dominants du site infesté (Encyrtidae et Aphelinidae, avec respectivement 1/3 et 2/3 en plus). Les Sphecidae et Ichneumonidae ont leur diversité réduite (2/3 en moins). En outre, le profil d'abondance des peuplements d'hyménoptères parasites, apprécié au niveau taxinomique du genre (Figure 132) nous permet de constater une moindre diversité du peuplement envahi (24 taxa en moins par rapport à la situation témoin) et un déséquilibre de la répartition des abondances avec des groupes dominants plus abondants (la pente initiale de la courbe abondance/rang d'abondance est plus forte). Les figures 133 et 134 nous permettent de voir la contribution, tant en valeur absolue qu'en contribution relative, des guildes d'hyménoptères parasites. Dans le site infesté par l'envahisseur, on constate que les guildes privilégiées correspondent principalement aux parasites de Diaspididae, de Coccidae, de Psylloidea et dans une moindre mesure aux parasites de Pseudococcidae. La part relative de ces guildes passe d'environ 10 % à 63 % des guildes représentées. On remarque dans le site témoin que les guildes les plus représentées sont respectivement les parasites de lépidoptères, de Cecidomyidae et de coléoptères xylophages (51 % des guildes représentées). En situation infestée, ces guildes régressent et ne représentent plus que 18 %

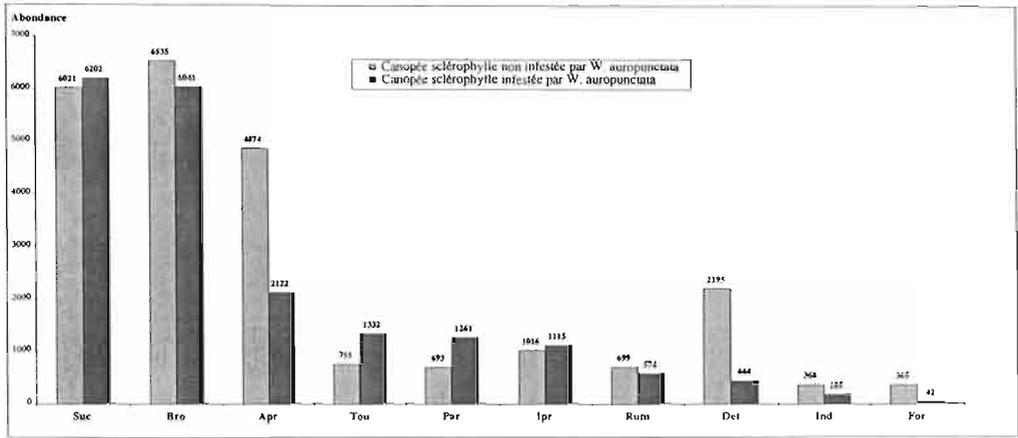


Figure 135 : Effectifs capturés pour les différentes guildes trophiques participant aux peuplements de canopées sclérophylles envahie et non envahie par *W. auropunctata* (*W. auropunctata* exclue)

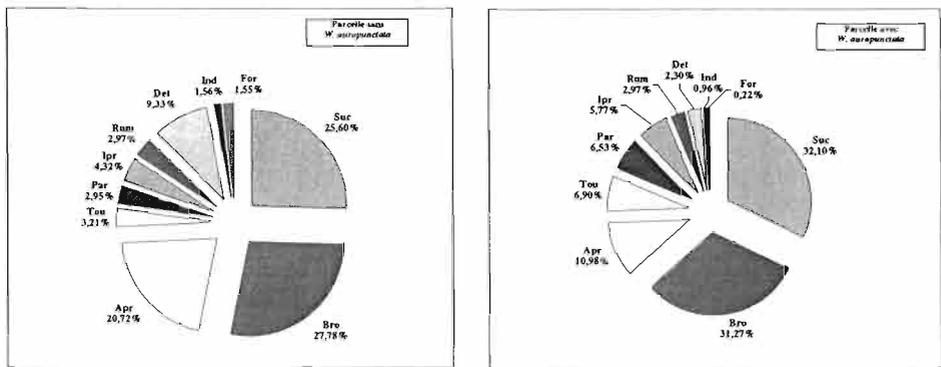


Figure 136 : Contribution relative des différentes guildes trophiques aux peuplements capturés en canopée sclérophylle, en présence et en absence de *W. auropunctata* (*W. auropunctata* exclue) (avril 1995)

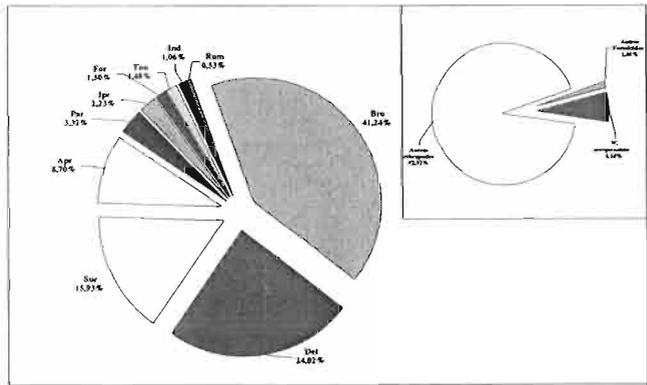


Figure 137 : Structure des guildes trophiques de la canopée sclérophylle envahie (site de Pindai) par *W. auropunctata* (avril 1993) -modifié de Guilbert (1994)-

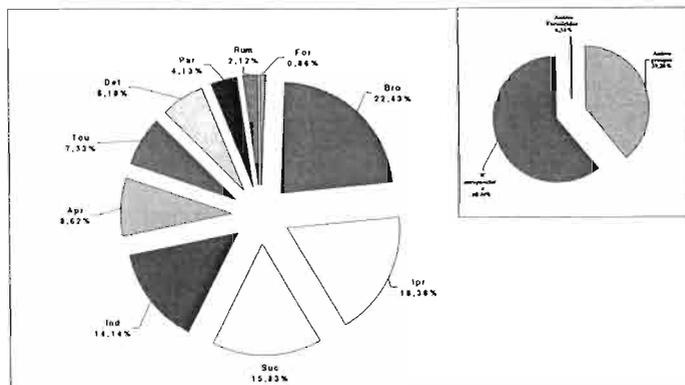


Figure 138 : Structure des guildes trophiques d'une canopée méso-sclérophylle envahie par *W. auropunctata* (juin 1992) -modifié de Guilbert 1994 -

des guildes. Le tableau 22a présente le nombre minimum d'hyperparasites présents dans les 2 parcelles (compte tenu du manque de précision des déterminations).

Tableau 22a : estimation du nombre d'hyménoptères hyperparasites identifiés à partir des morphotypes récoltés en forêt dense

Groupes taxinomiques supportant des hyménoptères hyperparasites	Situation témoin	Situation infestée
Aphididae	2	2
Pseudococcidae	-	11
Psylloidea	-	4
Coccidae	-	1
Lepidoptera	5	-

Malgré leur faible occurrence, les hyperparasites confirment une augmentation de la guildes des parasites de Coccoidea en situation envahie. La prépondérance en situation infestée des parasites de Coccoidea peut apparaître surprenante compte tenu de la faiblesse proportionnelle des effectifs capturés pour ce groupe d'hémiptères. Ceci s'explique par une limite de notre méthode d'échantillonnage : l'effet de l'insecticide n'entraîne pas la chute des Coccoidea, après leur mort, ils restent fixés à leur végétal hôte. L'augmentation de ces guildes de parasites des cochenilles nous révèle une présence supérieure des Coccoidea dans la communauté infestée.

## (2) Approche fonctionnelle

Au point de vue de la structure trophique échantillonnée dans les canopées sclérophylles, on constate, en valeur absolue et en contribution relative, une dominance des brouteurs d'épiphytes et des phytophages suceurs de sève. D'une situation à l'autre, leurs effectifs varient peu et leur contribution relative tend à s'affirmer du fait de la réduction globale de l'effectif de la faune (Figures 135, 136). Comme déjà noté précédemment, la structure trophique dans la situation témoin se caractérise par une très faible contribution de la guildes des fourmis. On remarque une chute sensible, en valeur absolue, des effectifs capturés pour les catégories des autres prédateurs et des détritiphages alors que les parasites, les touristes et les insectes prédateurs montrent une progression de l'effectif capturé. Ces modifications conduisent aux changements principaux constatés de la structure fonctionnelle des 2 communautés (Figures 135, 136). En situation infestée, les prédateurs non-insectes (**apr**) et les phytophages broyeur (**rum**) sont les 2 niveaux où la participation à la structure trophique est la plus modifiée.

Les 2 structures fonctionnelles apparaissent convergentes, l'impact de l'envahisseur semble donc plus significatif sur la composition taxinomique et numérique que sur la structure fonctionnelle. Dans chaque station, les groupes impliqués dans les

guildes sont différents. Ainsi, les proportions sont conservées pour les 2 principales guildes, les composantes de celles-ci sont différentes : la proportion relative des taxa présents est modifiée. Pour les brouteurs d'épiphytes, il y a réduction de l'effectif des collemboles arthropléones, compensée par une augmentation relative de même ampleur des psocoptères. Alors que, pour les suceurs phytophages, il y a une très forte réduction des thysanoptères, compensée par une augmentation dans les mêmes proportions des Psylloidea. On notera que ce groupe fonctionnel (**suc**) est sans doute sous-estimé compte tenu de la méthode d'échantillonnage utilisée (comme nous le révèle les guildes des hyménoptères parasites). Il semble que la faune exploite le milieu de façon relativement semblable entre les 2 sites (même structure fonctionnelle). On peut donc en déduire l'existence de conséquences ou de comportements différents de *W. auropunctata* vis-à-vis de groupes taxinomiques différents mais fonctionnellement équivalents. Au sein des invertébrés ayant un même mode d'exploitation des ressources, l'envahisseur semble "favoriser" certains et en "défavoriser" d'autres. D'un point de vue fonctionnel, il y aurait une tendance au maintien de la structure malgré des remplacements au sein des catégories. En fait, notre approche est sans doute trop globale pour appréhender les mécanismes en cours. Mais, en fait nous sommes sans doute confrontés à un manque de sensibilité de l'analyse, du fait de l'imprécision des guildes utilisées. Néanmoins, notre niveau d'analyse fonctionnel est indicateur des tendances générales.

La comparaison de la structure trophique observée dans 2 autres milieux sclérophylles respectivement en 1992 et 1993, et à la même période de l'année (Figures 137 et 138) montre des différences sensibles. En particulier, nous notons la prépondérance des brouteurs d'épiphytes dans les 2 sites, la part importante des détritiphages à Pindaï en 1993 (Figure 137) et des Insectes prédateurs à Païta en 1992 (Figure 138). Dans les 2 cas, la guildes des phytophages suceurs occupent le 3<sup>ème</sup> rang d'abondance alors qu'ils constituent la guildes majoritaire dans les 2 sites sclérophylles de Pindaï en 1995. On note que dans le site de Païta, la proportion représentée par *W. auropunctata* est du même ordre de grandeur que celle observée à Pindaï en 1995 (respectivement 60 % et 57 %). Par contre, à Pindaï en 1993, la proportion est beaucoup plus faible avec à peine plus de 6 %. On note également que la contribution de la guildes des fourmis à Pindaï en mai 1992 est du même ordre que celle observée dans la structure trophique de la parcelle non envahi en 1995. Alors que dans le site de Païta (juin 1992), on a une proportion du même ordre de grandeur que dans le site envahi en 1995. Deux hypothèses peuvent expliquer la différence entre les structures observées pour le site de Pindaï : soit la pression de *W. auropunctata* s'est accrue sur le milieu sclérophylle pour atteindre un niveau de pullulations identiques à celui observé dans le site de Païta,, soit il existe des variations inter-annuelles fortes sans doute en liaison avec les fluctuations climatiques. En particulier, l'échantillonnage mené en 1995 se situe au cours d'une période de sécheresse inhabituelle pour le territoire, ce qui pourrait avoir des conséquences sur les effectifs relatifs des différents groupes. Il y a une certaine convergence entre les structures fonctionnelles observées à Pindaï en 1995 et à Païta 1992 révélant une pression semblable de l'envahisseur. Cependant, il existe des différences sensibles, en

particulier la place occupée par les insectes prédateurs et qui relèvent certainement de différences inter-habitats. Le milieu de Païta montre des caractéristiques sclérophylles atténuées (formation plus mésophylle).

b) *Description et caractérisation de la structure des peuplements de la canopée dense humide*

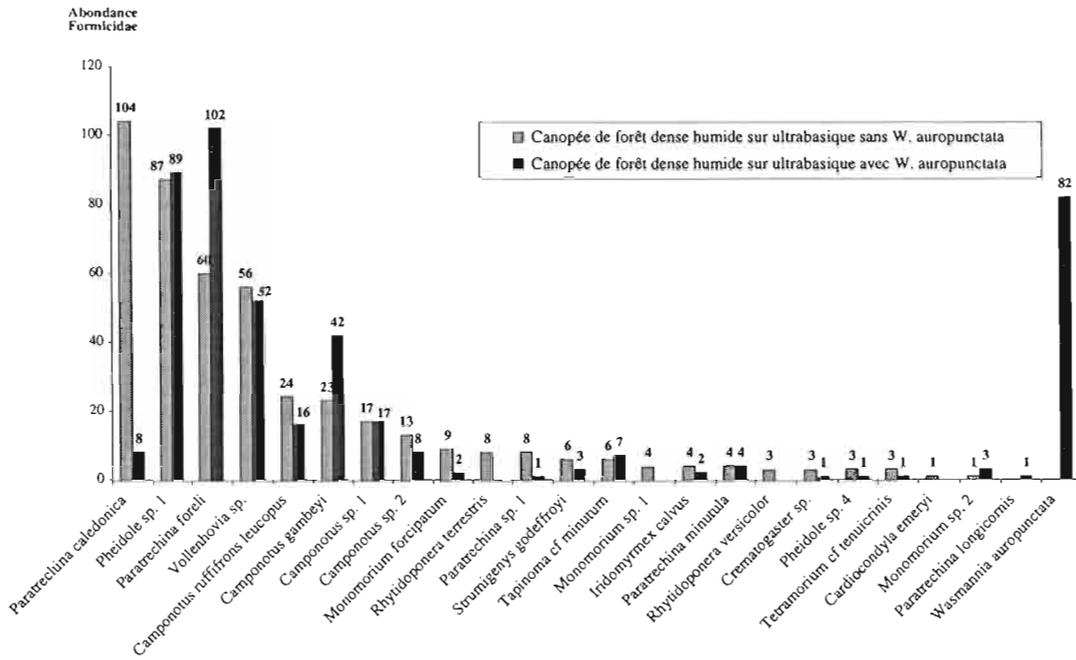
(1) *Structure taxinomique des communautés*

(a) *Les Formicidae*

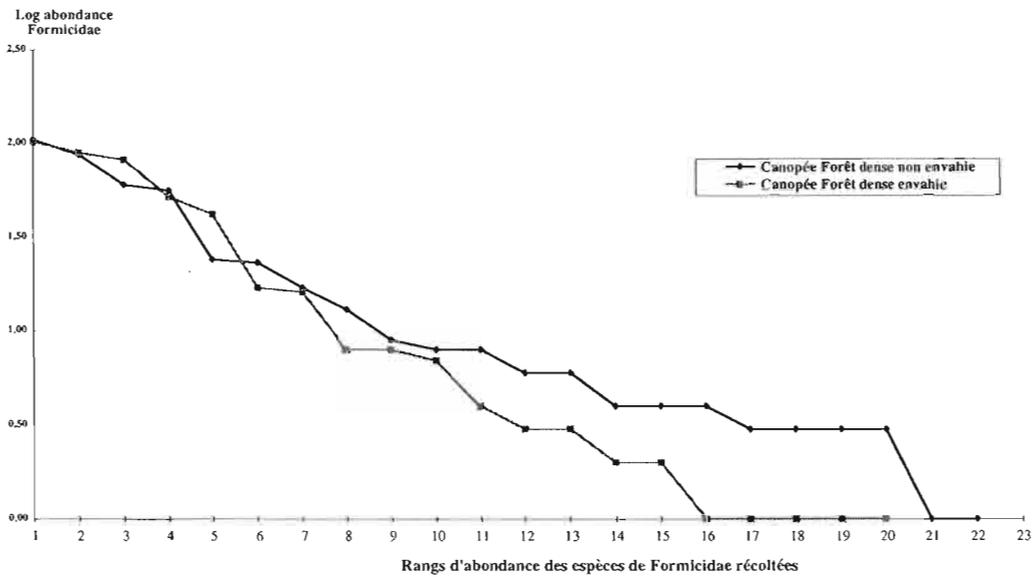
Les récoltes réalisées dans les 2 canopées de forêt dense humide représentent 889 spécimens appartenant à 24 espèces différentes (y compris *W. auropunctata*) et réparties en 14 genres. La myrmécofaune récoltée dans la canopée de la station témoin compte 447 spécimens répartis en 22 espèces et 11 genres (Figure 139). Dans la parcelle infestée, nous avons récolté 442 individus appartenant à 20 espèces (dont *Wasmannia auropunctata*), réparties dans 11 genres, représentant 360 spécimens n'appartenant pas à l'espèce envahissante (Figure 139). Malgré la présence de l'envahisseur, les myrmécofaunes ont des effectifs voisins, et *W. auropunctata* participe peu à la myrmécofaune de la canopée du site qu'elle envahit (18,55 % du total récolté), contrairement à toutes les autres situations observées. Dans les 2 situations, on observe donc une densité moyenne de la myrmécofaune très voisine : autour de 15 individus/m<sup>2</sup>. Cependant si l'on exclu *W. auropunctata*, la myrmécofaune résiduelle apparaît réduite avec une densité de 12 fourmis/m<sup>2</sup>. Compte tenu du fait que *W. auropunctata* ne modifie pas de façon spectaculaire le peuplement, nous décrirons, dans la suite de ce paragraphe, la myrmécofaune du site infesté sans exclure *W. auropunctata*.

Dans les 2 cas, les myrmécofaunes ont une densité proche de celle observée dans la canopée sclérophylle, mais proportionnellement les Formicidae participent plus aux peuplements de canopées en forêt dense qu'en forêt sclérophylle avec 3,25 % et 3,40 %, respectivement en situation non infestée et infestée (en raison d'effectifs globaux réduits de 50 %, voir paragraphe suivant). La richesse de la communauté des Formicidae est également supérieure dans les sites de forêt dense à celle dans les sites de forêt sclérophylle.

La figure 140 nous permet de comparer la distribution globale des abondances des espèces de Formicidae dans les 2 peuplements myrmécologiques échantillonnés. Le peuplement du site non infesté est plus diversifié, avec une richesse supérieure et une distribution régulière des effectifs des taxa présents (pente de la courbe abondance/rang d'abondance plus douce). Dans la situation infestée, on observe plus de taxa rares. Ces éléments sont confirmés par les indices de diversité et l'équitabilité calculée pour chaque peuplement. Les indices de Shannon et Margaleff donnent des valeurs proches pour la diversité des situations témoin et infestée, respectivement 3,262 et 3,392 avec une équitabilité de 0,761 en site témoin contre 2,805 et 2,929 pour une équitabilité de 0,690



**Figure 139** : Comparaison des effectifs capturés pour les différentes espèces appartenant aux peuplements myrmécologiques des canopées de forêt dense humide sur ultrabasique envahie et non envahie par *W. auropunctata*



**Figure 140** : Comparaison des peuplements myrmécologiques de la canopée des parcelles de forêt dense humide sur ultrabasique envahie et non envahie *W. auropunctata*

équitabilité de 0,761 en site témoin contre 2,805 et 2,929 pour une équitabilité de 0,690 (lorsqu'on exclue *W. auropunctata*) et 2,967 et 3,078 pour une équitabilité de 0,712 (lorsque *W. auropunctata* est incluse à la myrmécofaune).

Dans la zone envahie par *Wasmannia auropunctata*, la myrmécofaune est légèrement déséquilibrée et presque aussi riche que dans le site témoin (contrairement à ce qui a été observé pour le compartiment du sol). On compte 20 taxa contre 13 à la même période de récolte au sol. D'ailleurs, la similitude entre les 2 myrmécofaunes de 2 canopées de forêt dense (estimée par l'indice de Jaccard) est forte ( $I_j = 0,75$ ). *W. auropunctata* n'est pas le groupe dominant, mais se comporte, pour le peuplement, comme une espèce codominante au même titre que *Paratrechina foreli*, *Pheidole sp. 1* (qui contribuent respectivement à 23,1%, 20,2 % et 18,5 % pour *W. auropunctata*). On trouve ensuite 2 espèces qui apparaissent accompagnatrices par rapport au groupe des espèces codominantes : *Camponotus gambeyi* et *Vollenhovia sp.* (avec une participation respective de 11,75 % et 9,5 % à la communauté échantillonnée). Les autres espèces conservent des effectifs plutôt faibles et participent peu à la caractérisation numérique du peuplement. On note cependant la forte régression de l'effectif capturé de *Paratrechina caledonica* qui passe d'un statut d'espèce dominante à celui d'espèce rare. *Paratrechina longicornis* n'est capturée que dans le site infesté. On remarque également la disparition des 2 espèces de *Rhytidoponera* arboricoles.

Le peuplement de la parcelle non affectée par l'envahisseur est relativement riche. On note, pour la même période de l'année, comparativement au niveau du sol 4 taxa capturés en plus (22 contre 18). Par soucis d'objectivité, on compare les peuplements au sol récoltés à la même saison. La distribution des abondances entre les différentes espèces est plutôt régulière (illustrée par la pente de la courbe de la figure et la valeur élevée de l'équitabilité calculée ( $H=0,761$ )). De ce fait, le peuplement apparaît diversifié, comme le montrent les valeurs des indices de Shannon et de Margaleff, respectivement 3,262 et 3,392 (Tableau 22). Ce peuplement se caractérise par une dominance de *Paratrechina caledonica* (avec une contribution relative de 23,26 % à la myrmécofaune capturée) et un groupe d'espèces accompagnatrices : *Pheidole sp. 1*, *Paratrechina foreli*, et *Vollenhovia sp.*, classées par contribution décroissante). On note la présence de 2 *Rhytidoponera* arboricoles (*Rhytidoponera terrestris* et *Rhytidoponera versicolor*). Les 10 autres espèces constituent un cortège d'espèces qu'on considère comme rares pour le peuplement, leur contribution respective au peuplement est toujours inférieure à 2 % (Figures). Parmi les 5 espèces dominantes au sol dans les conditions témoins, 2 se retrouvent de façon très significative en canopée : *Pheidole sp. 1* et *Paratrechina caledonica*.

Dans la situation témoin, on recense 2 espèces introduites (*Cardiocondyla emeryi* et *Strumigenys godeffroyi*) soit 8,3 % des espèces prélevées, et qui constituent 1 % de l'effectif de la myrmécofaune collectée (5 individus). On doit, en outre, préciser que l'espèce *C. emeryi* est représentée par une seule femelle ailée. La contribution relative des espèces introduites est du même ordre de grandeur que celle observée au sol tant en proportion de l'effectif total que de la contribution relative à la diversité (respectivement

1,6 % et 8,3 %). 4 sous-familles sont représentées en canopée : les Ponerinae (2 espèces soit 9,1 % pour 2,4 % de l'effectif), les Formicinae (8 espèces soit 36,4 % des espèces et 56,6 % de l'effectif total), les Myrmicinae (10 espèces soit 45,5 % des espèces et 38,7% de l'effectif total) et les Dolichoderinae (2 espèces soit 9,1% des espèces et 2,23 % de l'effectif total). La contribution relative forte des Myrmicinae et des Formicinae à l'abondance et à la diversité du peuplement s'explique par la présence de groupes typiquement arboricoles chez les Formicinae (*Camponotus sp.*) et de groupes capables d'exploiter les 2 niveaux (*Paratrechina sp.* Chez les Formicinae et cas de nombreuses Myrmicinae). Le peuplement de la canopée apparaît moins riche avec une plus grande richesse de natives. La proportion d'introduites est bien plus faible que celle représentant la myrmécofaune totale de Nouvelle-Calédonie (14,84 %). Le peuplement de la canopée de forêt dense du site non infesté a la représentativité d'un milieu natif néo-calédonien tout comme cela a déjà été noté pour la myrmécofaune du compartiment du sol. La dominance de *Paratrechina caledonica* en canopée dans le site témoin contraste avec la situation observée au sol où cette espèce n'a pas été observée à cette saison de récolte au sol (Est ce du à une exploitation privilégiée de la canopée par cette espèce pendant cette période de l'année ?).

Dans la situation infestée, on recense 3 espèces introduites soit 15 % des espèces prélevées (y compris *W. auropunctata*), et qui constituent 19,4 % de l'effectif de la myrmécofaune collectée (86 individus). *Strumigenys godeffroyi* et *Paratrechina longicornis* sont très faiblement représentées. La contribution relative des espèces introduites est beaucoup plus faible que celle observée au sol, en avril, tant en proportion de l'effectif total que de la diversité (respectivement 30,7 % et 57,1 % (hors *W. auropunctata*) ou 91,95 % (avec *W. auropunctata*)).

Trois sous-familles sont représentées en canopée : les Formicinae (9 espèces soit 45 % des espèces et 45,0 % de l'effectif total), les Myrmicinae (9 espèces soit 45 % des espèces et 53,8 % de l'effectif total) et les Dolichoderinae (2 espèces soit 10 % des espèces et 1,13 % de l'effectif total). La forte contribution relative des Myrmicinae et des Formicinae à l'abondance et à la diversité du peuplement s'explique par la présence de groupes typiquement arboricoles dans les rangs des Formicinae et des Myrmicinae (*Camponotus sp.* et *Vollenhovia sp.* respectivement) et de groupes capables d'exploiter les 2 niveaux (*Paratrechina sp.* et *Pheidole sp.*, *Monomorium sp.* respectivement). La proportion d'espèces introduites est proche de celle rencontrée pour la myrmécofaune totale de Nouvelle-Calédonie (14,84 %). Le peuplement de la canopée de forêt dense du site infesté a, également, une représentativité d'un milieu natif néo-calédonien à la différence du peuplement du sol de cette même station qui apparaît altéré, même si dans les 2 cas il y a disparition des Ponerinae natives.

La similitude (estimée par le coefficient de Jaccard) entre les peuplements observés dans chaque situation au sol et en canopée est assez faible :  $I_j = 0,250$  (entre sol et canopée dans la situation témoin) et  $I_j=0,179$  (entre le sol et canopée dans la situation perturbée par *W. auropunctata*). Il y a une ségrégation des 2 compartiments dans le milieu forestier dense humide avec peu d'espèces capables d'utiliser les 2 compartiments (notamment pour les

Ponerinae). La pression de *W. auropunctata* apparaît faible en canopée, cette espèce apparaît essentiellement terricole avec une utilisation de la canopée pour l'exploitation de certaines ressources. Mais, signalons que la période à laquelle nous avons travaillé n'est pas la plus favorable pour observer la pression de *W. auropunctata* en forêt dense humide. Notre échantillonnage a été réalisé au moment où *W. auropunctata* connaît un minimum d'abondance dans le milieu et alors que le reste de la faune d'invertébrés à tendance à montrer une plus forte abondance. Mais, sur la base des informations disponibles, il n'était pas possible d'anticiper cette limite d'analyse. Il apparaît donc nécessaire d'exercer un nouvel effort d'échantillonnage en canopée mais selon une périodicité au moins bi-annuelle (saison maximale et minimale).

(b) Les autres groupes d'arthropodes

(i) Structure générale du peuplement

L'ensemble de la faune des arthropodes récoltés en canopée de forêt dense humide compte de 24 624 invertébrés, on compte 24 542 spécimens dont 807 Formicidae (en excluant *Wasmannia auropunctata*). Ce total se répartit en 13 764 individus pour la situation témoin et 10 660 invertébrés dans la situation infestée. La présence de l'envahisseur ne se solde pas par une augmentation en valeur absolue de la quantité de faune récoltée, à la différence de ce qui a pu être observé dans les autres situations au sol ou en canopées sclérophylles. Dans la station non infestée par l'envahisseur, on observe donc 13 764 invertébrés dont 447 Formicidae (soit 3,25 % de la faune totale échantillonnée). Dans la station infestée, nous avons capturé 10 578 spécimens (*W. auropunctata* exclue) dont 360 Formicidae (soit 3,4 % de la faune des arthropodes récoltée). *Wasmannia auropunctata* a une représentation mineure en canopée de forêt dense humide, au moins pendant la période à laquelle nous avons réalisé nos prélèvements (au vue de la saisonnalité observée au sol, on peut faire l'hypothèse d'un fourragement réduit dans la végétation en cette saison puisque les effectifs sont à leur minimum au sol). Dans la parcelle envahie par *W. auropunctata*, l'ensemble des arthropodes récoltés représente près de 99,3 % de l'effectif total de la faune capturée (Figure 141). Cependant, lorsque tous les Formicidae sont exclus des effectifs récoltés, on observe une faune moins abondante de près de 24 % en situation infestée par rapport à la situation témoin. En ce qui concerne la densité moyenne des 2 peuplements, on compte 491,57 individus /m<sup>2</sup> en situation témoin et 352,6 individus/m<sup>2</sup> (*W. auropunctata* exclue) et cette densité atteint 355,33 individus/m<sup>2</sup> (lorsque l'effectif de l'envahisseur est pris en considération). Par rapport à la situation observée en canopée sclérophylle, on a une faune beaucoup moins abondante (plus de 50 % de réduction des effectifs totaux échantillonnés dans chacune des 2 situations).

Si l'on considère les niveaux taxinomiques supérieurs (ordres et classes), 22 taxa sont représentés dans la parcelle non infestée contre 24 dans celle qui est infestée (Figure 143). Nous avons isolé les larves en un groupe individualisé. Trois groupes

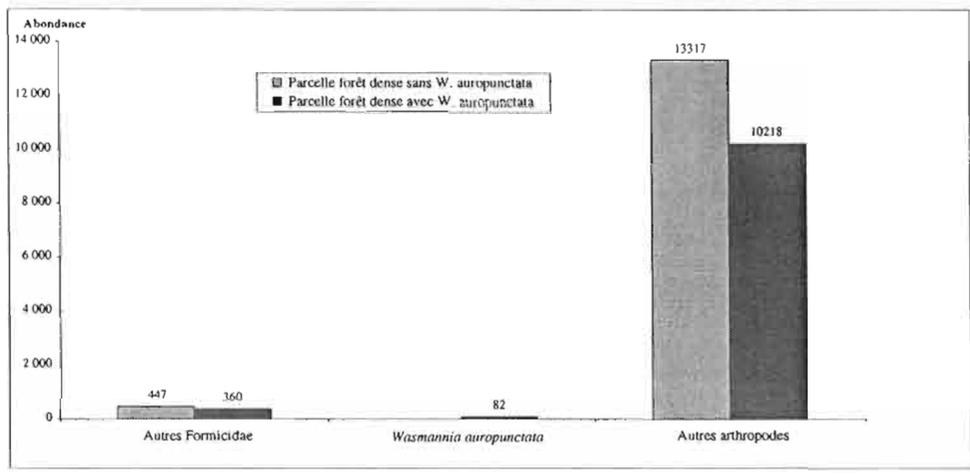


Figure 141 : Comparaison des effectifs capturés pour les peuplements d'arthropodes en canopée de forêt dense humide sur ultrabasique en présence et en absence de *W. auropunctata*

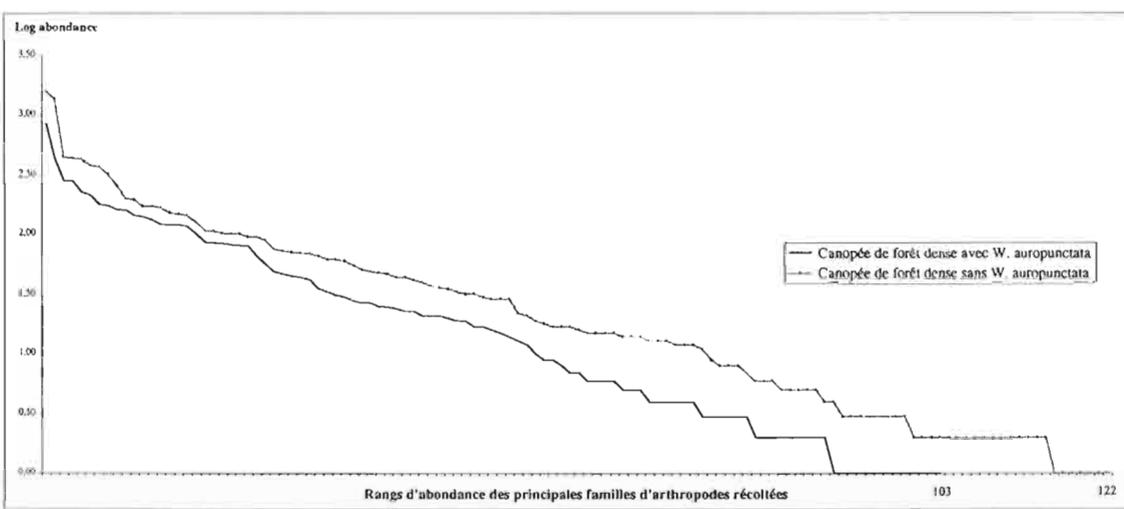


Figure 142 : Comparaison des profils d'abondance des peuplements échantillonnés en canopée de forêt dense humide sur ultrabasique

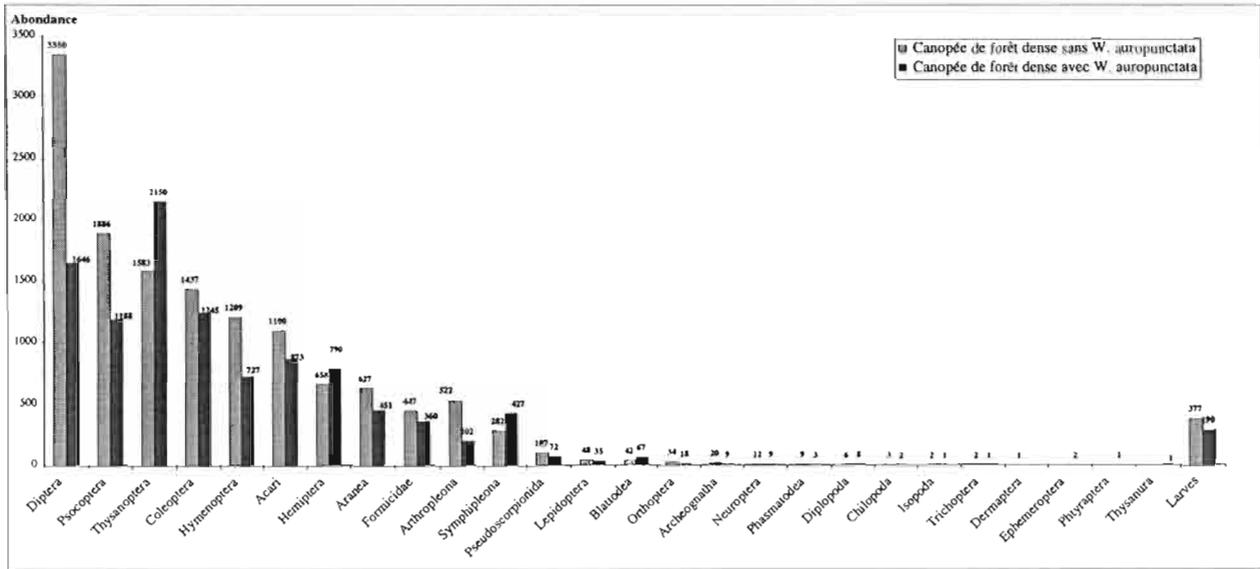
minoritaires ne se rencontrent que dans le site affecté par l'envahisseur : les éphéméroptères, phtyrapètes (1 individu sans doute tombé d'un nid d'oiseaux) et les thysanoures. Les effectifs capturés ne sont pas significatifs.

Le peuplement échantillonné en absence de l'envahisseur est dominé par les diptères avec une contribution 24,33 %. Les psocoptères, les thysanoptères, les coléoptères, les hyménoptères (hors Formicidae), les acariens (gamasides et oribates), hémiptères, araignées, les Formicidae, les collemboles Arthropléones et Symphypléones constituent les taxa accessoires pour la communauté des invertébrés de la canopée de forêt dense témoin (classes par abondance décroissante et de contribution relative à la communauté > 2 %). Les 12 autres groupes sont peu représentés. Ils ont une contribution globale au peuplement voisine de 2,1% du total (Figure 143).

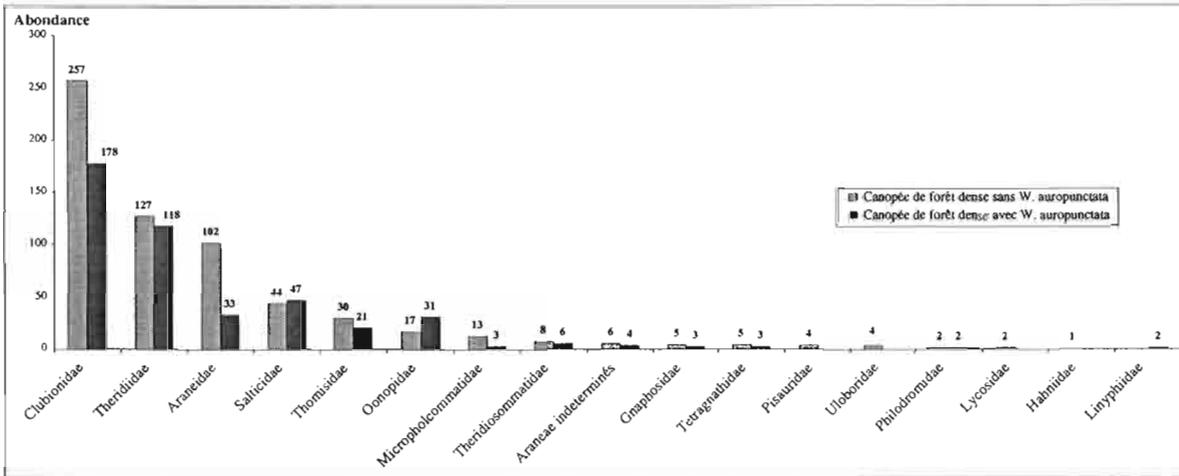
Les échantillons récoltés dans le peuplement infesté sont dominés par les thysanoptères (20,17 % de l'effectif total récolté). Les diptères, les coléoptères, les psocoptères, les acariens (gamasides et oribates), les hémiptères, les hyménoptères (Formicidae exclus), les araignées, les collemboles symphypléones, les Formicidae et les collemboles arthropléones constituent les taxa accessoires pour la communauté des invertébrés de la canopée de forêt dense infestée (classés par abondance décroissante et de contribution relative à la communauté > 2 %). Les 14 autres groupes sont peu représentés. Ils ont une contribution globale au peuplement voisine de 2 % du total (Figure 143). En dehors des modifications de proportions des 3 groupes les plus représentés (Diptères : réduction de 50 %, psocoptères : réduction de 43 %, et les thysanoptères : progression de 27 %), on observe peu de variations entre les 2 situations pour tous les autres groupes, à l'exception des collemboles arthropléones et des hyménoptères (hors Formicidae) qui voient leur effectif diminué de moitié.

Les larves apparaissent plus abondantes en parcelle non infestée (réduction de 25 % de l'effectif) même si leur contribution à l'ensemble des invertébrés est peu différente. Il semble donc y avoir moins de formes juvéniles en situation envahie. Dans l'analyse plus fine des taxa, on verra quels sont les taxa impliqués dans l'effectif des larves.

A ce niveau d'analyse taxinomique (ordres et classes), nous ne percevons peu de différences dans l'organisation numérique et taxinomique des 2 communautés échantillonnées. Toutefois, la contribution relative des différents groupes est différente d'un site à l'autre. La figure 142 nous permet de comparer la distribution globale des abondances entre les différents taxa recensés dans les 2 communautés échantillonnées. On ne prend en considération que la faune pour laquelle nous disposons d'une identification taxinomique au niveau de la famille ou de la super-famille. A ce niveau d'appréciation de la biodiversité, les 2 peuplements apparaissent relativement équilibrés, avec une répartition régulière des abondances entre les différents groupes qui composent le peuplement. L'allure des peuplements est convergente. On note cependant une moindre diversité dans le cas de la situation témoin du fait d'une richesse plus faible (avec 103 taxa recensés contre 121 dans le site envahi) et d'un cortège de taxa rares un peu plus nombreux. A ce niveau



**Figure 143** : Effectifs capturés pour les différents ordres d'arthropodes en canopée de forêt dense humide sur ultrabasique, en présence et en absence de *W. auropunctata*



**Figure 144** : Comparaison des effectifs capturés pour les différentes familles d'araignées récoltées en canopée de forêt dense humide sur ultrabasique, en présence et en absence de *W. auropunctata*

d'appréciation globale de la diversité, il existe un déséquilibre faunistique entre les 2 situations. On perçoit une organisation numérique et taxinomique différente entre les 2 communautés échantillonnées.

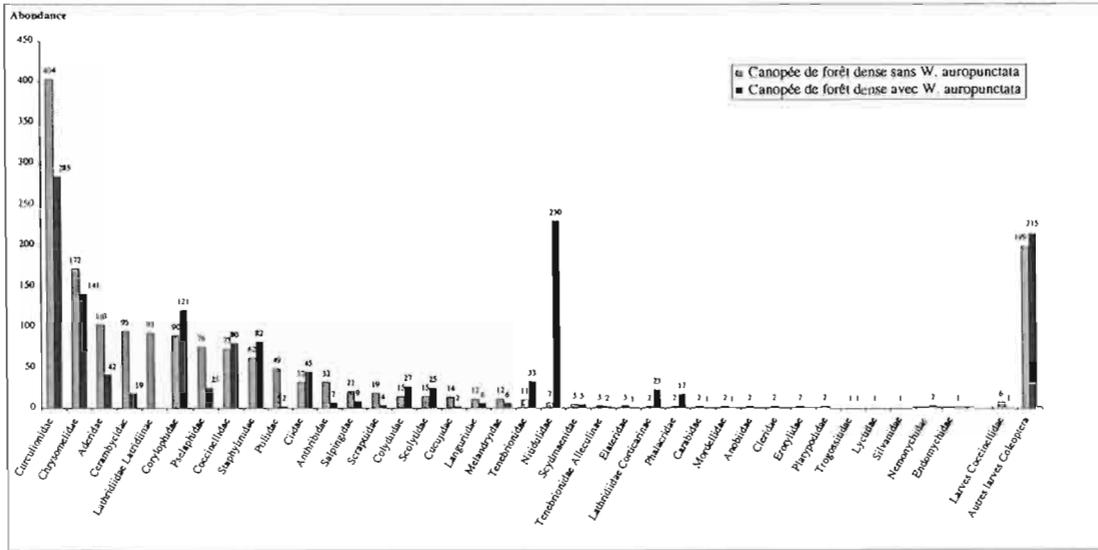
On peut affiner ce commentaire en détaillant les variations au niveau des principales familles des principaux ordres. Cependant pour l'explication de ces différences, la position de lisère de la parcelle infestée doit aussi intervenir et peut masquer ce qui peut être attribué à la présence de *W. auropunctata*. Nous y reviendrons ultérieurement.

(ii) Contribution relative des principaux groupes d'invertébrés

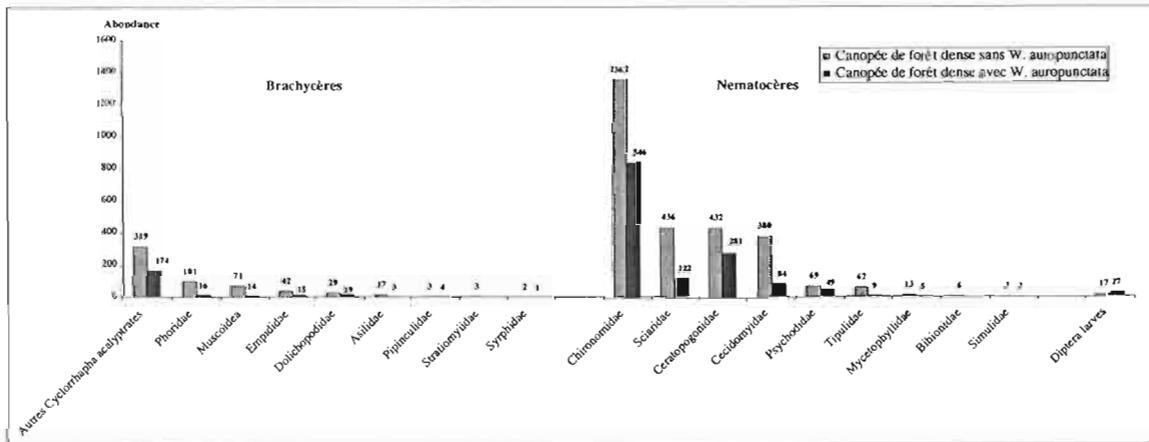
**Les araignées** (Figure 144). On observe une diminution de la diversité : la richesse taxinomique est réduite (on passe de 16 familles à 15). En situation non envahie, on trouve un groupe dominant (les Clubionidae : 41 %) et 2 accessoires (les Theridiidae et les Araneidae qui représentent 36,5 %). Dans la situation infestée, malgré une perte d'effectif (30 %), les Clubionidae restent dominants (39,4 %). Les Theridiidae restent stables alors que les Araneidae diminuent de plus de 66 %. C'est la réduction des 2 groupes précédents qui explique la variation totale des effectifs de la communauté arachnéenne. Seuls les Oonopidae montrent une progression notable (doublement de leur effectif).

**Les coléoptères** (Figure 145). Dans le site témoin, le peuplement est déséquilibré avec une famille majeure (les Curculionidae, près de 30 % de contribution) et les 35 autres taxa se partagent de façon régulière l'effectif. En situation infestée, on observe une codominance des Curculionidae et des Nitidulidae. Les premiers ont une abondance réduite de 30 % alors que les autres passent d'un statut rare à un statut dominant, avec une progression de leur effectif (de plus de 97 %). Globalement, il y a une forte réduction de l'effectif et de la richesse en situation infestée (de 36 familles à 29 familles). On observe une disparition complète des Lathridiidae Latridiinae, une progression sensible de l'effectif des Anthribidae, des Ptiliidae, des Cerambycidae, des Aderidae, des Scaptiidae et des Pselaphidae qui sont tous des phytophages broyeur. Par contre on assiste à une augmentation sensible de l'effectif des Corylophidae, des Staphylinidae, Ciidae, Tenebrionidae, Latridiidae Corticarinae et des Phalacridae. Enfin l'effectif des larves de coléoptères reste identique et représente dans les 2 sites une proportion significative des 2 peuplements : 12,48 % et 14,78 % respectivement en situation témoin et envahie.

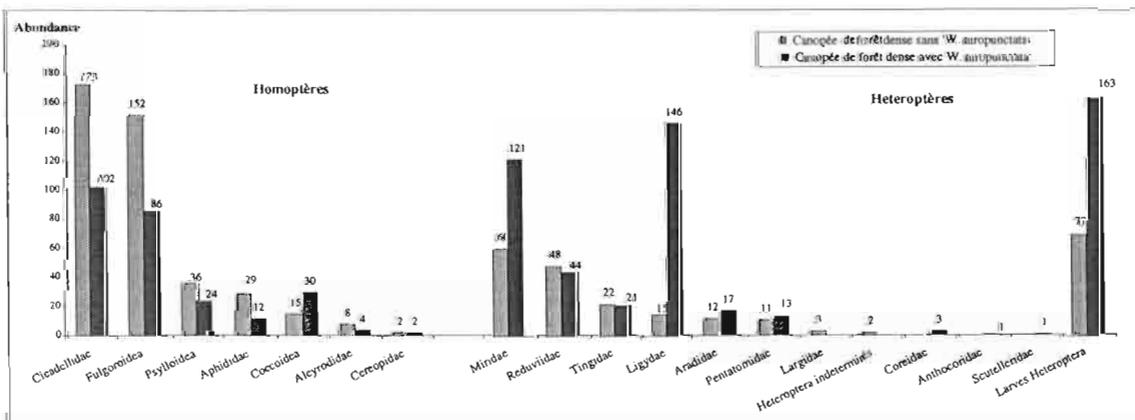
**Les diptères** (Figure 146). Entre les 2 situations échantillonnées, la tendance globale à la diminution de l'effectif est valable pour tous les taxa présents (18 contre 16). Dans les 2 cas, il y a une large dominance des Nématocères représentés pour l'essentiel par les Chironomidae, les Ceratopogonidae, les Sciaridae et les Cecidomyidae. Dans les 2 situations, les Chironomidae sont largement dominants (40,65 % et 51,45 %) malgré une diminution forte de leur effectif entre les 2 sites (40 % d'effectif en moins). On notera parmi les groupes qui voient leur effectif chuter très significativement les Phoridae.



**Figure 145 :** Comparaison des effectifs capturés pour les différentes familles de coléoptères récoltées en canopée de forêt dense humide sur ultrabasique, en présence et en absence de *W. auropunctata*



**Figure 146 :** Comparaison des effectifs capturés pour les différentes familles de diptères récoltées en canopée de forêt dense humide sur ultrabasique, en présence et en absence de *W. auropunctata*



**Figure 147 :** Comparaison des effectifs capturés pour les différentes familles d'hémiptères récoltées en canopée de forêt dense humide sur ultrabasique, en présence et en absence de *W. auropunctata*

**Les hémiptères** (Figure 147), dans le site témoin, on observe une large codominance de 2 groupes d'homoptères : Les Cicadellidae et les Fulgoroidea qui contribuent pour 26,9 % et 23,1 %. Les 13 autres taxa se partagent de façon équitable l'effectif de la communauté. En situation infestée, on observe une modification complète des groupes dominants. Ainsi, on observe une chute d'effectif des 2 groupes d'homoptères dominants en situation témoin, et une augmentation d'effectif des 3 catégories d'hétéroptères suivantes : larves d'hétéroptères, Ligydae et Miridae (augmentation de plus de 50 % de leur effectif). Il y a stabilité de la diversité familiale puisqu'on compte 16 taxa. Tous les homoptères à l'exception des Coccoidea montrent une réduction d'effectif alors que les autres groupes d'hétéroptères non mentionnés précédemment restent stables. Globalement il y a réduction des homoptères et augmentation des hétéroptères.

**Les hyménoptères** (Figure 148 à 152), dans la situation témoin, l'effectif est équitablement réparti entre les différentes familles présentes (25 familles) avec une certaine dominance des Eulophidae, Platygasteridae, Aphelinidae et Braconidae (qui représentent une contribution de 54,5 %). Dans le site infesté par *W. auropunctata*, la richesse taxinomique familiale se maintient avec 23 familles rencontrées. La structure numérique est modifiée résultant d'une réduction modérée à très forte de l'effectif de toutes les familles, à l'exception des Scelionidae et des Aphelinidae qui progressent légèrement. Le peuplement n'est plus dominé que par 2 familles : les Aphelinidae et les Platygasteridae avec une contribution de 40 %. Les 2 autres familles dominantes en situation témoin (les Eulophidae et les Braconidae) deviennent accessoires avec une réduction de plus de 50 % de leur effectif, pour une contribution relative qui ne représente que 17 % du total récolté.

La figure 149 nous permet de voir l'évolution de la diversité présente (morphospecies) dans chaque famille d'hyménoptères. On observe une réduction du nombre de morphospecies pour toutes les familles entre la situation témoin et infestée. Les 2 groupes qui montrent une abondance en progression (Aphelinidae et Scelionidae), ont pourtant un nombre moindre de morphospecies en milieu envahi. Ce dernier se caractérise donc par une diminution générale de la biodiversité des hyménoptères parasites, qui est peu sensible au niveau familial. Ce fait peut être étendu au reste du peuplement d'invertébrés. Compte tenu de la spécificité des relations hôte parasites, la diminution des parasites indique une diminution des hôtes (qui appartiennent à tous les ordres), ce qui implique une diminution générale de la biodiversité. Celle-ci n'est, cependant, pas sensible au niveau taxinomique supérieur comme le montrent nos précédents résultats (pour aucun ordre nous n'avons noté de réduction sensible de la diversité au niveau familial). On peut inférer cette réduction de l'évolution de la réduction d'abondance des différentes guildes d'hyménoptères parasites et de la modification de leur contribution relative (Figures 151, 152). Seule la guildes des parasites de Diaspides connaît une progression tant en effectif qu'en contribution relative. Toutes les autres ont un effectif en régression, mais globalement leur contribution respective se maintient. On notera cependant la réduction sensible de la guildes des parasites de Thysanoptères (dont la contribution passe 6,06 % à

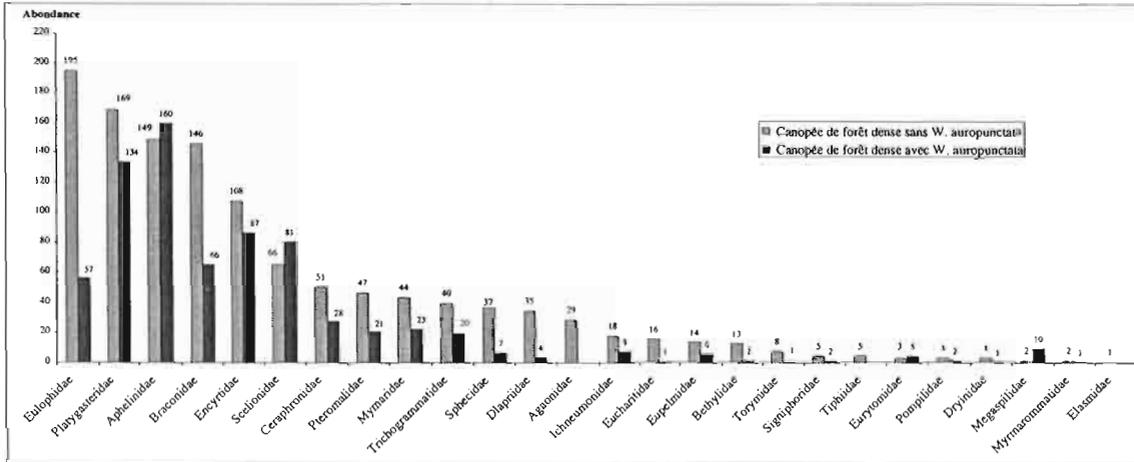


Figure 148 : Comparaison des effectifs capturés pour les différentes familles d'hyménoptères récoltés en canopée de forêt dense humide sur ultrabasique, en présence et en absence de *W. auropunctata*

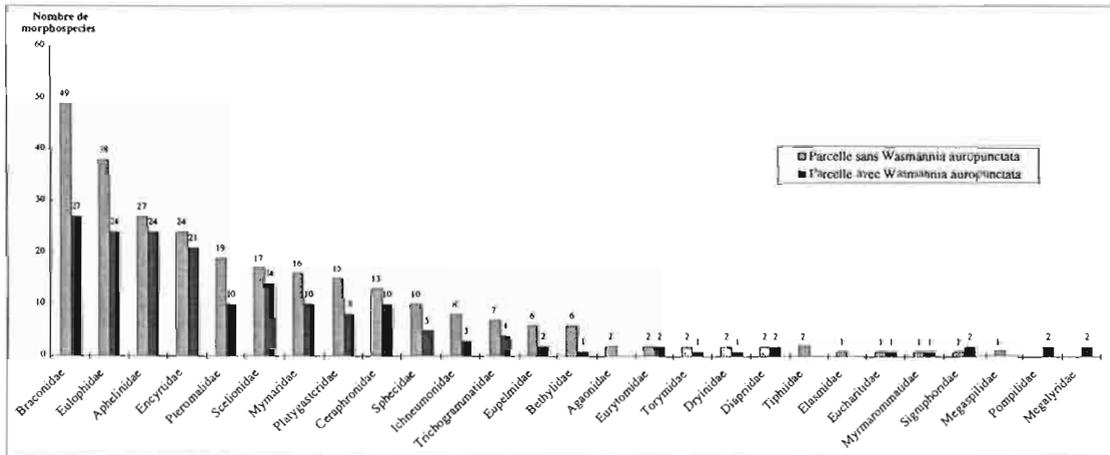


Figure 149 : Comparaison de la diversité observée pour les différentes familles d'hyménoptères dans les peuplements échantillonnés en forêt dense humide sur ultrabasique

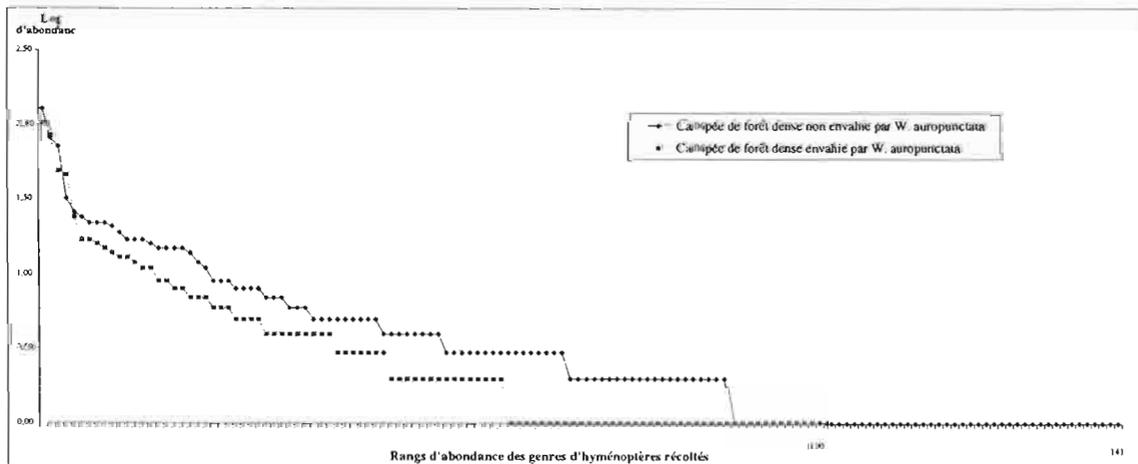


Figure 150 : Comparaison des profils de peuplements d'hyménoptères parasites capturés en canopée de forêt dense humide sur ultrabasique, en présence et en absence de *W. auropunctata*

1,67 %). Avec les parasites de Diaspides, les autres guildes dominantes sont, comme dans le cas de la forêt sclérophylle, les parasites de Lépidoptère et de Cecidomyidae. Leur dominance s'exprime dans les 2 situations. La progression des parasites de Diaspides laisse à penser que les Coccoidea ont une abondance dans le site infesté supérieur à celle échantillonnée (en raison d'une limite de notre méthode d'échantillonnage comme signalé précédemment). Le tableau 22b présente le nombre minimum d'hyperparasites présents dans les 2 parcelles (compte tenu du manque de précision des déterminations).

**Tableau 22b**: estimation du nombre d'hyménoptères hyperparasites identifiés à partir des morphotypes récoltés en forêt dense

Groupes taxinomiques supportant des hyménoptères hyperparasites	Situation témoin	Situation infestée
Aphididae	11	1
Pseudococcidae	-	14
Psylloidea	-	-
Coccidae	-	-
Lepidoptera	32	24

Si on observe globalement une stabilité de capture des hyperparasites, on note cependant la progression de ceux se développant sur Pseudococcidae et une régression de ceux se développant sur Aphididae.

Le profil d'abondance des genres présents nous permet de confirmer cette diminution de biodiversité à ce niveau taxinomique (Figure 150). On observe un écart de richesse de 41 taxa. Les 2 profils des peuplements se dissocient de façon progressive et régulière indiquant une réduction de biodiversité distribuée à tous les niveaux de représentativité d'abondance des taxa, à l'exception des quelques taxa dominants.

La pression de *W. auropunctata* apparaît très réduite, le déséquilibre faunistique marqué entre les 2 stations ne peut être expliqué par la présence de l'envahisseur. Cependant pour l'explication de ces différences, la situation de lisère du site infesté doit aussi intervenir et peut masquer ce qui peut être attribué à la présence de *W. auropunctata*. Nous y reviendrons ultérieurement.

## (2) Approche fonctionnelle

Au point de vue de la structure trophique échantillonnée, on trouve dans la parcelle témoin une proportion équilibrée et répartie des différentes guildes trophiques avec quatre groupes codominants : phytophages suceurs, brouteurs d'épiphytes, autres prédateurs et touristes (Figures 153, 154). La structure fonctionnelle est par contre déséquilibrée dans le site infesté avec une dominance tant en valeur absolue (+25 %) qu'en contribution relative (27,37 % des guildes contre 15,92 % en situation témoin) du groupe des

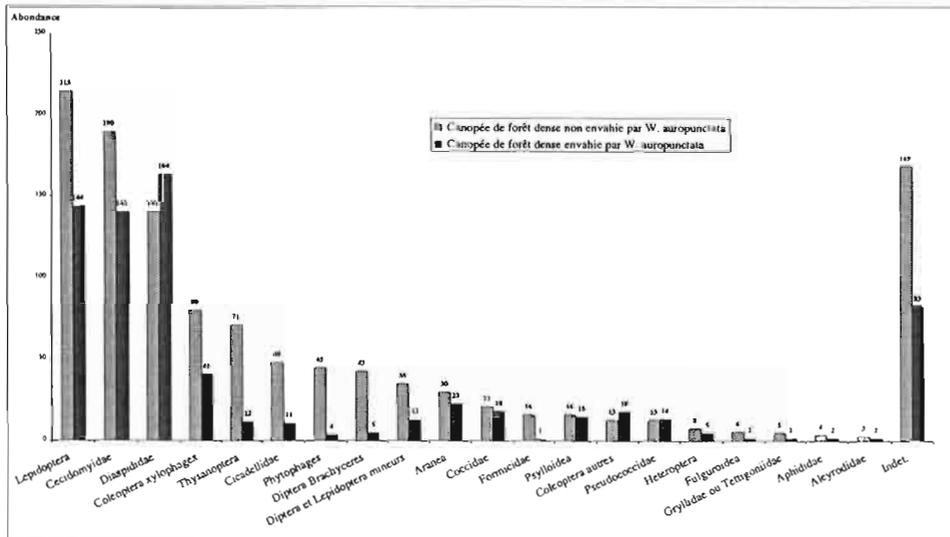


Figure 151 : Comparaison des effectifs capturés pour les différentes guildes d'hyménoptères parasites récoltés en canopée de forêt dense entre sites envahi et non envahi par *W. auropunctata*

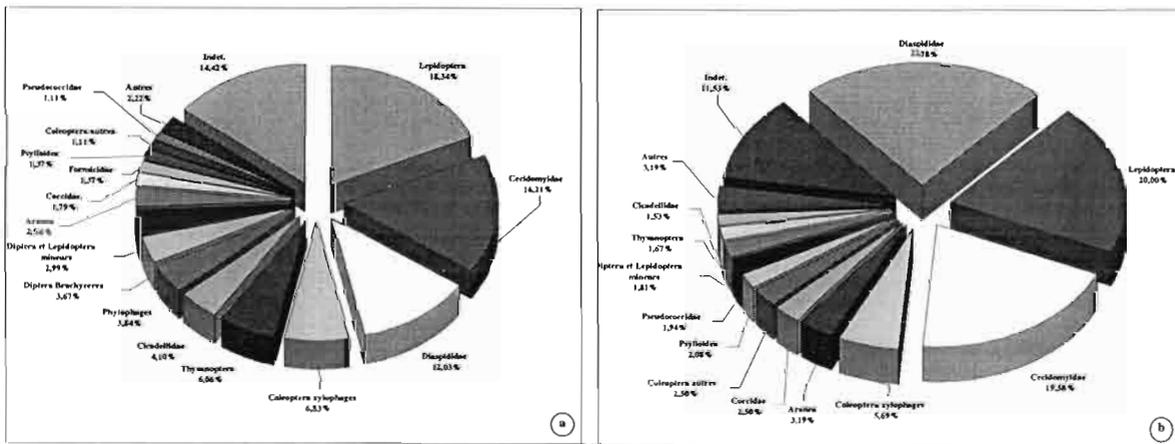


Figure 152 : Contribution relative des différentes guildes d'hyménoptères parasites récoltées en canopée de forêt dense entre sites non envahi (a) et envahi (b) par *W. auropunctata*

phytophages suceurs (Figures 153, 154). On note une stabilité de l'effectif des insectes prédateurs, des Formicidae. Comme déjà noté, les fourmis participent cependant peu à la structure en canopée (aussi bien en situation envahi que non envahi). Toutes les autres guildes montrent une réduction tant en contribution relative qu'en valeur absolue. Le groupe qui régresse le plus correspond à la guilda trophique des touristes qui sont les plus représentés dans le milieu témoin (réduction de représentativité de 16,5 % à 11,2 %, mais réduction de 50 % de leur abondance).

On observe donc 2 structures fonctionnelles bien distinctes au contraire de ce qui a été observé en habitat sclérophylle. En forêt dense infestée, il y a une diminution générale de tous les groupes constitutifs des guildes. Ces modifications ne peuvent être expliquées par la seule présence de *W. auropunctata* puisqu'elle est finalement très peu représentée dans la canopée du site qu'elle envahit. Comme dans le milieu sclérophylle, on peut supposer que la guilda des phytophages suceurs est sous estimée comme nous le suggère l'augmentation de la guilda des hyménoptères parasites de Diaspididae. Cette sous-estimation s'explique par une limite technique de la méthode d'échantillonnage (voir précédemment).

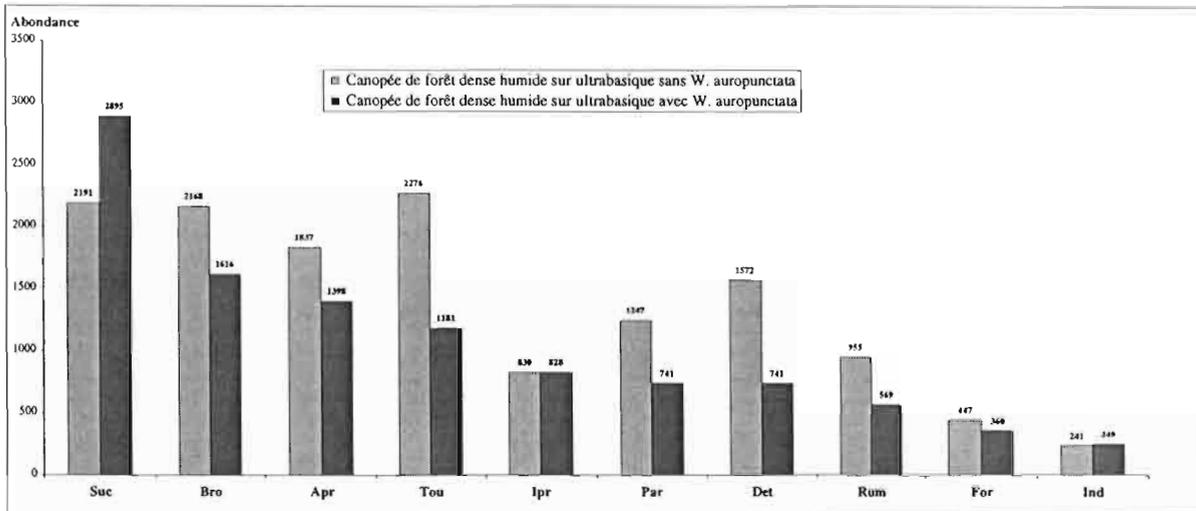
La comparaison avec la structure des guildes d'un peuplement de forêt dense sur ultrabasique en plaine, réalisé en avril 1993 (Figure 155) nous permet d'observer une dominance extrême des détritiphages et une quasi-absence des Fourmis. Cette différence très nette laisse présager des variations inter-annuelles très importantes, qui pourraient être liées aux variations climatiques. Le climat néo-calédonien (pluviométrie en particulier) est assez fluctuant d'une année à l'autre, sous le contrôle du passage irrégulier des cyclones.

Rappelons que la période pendant laquelle nous avons travaillé (entre Juillet 1994 et août 1995) correspond à une période de sécheresse inhabituelle pour le territoire, ce qui pourrait influencer sur les abondances respectives des différents groupes. Cependant, des variations inter-habitats ne sont pas totalement exclues compte tenu du compartimentage des milieux néo-calédoniens et du micro-endémisme qui lui est associé. Dans notre cas, il pourrait s'agir de différences liées à l'altitude, même si il semble quand même improbable que cela puisse expliquer une telle différence de structure fonctionnelle.

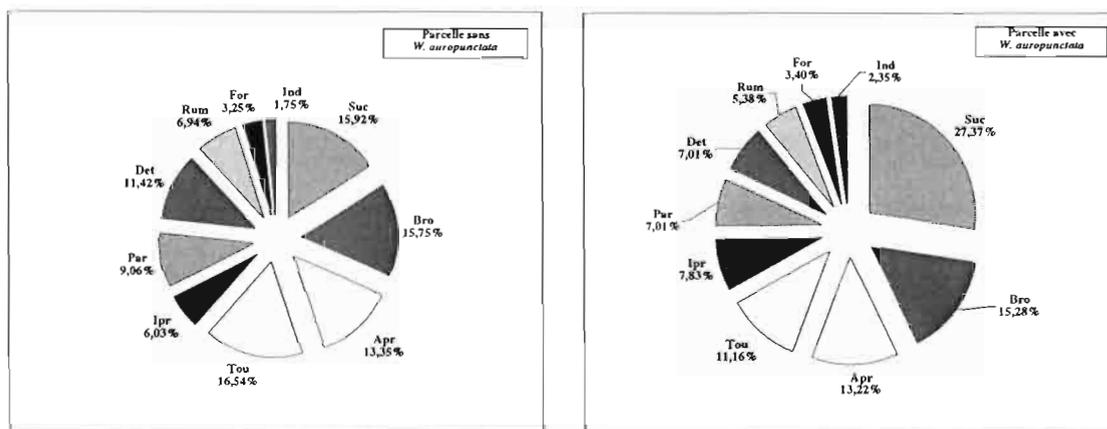
Cependant cette observation pose le problème de la répétition des échantillonnages dans différents milieux : on ne peut avoir en Nouvelle-Calédonie la certitude de travailler sur des milieux écologiquement équivalents, dès que l'on change de localité, en raison du compartimentage lié au relief et à la couverture géologique (ultrabasique en particulier).

### **3. Discussion de l'impact en canopée**

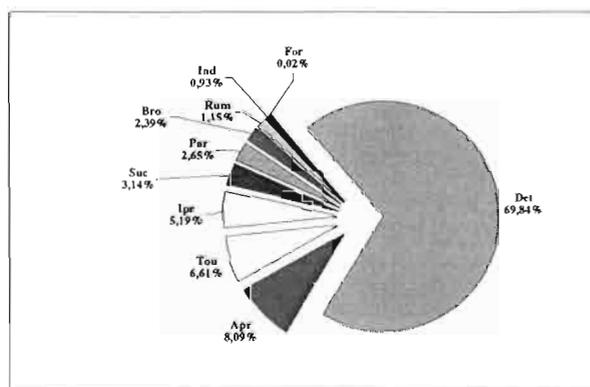
Afin d'avoir une vue plus analytique de la distribution des taxa au sein des peuplements de fourmis et d'arthropodes dans les différents habitats, nous avons réalisé des analyses factorielles de correspondance. Après sélection des taxa dont la contribution aux axes est > 1 %, nous avons réalisé à nouveau les analyses. 31 taxa de fourmis et 42 taxa d'invertébrés ont été conservés. Malheureusement, les projections des taxa et des



**Figure 153** : Effectifs capturés pour les différentes guildes trophiques participant aux peuplements de canopées de forêt dense humide sur ultrabasique, envahie et non envahie par *W. auropunctata* (*W. auropunctata* exclue)



**Figure 154** : Contribution relative des différentes guildes trophiques aux peuplements capturés en canopée de forêt dense humide sur ultrabasique, en présence et en absence de *W. auropunctata* (*W. auropunctata* exclue)



**Figure 155** : Structure des guildes trophiques de la canopée d'une forêt dense humide sur ultrabasique non envahie (avril 1993) - modifié de Guilbert 1994 -

stations dans les plans définis par l'analyse multivariée, résultent en des cartes factorielles peu lisibles ni explicatives. Nous ne les avons pas présentées ici. On trouvera en annexes les descriptions de ces AFC (contributions des axes et des facteurs aux axes).

Quoi qu'il en soit nos résultats confirment le caractère essentiellement terricole de l'envahisseur. L'exploitation de la canopée apparaît accessoire et le niveau d'infestation apparaît proportionnel à l'intensité des pullulations observées au sol. Le lien avec les Homoptères apparaît très important, comme le montre l'évolution des guildes trophiques en forêt sclérophylle.

Le tableau 23 nous permet de constater que les myrmécofaunes de canopées sont bien spécifiques avec peu de similitudes entre elles. Le tableau 24 nous permet de constater l'existence d'une stratification de la myrmécofaune entre le niveau du sol et celui de la canopée. Une telle stratification est signalée dans la plupart de la ceinture tropicale (Longino et Nadkarni 1990, Tobin 1995, Bruhl *et al.* 1998). Il est établi que la majorité des espèces n'explorent qu'une seule strate (Tobin 1995), et les ressources exploitées par les fourmis de la canopée sont différentes de celles exploitées au sol (Tobin 1994) : il y a prédominance du mutualisme et de l'exploitation de nectaires. Les interactions possibles avec l'envahisseur ne peuvent être que différentes par rapport au niveau de la litière.

En Nouvelle-Calédonie, la myrmécofaune des canopées apparaît plutôt pauvre, les fourmis participent peu aux peuplements arboricoles (à la différence du sol). Elles représentent au mieux 3,4 % de la faune en canopée de forêt dense. En forêt sclérophylle, elles ont une contribution 2 fois moins importante, au mieux 1,45 % (à l'exclusion de *W. auropunctata* qui, si elle est présente, contribue à plus de 57 % de la faune). Cette pauvreté de la myrmécofaune arboricole avait déjà été soupçonnée par Wilson (1976) : il avait remarqué que le flot de fourragement était orienté du sol vers la canopée à la différence de ce qui s'observe en Nouvelle-Guinée. Nos résultats confirment également les observations préliminaires de Guilbert et Casevitz-Weulersse (1997). Cette caractéristique est une différence majeure avec ce qui s'observe dans le reste de la ceinture tropicale où les Formicidae représentent un groupe dominant voir majoritaire des peuplements (Adis *et al.* 1984, Wilson 1987, Basset 1991, Verhaag 1991, Tobin 1991, 1994, 1997, Abott *et al.* 1992, Basset et Arhington 1992, Majer *et al.* 1994, Harada et Adis 1997, Brues *et al.* 1998).

En outre, nous n'observons pas de dominance d'une espèce particulière (si on excepte la dominance de *W. auropunctata* en forêt sclérophylle). Il n'y a pas, a priori, de mosaïque de fourmis à la différence de la plupart des régions tropicales (Leston 1973, 1978, Majer et Camer Pesci 1991, Dejean *et al.* 1994). La notion de mosaïque fait référence à la dominance des peuplements par une espèce territoriale, responsable d'une partition de la canopée avec mise en place d'un territoire tridimensionnel exclusif par un contrôle agressif des aires de fourragement (Majer 1993, Dejean *et al.* 1994).

Cette différence constitue une convergence supplémentaire avec la faune des forêts tropicales australiennes : on n'y observe pas d'espèces dominantes, à l'exception de *Oecophylla smaradigma*, au mieux il s'agit d'une mosaïque simplifiée, peu structurée (Majer 1990).

**Tableau 23** :  $\beta$  diversité entre les communautés de Formicidae échantillonnées en canopée (selon indice de Jacquard)

	Fog Pin SWa	Fog Pin Wa	Fog Kog SWa	Fog Kog Wa
Fog Pin Swa	1	0,25	0,111	0,118
Fog Pin Wa		1	0,115	0,125
Fog Kog Swa			1	0,75
Fog Kog Wa				1

**Tableau 24** :  $\beta$  diversité entre les communautés de Formicidae échantillonnées en canopée et au sol (selon indice de Jacquard)

	Fog Pin SWa	Fog Pin Wa	Fog Kog SWa	Fog Kog Wa
Pin Swa (Mai 95)	0,360	0,150	0,086	0,059
Pin Wa (Mai 95)	0,000	0,125	0,000	0,040
Kog Swa (Mai 95)	0,057	0,000	0,250	0,266
Kog Wa (Mai 95)	0,107	0,111	0,129	0,179

Plusieurs raisons peuvent expliquer cette sous-représentation des Formicidae dans les canopées natives :

❖ L'existence d'une saisonnalité marquée, qui est responsable de variations de la production primaire, la canopée étant un milieu non tamponné, directement sous le contrôle des variations brusques du climat. Ce qui occasionne une instabilité des ressources pour les animaux présents. L'instabilité des ressources impose une flexibilité de leur consommation, ce qui diminue les chances d'avoir une espèce dominante, car pour pouvoir s'exprimer la dominance suppose des ressources stables (Davidson 1997). On ne rencontrerait alors des mosaïques qu'en zone tropicale non saisonnière (Majer 1990, 1993).

❖ L'isolement ancien de l'archipel et l'histoire géologique pourraient également avoir conduit à un défaut de colonisation par des espèces tropicales arboricoles, cette disharmonie insulaire pourrait avoir permis à d'autres arthropodes d'occuper le compartiment dévolu aux Formicidae.

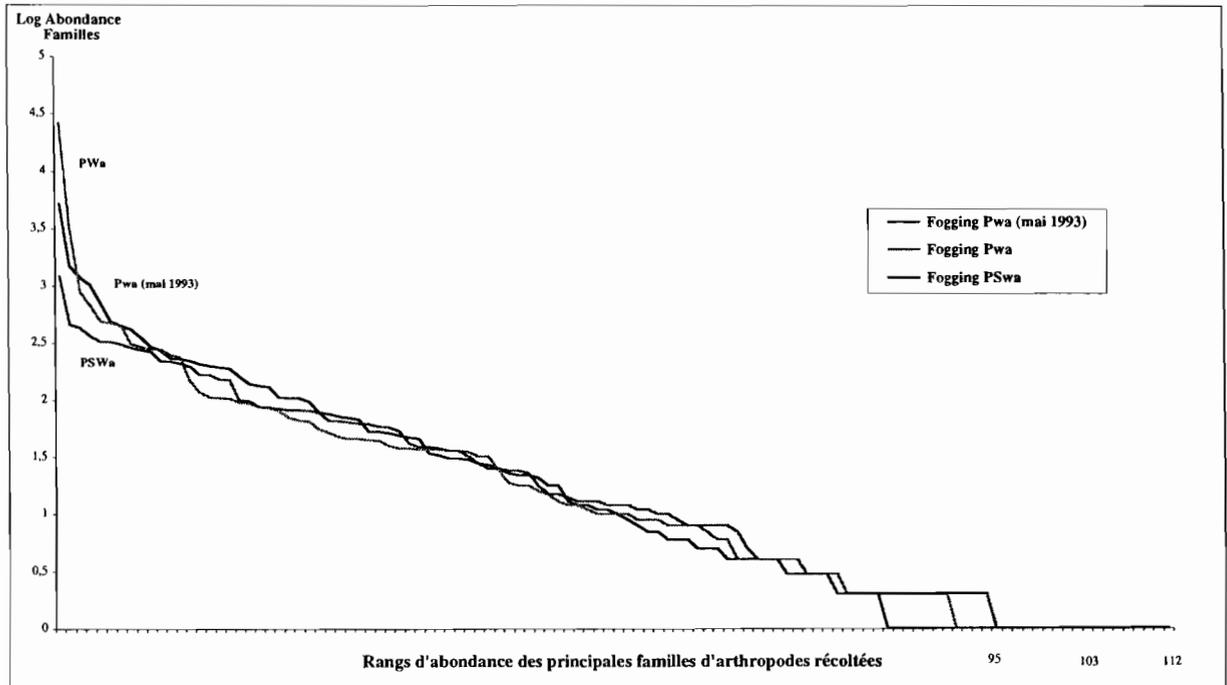
Cependant, la méthode de *fogging* pourrait présenter un biais pour l'échantillonnage de la myrmécofaune, notamment pour les espèces qui fréquentent la litière d'altitude accumulée dans le feuillage et par les épiphytes (Adis *et al.* 1984). Ce biais pourrait être surtout sensible en forêt dense où la quantité d'épiphytes est plus importante et où l'on observe des palmiers dont la structure du feuillage contribue à une telle accumulation.

Comme déjà observé au niveau de la faune épigée de la lisière envahie en forêt dense humide, on observe typiquement un effet de bordure, avec une plus grande richesse taxinomique que dans le site témoin, indépendamment de la présence de *Wasmannia auropunctata*. La faune du site infesté est sans doute un compromis entre celle du maquis voisin et celle de la forêt dense humide, avec un effet d'écotone, caractérisé par la plus grande richesse en taxa (112 taxa identifiés contre 103 seulement en site témoin), au moins au niveau d'appréciation de la famille ou de la super-famille (Figure 157).

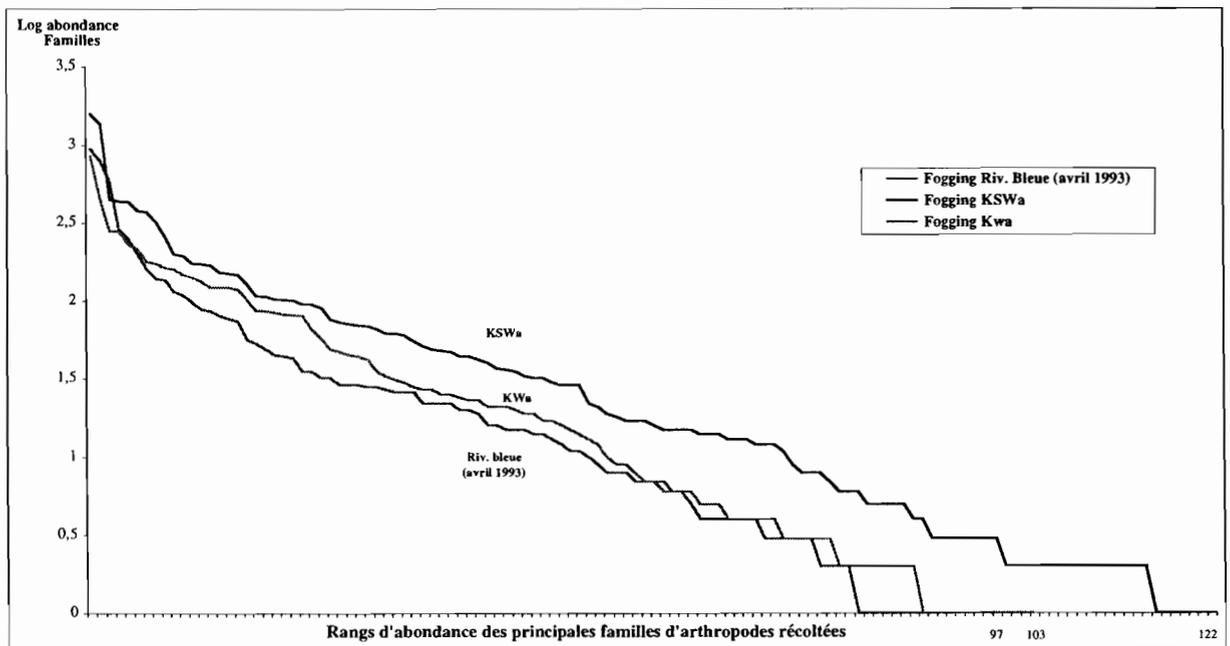
En canopée de forêt dense, il est donc difficile de commenter les résultats obtenus, car les différences ne relèvent vraisemblablement pas de la présence de *W. auropunctata*, celle-ci apparaissant comme une composante très minoritaire, y compris au sein de la myrmécofaune. La position de lisière du site infesté doit intervenir en masquant ce qui peut être attribué à la présence de *W. auropunctata*.

En forêt dense humide sur ultrabasique, la saison de récolte n'apparaît pas être la période optimale : si elle correspond sans doute au maximum de la faune autochtone (comme le laisse présager les fluctuations observées au sol) par contre elle correspond au minimum des peuplements de Formicidae. A titre de comparaison, les travaux antérieurs de Guilbert (1994) montrent qu'il existe des fluctuations saisonnières d'une ampleur comparable à celle observée au sol, même si le profil de fluctuations est légèrement différent (figure 158).

On peut également se demander si la nature de la canopée n'est pas en cause : en forêt dense, elle culmine à près de 25 m, et compte tenu de la nidification terricole de



**Figure 156** : Comparaison de l'allure des peuplements entre peuplements sclérophylles échantillonnés en mai 1993 (modifié de Guilbert 1994) et avril 1995



**Figure 157** : Comparaison de l'allure des peuplements entre peuplements de forêt dense humide sur ultrabasique échantillonnés en avril 1993 (modifié de Guilbert 1994) et avril 1995

*W. auropunctata*, de sa taille et de sa faible vitesse de déplacement, peut-elle fourrager jusqu'à cette altitude ? Par exemple, on sait qu'en plantations de cacao, on ne l'observe plus sur les cabosses situées à une altitude supérieure à 5,50 m (Delabie *et al.* 1994), même si dans ces plantations, les ressources qu'elle exploite (cochenilles) sont situées plus bas. *W. auropunctata* pourrait donc avoir une préférence pour la basse végétation, qui est absente en forêt dense mais présente en forêt sclérophylle (absence de stratification). Cette notion de "fourragement optimal" est à intégrer pour la mise en place de recherche ultérieure, par une exploration de ses capacités de fourragement (aussi bien dans la nature qu'au laboratoire). Cela permettrait également de préciser sa capacité à établir des nids-relais entre le sol et la canopée, voire même en canopée.

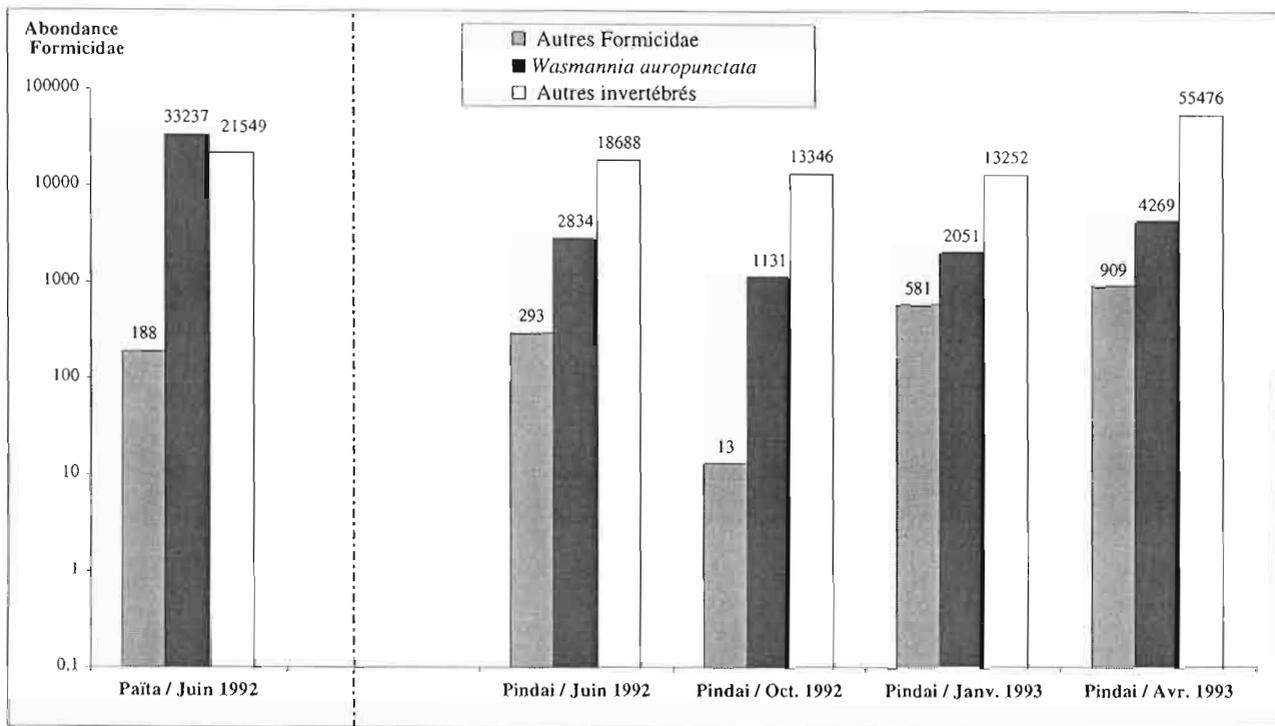
En tout cas, il apparaît nécessaire d'effectuer un nouvel échantillonnage en début de saison des pluies (là où l'abondance de l'envahisseur semble maximale). Une station située sur une lisière non infestée devrait également être explorée.

En fin on signalera qu'à l'image de ce qui est observé au sol, on note un décalage temporel marqué dans l'abondance des Formicidae entre le domaine sclérophylle et la forêt dense, sans doute amplifié par la différence d'altitude entre les stations sclérophylles et de forêt dense. Les conditions de pluviométrie pourraient intervenir pour expliquer ces différences.

Les figures 156 et 157 permettent une comparaison avec des échantillonnages réalisés en avril-mai 1993 (Guilbert 1994) et ainsi de replacer notre échantillonnage dans un contexte de canopées sclérophylle et de forêt dense humide. La similitude des profils permet de valider notre échantillonnage (représentatif du milieu échantillonné).

La comparaison du profil d'abondance des taxa récoltés dans les milieux de forêt dense révèle l'existence d'un effet de lisière pour le peuplement infesté des Koghis : le site non envahi et le site de rivière bleue présentent un profil faunistique d'allure comparable (richesse et distribution des abondances similaires, d'un même ordre de grandeur) alors que le site infesté présente une plus grande richesse (122 taxa contre 103), avec une distribution équitable des abondances (Figure 157). L'effet de lisière est également marqué par la contribution de groupes caractéristiques de milieux plus ouverts (en particulier les thysanoptères et les Coccoidea, qui montrent une préférence pour les plantes héliophiles, plutôt situées en bordure de forêt dense).

En forêt sclérophylle, la comparaison avec l'échantillonnage réalisé par Guilbert (Figure 156) nous permet de constater qu'entre les deux dates, il y a eu une progression des effectifs de *W. auropunctata*. En 1995, elle représente plus de 57 % de la faune récoltée contre seulement 4,6 %, en 1993. Il y a aussi une très nette régression des autres Formicidae et de l'effectif total capturé alors que les conditions lors nos récoltes apparaissent plus défavorables pour *W. auropunctata* (sécheresse). *Wasmannia auropunctata* domine donc de façon plus exclusive le compartiment arboricole qu'en 1993. Il existe sans doute de fortes variations inter-annuelles (amplifiées par la période de sécheresse à laquelle nous avons été confronté au cours de notre étude).



**Figure 158** : Variations des effectifs d'invertébrés capturés en canopées sclérophylle et méso-sclérophylle envahies par *W. auropunctata* en 1992 et 1993 (données modifiées de Guilbert 1994 et Guilbert *et al.* 1994)

Lorsqu'on regarde la structure trophique du milieu sclérophylle dominé par *W. auropunctata* : elle est sensiblement la même, à une échelle près, de celle du milieu témoin. Il y a réduction des effectifs mais avec un relatif maintien des contributions des groupes entre eux. Il y a cependant une augmentation sensible de l'effectif des phytophages suceurs et de la guildes de leurs parasites. Dans l'analyse de la diversité d'un peuplement, la diversité des parasites et des herbivores est souvent plus informative que celle des prédateurs, en particulier pour les arthropodes. La spécificité des relations prédateurs-proies est souvent faible, à la différence de celle observée pour les herbivores ou les parasites (Cousins 1991). On observe donc dans le peuplement sclérophylle, une réduction de la diversité des Hyménoptères parasites alors qu'il y a globalement progression de leur effectif. On peut donc estimer qu'il y a globalement une réduction de la diversité des hôtes potentiels et donc de la richesse et de la diversité du peuplement dans son ensemble. Ce qui est confirmé par la contribution des différentes guildes de parasites : il y a réduction de toutes les guildes sauf celles des parasitoïdes d'homoptères mutualistes.

On peut faire l'hypothèse pour expliquer leur explosion, qu'il existe des mécanismes comportementaux qui permettent à ces Hyménoptères parasitoïdes d'échapper à la prédation de *W. auropunctata* lorsqu'elle protège les Homoptères mutualistes (Hübner et Völk 1996, Volk 1997). Par contre, il est peut probable que cela soit le cas pour les parasites d'autres groupes non mutualistes, et qui de ce fait pourrait être victimes d'une prédation directe lors de leur émergence (Vinson et Scarborough 1991, Cochereau et Potiaroa 1995) ou d'une disparition de leur hôtes potentiels.

Indépendamment de la présence de *W. auropunctata*, la faune des invertébrés de la canopée sclérophylle apparaît plus abondante mais moins diversifiée que celle de la forêt dense humide. Cette constatation est en opposition avec ce qui s'observe au sol où l'abondance est toujours supérieure en forêt dense. Ce phénomène est amplifié, si on considère que la canopée dense humide est beaucoup plus haute, donc que le volume traité par *fogging* est plus important, et qu'en proportion, il devrait y avoir plus de faune en forêt dense humide. La faune du milieu forêt dense est donc représentée par un plus grand nombre de taxa mais toujours avec de petits effectifs.

Certains groupes ont un comportement différent entre la canopée et le sol, comme les Polyxenidae, les Psocoptères, les Phoridae, les Theridiidae qui sont toujours plus abondants dans les parcelles avec *W. auropunctata*, alors qu'en canopée, il n'y a pas de différence marquée entre les stations.

Selon les stades de la vie, la susceptibilité à l'envahisseur peut être différente comme le montre le cas des larves de Coccinellidae et de leurs imagos en forêt sclérophylle. Les larves apparaissent plus nombreuses en présence de *W. auropunctata* alors que les imagos sont plus abondants en site témoin. On peut mettre ce phénomène en relation avec des pullulations d'homoptères (révélés par les guildes de phytophages suceurs et de parasites). Les coccinelles étant des prédateurs d'Homoptères, l'accroissement des proies permet leur reproduction. Souvent les larves de coccinelles sont mieux armées que les imagos pour se défendre contre les fourmis et prédateur les Homoptères. Par contre, les

imagos ont la possibilité de voler vers des sites non infestés au moins pour le repos. Ce type de phénomène pourrait être répandu dans plusieurs groupes (Coccinellidae, Chrysopidae, Anthocoridae...).

Ces différents résultats soulignent l'intérêt de mener une recherche plus approfondie sur les canopées des milieux néo-calédoniens afin d'y préciser la place occupée par l'envahisseur par rapport aux situations observées au sol, au cours d'un cycle annuel. La répétition sur plusieurs années nous permettrait également de s'affranchir des variations inter-annuelles qui apparaissent plutôt fortes (voir le comparatif avec les travaux de Guilbert 1994). L'exploration de situations de lisière, en particulier en forêt dense, devrait également nous permettre de mieux comprendre les mécanismes de progression de l'envahisseur et de réponses des communautés biotiques envahies.

#### **IV. Étude d'une faune de Vertébrés**

##### **A. Objectifs**

La compétition est, avec la prédation et le mutualisme, l'une des trois principales forces biotiques qui expliquent la structure et la composition des communautés. Traditionnellement, la compétition est considérée comme exacerbée entre espèces proches, et faible entre taxa distants. Cependant, une approche plus récente souligne les possibilités de compétition entre différents niveaux trophiques et estime que les dissemblances conduisent à une compétition asymétrique, qui augmente les chances d'avoir des exclusions partielles ou totales lorsque les espèces en compétition pour une même ressource sont très différentes (Keddy 1989).

Parallèlement à ces processus compétitifs, différentes manipulations d'exclusion de taxa supérieurs oiseaux (Gradwohl et Greenberg 1982, Haemig, 1992, 1994, 1996, Marquis et Whelan 1994) ou reptiles (Schøener et Spiller 1987, 1996, Spiller et Schøener 1994, 1998, Dial et Roughgarden 1995) ont montré l'existence de cascades trophiques, notamment sous l'influence de la prédation exercée par les niveaux trophiques supérieurs : ils exercent un contrôle sur les niveaux inférieurs. L'impact est particulièrement sensible deux niveaux trophiques en dessous, c'est-à-dire au niveau des herbivores, et retentit sur la végétation elle-même (Marquis et Whelan 1994, Brewer *et al.* 1997, Hunter *et al.* 1997, Spiller et Schoener 1997). D'autres travaux (Haemig 1992, 1994) montrent que l'existence d'une l'exclusion compétitive entre niveaux trophiques différents (oiseaux/fourmis) est une force structurante des guildes insectivores de la canopée. Ces travaux tendent à la compréhension des forces qui contrôlent la structure fonctionnelle des communautés et cherchent à établir la part respective des forces *bottom-up* (ressources) et *top-down* (prédation). D'autres auteurs ont également montré que ces forces interagissent différemment selon les prédateurs présents, et se soldent par des structures d'abondance différentes (Letourneau et Dyer 1998).

Dans les milieux natifs néo-calédoniens, les communautés d'arthropodes doivent donc subir un contrôle des prédateurs supérieurs (oiseaux et reptiles). La domination du peuplement d'arthropodes par *W. auropunctata* et le changement de structure observée en forêt sclérophylle conduisent à s'interroger sur les répercussions possibles de l'invasion pour les niveaux trophiques supérieurs des communautés.

Quel peut donc être le devenir de ces animaux lorsque la structure des communautés est bouleversée ? Quelle force se trouve exacerbée dans la structure du réseau trophique ?

## B. Résultats acquis sur l'herpétofaune du domaine sclérophylle

L'herpétofaune terrestre néo-calédonienne représente une biodiversité unique dans la région Pacifique tant par sa richesse que par son endémisme (Bauer 1988, Bauer et Sadlier 1993, Adler *et al.* 1995). Ce compartiment de la faune contribue fortement à la spécificité des communautés néo-calédoniennes : compte tenu de l'absence de mammifères natifs, les reptiles représentent, dans la plupart des écosystèmes terrestres, les prédateurs supérieurs, c'est-à-dire le niveau trophique le plus élevé.

Au cours de la dernière décennie, des auteurs signalent un déclin localisé de populations de Geckonidae, tant en densité qu'en abondance, au niveau de sites forestiers régulièrement visités sur la côte Nord-Est (Bauer et Devaney 1987, Bauer et Sadlier 1993). Ce déclin est mis en relation avec la progression de *W. auropunctata* pendant la même période, mais le phénomène n'a jamais été quantifié. Cela nous conduit à évaluer l'impact de l'invasion sur ce compartiment de la faune, dans le domaine sclérophylle, où la pression d'invasion est la plus forte.

### 1. Dispositifs expérimentaux

Sur la presqu'île de Pindaï, nous avons échantillonné l'herpétofaune dans les 2 stations étudiées pour les peuplements d'arthropodes. Dans chaque site, nous avons appliqué un même effort de capture, selon des protocoles de piégeages identiques.

La campagne d'échantillonnage s'étend du 20 février au 18 avril 1995, c'est-à-dire pendant la période estivale où l'activité de fourragement des reptiles est maximale, offrant donc plus d'opportunités de captures (Sadlier comm. pers). Deux types de pièges d'interception ont été utilisés : des pièges à glu pour la faune arboricole et des pièges de type pots de Barber pour la faune terricole.

#### a) Échantillonnage de la faune arboricole

Dans chacune des 2 stations, nous avons défini 2 transects parallèles, d'environ 30 m chacun. De part et d'autre de ces deux lignes, nous avons sélectionné au hasard 75 arbres.

Sur chaque arbre sélectionné, nous avons disposé un piège collant pour souris (Victor Mouse glue traps, Woodstream company) à une hauteur comprise entre 1,70 et 2 m (Figure). Chaque piège est constitué d'une plaque de carton (10 cm x 20 cm) recouverte d'une couche de glu forte. La circonférence des arbres sélectionnés est comprise entre 15 et 40 cm, avec une majorité autour de 30 cm. Pour respecter les proportions de types biologiques rencontrés dans cette formation végétale, un arbre de grande circonférence (> 70 cm) a été sélectionné dans chacune des 2 stations. Chaque piège est fixé au tronc au moyen d'une bande de papier adhésif passant en son milieu, comme décrit par Bauer et Sadlier (1992). Lorsque la circonférence est supérieure à 20 cm, plusieurs pièges sont juxtaposés pour couvrir la circonférence (Figure 159).

Les pièges ont été maintenus pendant 6 jours consécutifs (21 au 27 février 1995) et relevés tous les matins, pour tenir compte de l'activité nocturne des espèces arboricoles (Sadlier comm. pers.). Les animaux ont été retirés de la glu au moyen d'huile végétale alimentaire et conservés pour identification au laboratoire.

#### b) *Échantillonnage de la faune au sol*

Dans chaque parcelle étudiée, 4 transects parallèles d'une trentaine de mètres et distants de 5 m entre eux ont été installés. La surface ainsi échantillonnée couvre une surface estimée à plus de 400 m<sup>2</sup>. Chaque ligne comprend 6 pièges, soit 24 pièges par station. Chaque piège est constitué par une boîte plastique rectangulaire (20 cm de long, 10 cm de large pour 15 cm de profondeur). Ce récipient est surmonté par son couvercle évidé, seul subsiste sur son pourtour une bande de 2 cm de largeur. Cette précaution a pour but de réduire les opportunités d'évasion des reptiles après leur chute dans le piège. Chaque piège est placé dans le sol de manière à ce que le rebord supérieur affleure à la surface du sol, et contient une solution de di-éthylène-glycol additionnée de formol (15 %). Au-dessus de ces boîtes court une ligne d'interception, constituée par 3 bordures à gazon en PVC, d'une hauteur de 18 cm et d'une longueur de 9 m chacune, pour une longueur totale de 27 m (Figure 160). Ce dispositif permet en principe d'amplifier les captures, puisque la ligne intercepte le lézard et guide le lézard vers les pièges au cours de son fourragement.

Ce dispositif est resté en place entre le 23/02 et le 13/04. Les relevés ont eu lieu selon une périodicité bihebdomadaire. Pour chaque station, on dispose de 13 relevés, du fait d'une interruption des captures entre le 16/03 et le 26/03, en raison de forts épisodes pluvieux (débordement des pots). Les spécimens récoltés ont été conservés à fin d'identification au laboratoire.

#### c) *Dénombrement à vue le long d'un transect*

Pour compléter l'échantillonnage au sol, un comptage à vue des lézards a été entrepris. Le principe de la méthode consiste à compter les individus rencontrés le long d'un itinéraire parcouru à pied. Cela permet d'obtenir rapidement un indice d'abondance des espèces présentes : le nombre de rencontres est a priori proportionnel à la taille des

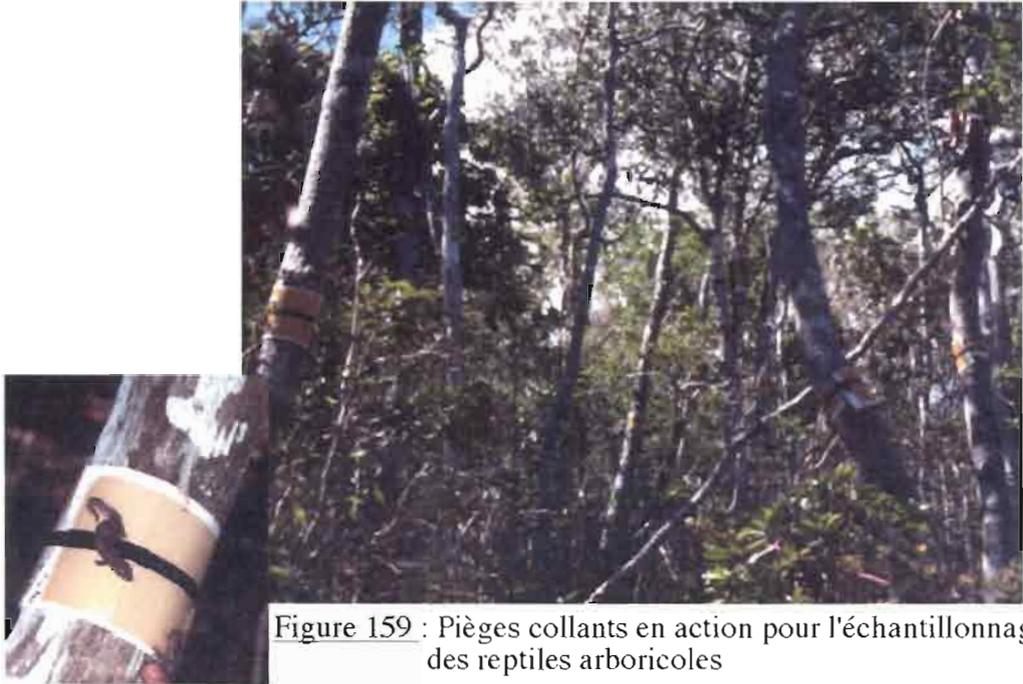


Figure 159 : Pièges collants en action pour l'échantillonnage des reptiles arboricoles

*Bavayia cyclura* piégé

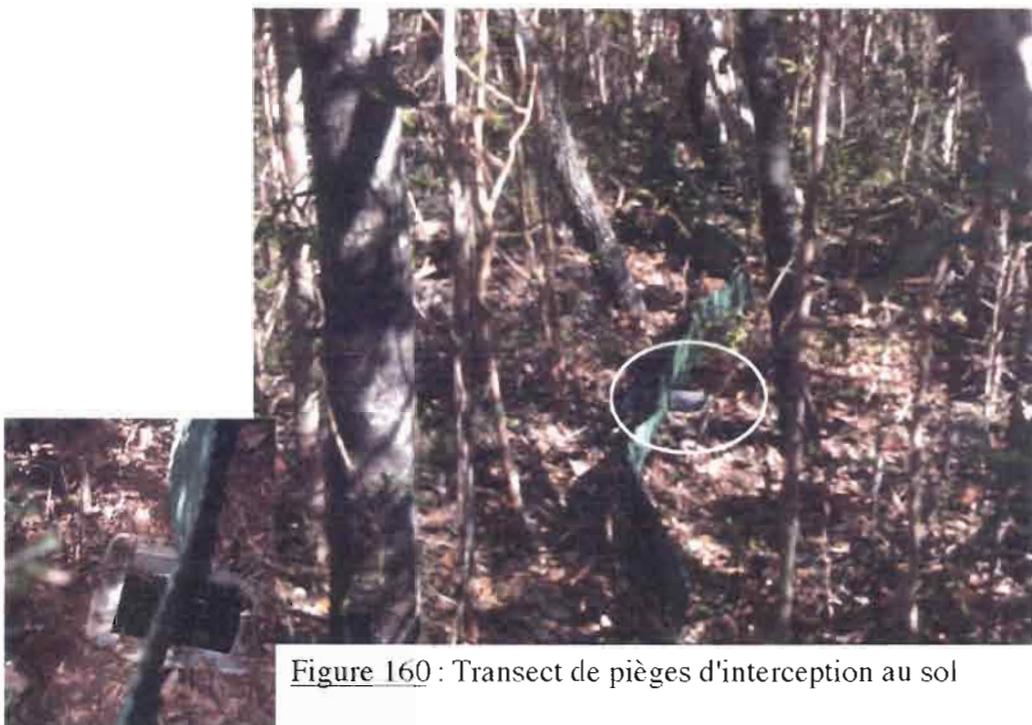


Figure 160 : Transect de pièges d'interception au sol

Détail d'un piège d'interception

populations présentes (fonction de la vitesse de déplacement des animaux, de la distance parcourue et de la vitesse de déplacement de l'observateur (Southwood 1978)).

Dans chaque parcelle, 4 transects d'une cinquantaine de mètres ont été parcourus à pas lents, pendant des temps identiques (20 min.). Chaque transect a été parcouru à 5 reprises en 3 jours (11, 14 et 18 avril) entre 07.00 et 15.00h. Le parcours des transects a été alterné entre les 2 sites afin d'assurer la simultanéité des observations.

La structure du sous-bois associée à l'activité nocturne de la plupart des espèces arboricoles ne nous a pas permis de compléter l'échantillonnage du compartiment arboricole par un dénombrement visuel.

d) *Identification des spécimens récoltés et traitements statistiques*

La détermination précise des espèces étant délicate sur le terrain, tous les reptiles ont été rapportés au laboratoire après avoir été placés dans une solution de formaldéhyde à fin de conservation. Pour ce travail d'identification, nous avons bénéficié de l'aide de Ross Sadler (Australian Museum) et d'Aaron Bauer (Villanova university).

Dans chaque compartiment du milieu exploré, nous avons considéré chaque date de prélèvement comme un replicat. Nous avons utilisé des tests non paramétriques (tests U Mann-Whitney) pour rechercher des différences significatives entre les séries numériques provenant des 2 sites. Nous avons testé l'hypothèse que les 2 échantillons faunistiques récoltés sont différents et ne proviennent pas de la même population. Z et p sont exprimés après correction pour les ex-æquo.

Le matériel récolté a permis la description d'une nouvelle espèce de gecko *Bavayia excussida* (Bauer *et al.* 1998) et la découverte d'une nouvelle espèce de scinque appartenant au genre *Nannoscincus n. sp.*

Tous les spécimens capturés ont été déposés dans les collections de l'Australian Museum (AMS) et de la California Academy of Sciences (CAS), avec les références suivantes pour Pindaï : *Bavayia cyclura* : AMS R147786-91, AMS R147792-93, AMS R147795, AMS R147798-803, CAS 201054-9 ; *Bavayia excussida* : AMS R147794, AMS R147796; *Eurydactylodes vieillardii* : AMS R147797, AMS R147816, CAS 201060-1 ; *Caledoniscincus austrocaledonicus* : AMS R147805-9, AMS R147813-15, AMS R147817-25, CAS 201062-4; *Caledoniscincus festivus* : AMS R147812 ; *Caledoniscincus haplorhinus* : AMS R147810 ; *Nannoscincus sp.* : AMS R147811.

À titre de comparaison, on donnera les données relatives aux captures de reptiles réalisées au sol en forêt dense aux Monts Koghis à l'occasion des campagnes trimestrielles d'échantillonnage des arthropodes. Références : *Caledoniscincus austrocaledonicus* : AMS R150765-66, *Sigaloseps deplanchei* : AMS R150768-818.

**Tableau 25** : Caractéristiques de la faune herpetologique inventoriée dans les 2 sites de forêt sclérophylle de Pindai

	Statut	Microhabitat	Activité	Mode de Reproduction	Régime alimentaire	Statut de Conservation
<b>Gekkonidae Diplodactylinae</b>						
<i>Bavayia cyclura</i> Günther, 1872	Endémique	Arboricole	Nocturne	Oviparité	Insectivore	Commun
<i>Bavayia excussida</i> Bauer et al., 1998	Endémique	Arboricole	Nocturne	Oviparité	Insectivore	Rare (restreint à la forêt sclérophylle, 2 localités connues)
<i>Eurydactylodes vieillardii</i> Bavay, 1869	Endémique	Arboricole/Terrestre	Diurne/Nocturne	Oviparité	Insectivore	Rare
<i>Rhacodactylus trachyrhynchus</i> Bocage, 1873	Endémique	Arboricole	Nocturne	Viviparité	Insectivore	Rare
<b>Gekkonidae Gekkoninae</b>						
<i>Hemidactylus frenatus</i> Duméril et Bibron, 1836	Introduite	Arboricole	Nocturne	Oviparité	Insectivore	Très commun, en particulier dans les zones anthropiques
<b>Scincidae Lygosominae <i>Eugongylus</i> group</b>						
<i>Caledoniscincus austrocaledonicus</i> Bavay, 1869	Endémique	Terrestre	Diurne	Oviparité	Insectivore	Très Commun
<i>Caledoniscincus haplorhinus</i> Sadlier et al. 1999	Endémique	Terrestre	Diurne	Oviparité	Insectivore	Commun
<i>Caledoniscincus festivus</i> Roux, 1913	Endémique	Terrestre	Diurne	Oviparité	Insectivore	Commun
<i>Nannoscincus sp.</i> Sadlier, 1986	Endémique	Terrestre,	Diurne	Oviparité**	Insectivore**	Rare (connu seulement de Pindai)
<i>Lioscincus nigrofasciolatum</i> Peters, 1869	Endémique	Terrestre	Diurne	Oviparité	Insectivore	Commun

\*: D'après Bauer et Devaney, 1987, Bauer, 1990, Bauer & Sadlier (1993), Sadlier et al. (1999) \*\*: d'après les caractéristiques déjà connues du genre *Nannoscincus*

Espèces potentiellement menacées

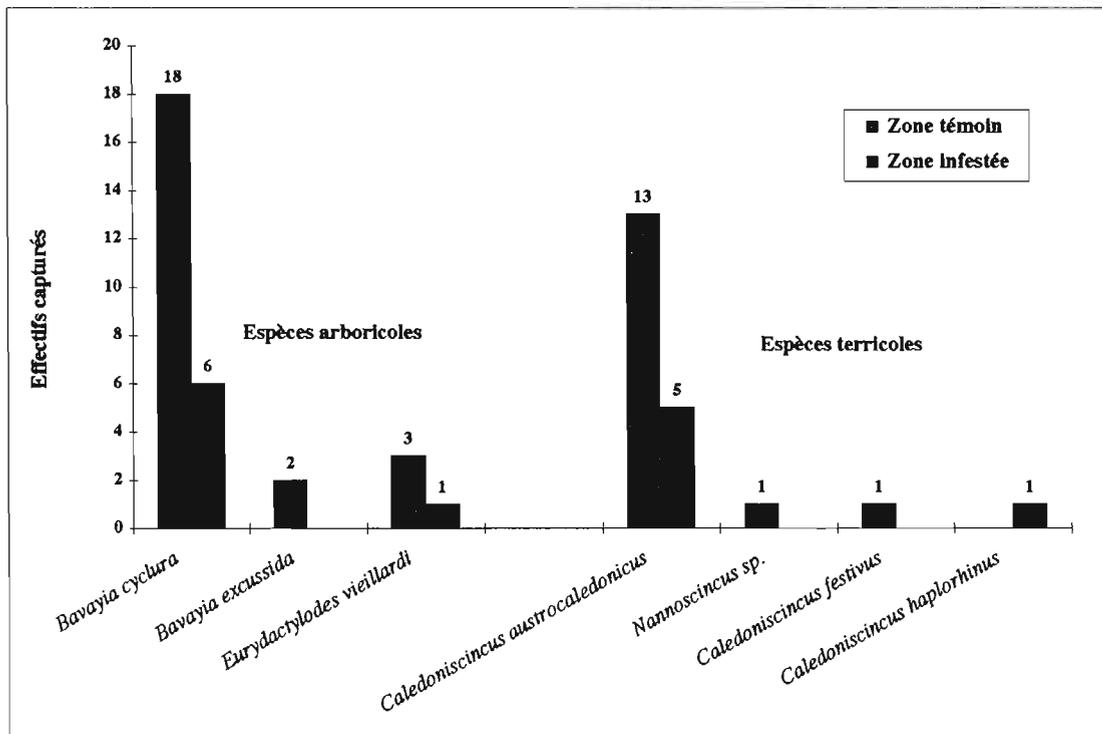
## 2. Résultats

La campagne de piégeage a permis de récolter 51 spécimens appartenant à 7 espèces, réparties dans 4 genres (Geckonidae : *Bavayia cyclura*, *Bavayia excussida*, et *Eurydactylodes vieillardii* ; Scincidae : *Caledoniscincus austrocaledonicus*, *C. festivus*, *C. haplorhinus* et *Nannoscincus n. sp.*). Six espèces (à l'exception de *C. haplorhinus*) ont été capturées dans le site témoin contre 4 dans la zone envahie et dominée par la petite fourmi de feu (Geckonidae : *B. cyclura* et *E. vieillardii* ; et Scincidae : *C. austrocaledonicus* et *C. haplorhinus*) (Figure 161).

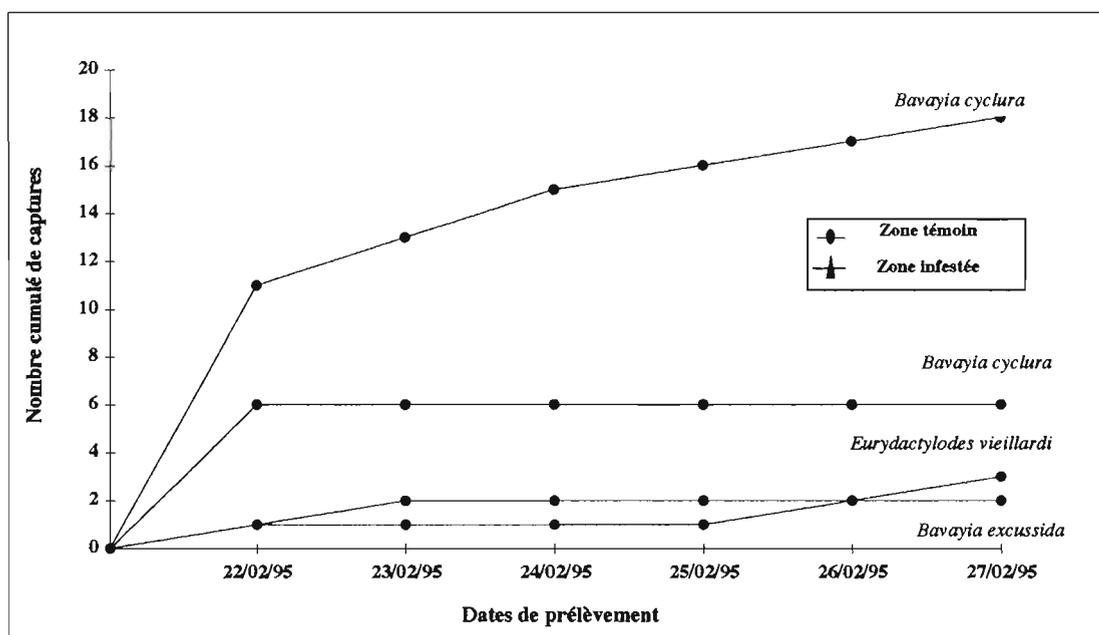
Deux autres espèces (le gecko *Rhacodactylus trachyrhynchus* et le scinque *Lioscincus nigrofasciolatum*) ont été récoltés à vue dans la zone non infestée, au cours d'une visite préliminaire en janvier 1995. Dans la parcelle envahie, le gecko *Hemidactylus frenatus* (espèce introduite et pantropicale) a été observé après la campagne de piégeage. Ces 3 espèces ont été intégrées à l'analyse qualitative descriptive du peuplement herpétologique de la forêt sclérophylle (Tableau 25).

D'un point de vue diversité, 9 espèces endémiques et 1 introduite, réparties dans 7 genres différents (dont 5 endémiques) fréquentent le milieu sclérophylle. Ainsi, en zone non envahie, la diversité spécifique atteint 8 espèces contre 5 dans la parcelle envahie. Parmi les espèces recensées, au moins 4 sont rares ou peu connues (*B. excussida*, *E. vieillardii*, *R. trachyrhynchus*, *Nannoscincus n. sp.*) (Tableau 25). On notera que tous les spécimens appartenant à ces espèces considérées comme rares à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie ont été capturés en milieu non envahi.

D'un point de vue fonctionnel, toutes les espèces observées présentent un régime alimentaire à dominante insectivore (certaines peuvent ponctuellement exercer une prédation sur de jeunes reptiles, en particulier *C. austrocaledonicus*). On peut donc considérer qu'elles appartiennent à une même guildes trophique. On peut donc analyser les différences quantitatives entre les 2 sites, indépendamment de l'identité des espèces et de la méthode de récolte. On se réfère alors à l'abondance du type biologique (prédateurs insectivores). La comparaison brute des effectifs récoltés (38 spécimens contre 13 respectivement entre le site témoin et le site envahi) révèle qu'il y a significativement moins de reptiles dans la parcelle envahie ( $Z=-2,834$ ,  $p=0,005$ ). Dans le compartiment arboricole, l'abondance totale des espèces est significativement différente entre les 2 stations ( $Z=-2,175$ ,  $p=0,03$ ), alors qu'au niveau du sol, il n'y a pas de différence significative entre les 2 stations ( $Z=2,721$ ,  $p=0,09$ ). Par contre le comptage visuel a permis d'observer des individus supplémentaires au sol : 18 spécimens dans la zone native contre 8 dans le site envahi (Figure 164). Il ne nous a pas été possible de donner une identification pour les espèces observées, toutes appartenant au genre *Caledoniscincus*. Lorsqu'on réunit les données du comptage visuel et celles du piégeage, la différence observée entre les 2 sites devient significative indépendamment de l'identité des espèces ( $Z=-2,640$ ,  $p=0,008$ ). Il existe donc un impact de l'envahisseur sur l'herpétofaune.



**Figure 161** : Récapitulatif des effectifs de chaque espèce capturée dans les 2 sites échantillonnés



**Figure 162** : Evolution des captures arboricoles au cours de la campagne de piégeage dans les 2 sites

L'échantillonnage du compartiment arboricole a permis de récolter 23 individus appartenant à 3 espèces (*B. cyclura*, *B. excussida*, *E. vieillardi*) dans la parcelle témoin contre 6 individus d'une seule espèce (*B. cyclura*) dans le site envahi (Figure 162). La faune arboricole capturée est uniquement constituée de Geckonidae Diplodactylinae, même si au cours de la campagne de piégeage, 2 spécimens du lézard *Lioscincus nigrofasciolatum* ont été observés dans la parcelle non envahie. Tous les individus capturés dans la parcelle envahie l'ont été le premier jour, alors que dans l'autre station, les captures s'étalent sur l'ensemble de la période (Figure 162). On peut l'interpréter comme l'indice d'une très faible population dans le site infesté : la densité de la population de *B. cyclura* ne permet pas d'observer de nouveaux fourrageurs sur les arbres équipés de pièges pendant les 5 derniers jours de l'échantillonnage (Figure 162). *B. cyclura* est dominant en zone témoin avec 18 spécimens capturés. Par contre, les geckos *B. excussida* et *E. vieillardi* n'ont été collectés qu'en faibles nombres (Figures 162 et 163) et *B. excussida* a été uniquement observé en absence de *W. auropunctata*. Un échantillonnage à vue nocturne mené le long des lisières des 2 parcelles (juin 1996 et février 1997) a révélé que cette espèce est modérément abondante en parcelle non envahie, mais toujours moins que l'espèce sympatrique *B. cyclura*, qui domine. Enfin, 3 individus d'*E. vieillardi* ont été piégés dans le site témoin à l'aide des pièges collants, alors que dans la parcelle envahie, un seul spécimen a été capturé, mais au sol. Il s'agit de la première mention d'une activité au sol pour cette espèce typiquement arboricole.

En ce qui concerne la faune terricole, les pièges ont capturé 15 individus appartenant à 3 espèces différentes dans la parcelle témoin (*C. austrocaledonicus*, *C. festivus*, *Nannoscincus n.sp.*) contre 6 spécimens de 2 espèces en zone non envahie (*C. austrocaledonicus*, *C. haplorhinus*) (Figure 163). Une espèce semble dominer le peuplement : *C. austrocaledonicus*, avec 2 fois plus d'individus capturés dans la parcelle témoin que dans celle envahie (13 spécimens contre 5). *C. festivus*, *Nannoscincus n.sp.*, *C. haplorhinus* ont été capturés chacun une fois durant toute la campagne, ce qui est trop faible pour permettre de commenter leur présence ou leur absence.

Les Scincidae *Caledoniscincus festivus* et *Nannoscincus n. sp.* ne sont représentés que par un seul spécimen, même si 2 autres individus de *Nannoscincus* ont été collectés à vue postérieurement à l'étude dans le site non infesté (Sadlier comm. pers.). Par contre, l'espèce *Caledoniscincus haplorhinus*, récemment reconnue à partir du complexe d'espèces *C. austrocaledonicus*, est très commune dans les zones de lisière, en particulier en région côtière (Sadlier *et al.* 1999). Postérieurement à notre échantillonnage, cette espèce a été observée le long de la piste forestière qui borde les 2 parcelles, mais jamais dans le sous-bois. Aussi, la capture d'un seul spécimen en parcelle envahie est considérée comme accidentelle pour la comparaison des herpétofaunes des 2 sites, et ne sera pas discutée ultérieurement dans ce chapitre.

*Caledoniscincus austrocaledonicus* et *Bavayia cyclura* apparaissent dominantes pour le milieu sclérophylle alors que les autres apparaissent rares. Chacune exerce une dominance sur un compartiment du milieu : *B. cyclura* en canopée et *C. austrocaledonicus*

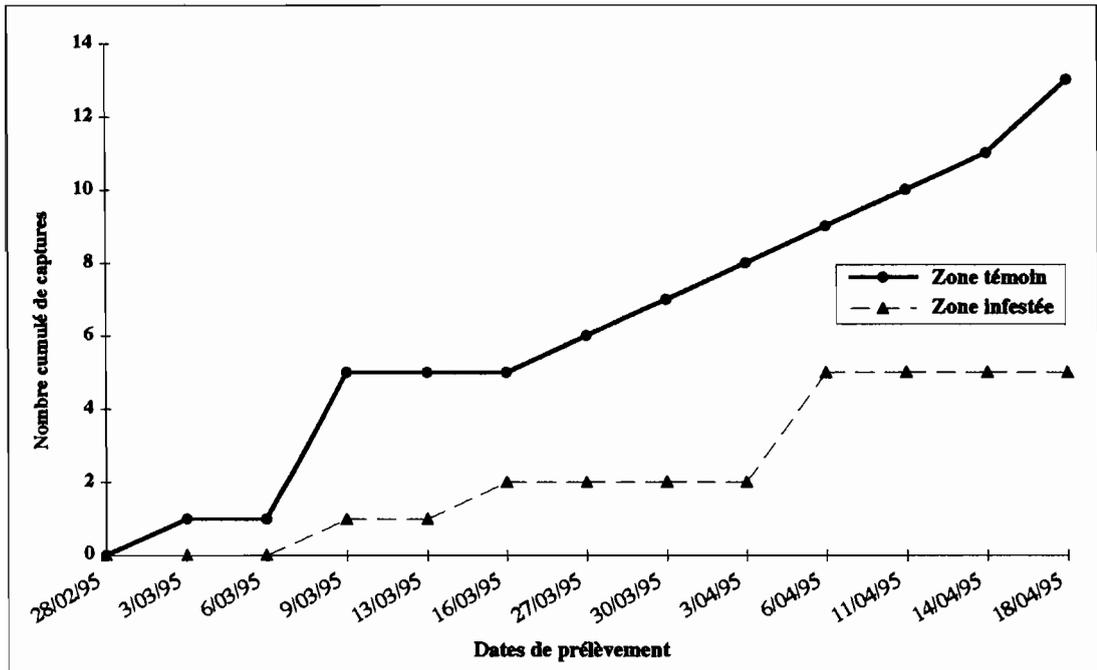


Figure 163 : Evolution des captures de *C. austrocaledonicus* au sol dans les 2 sites

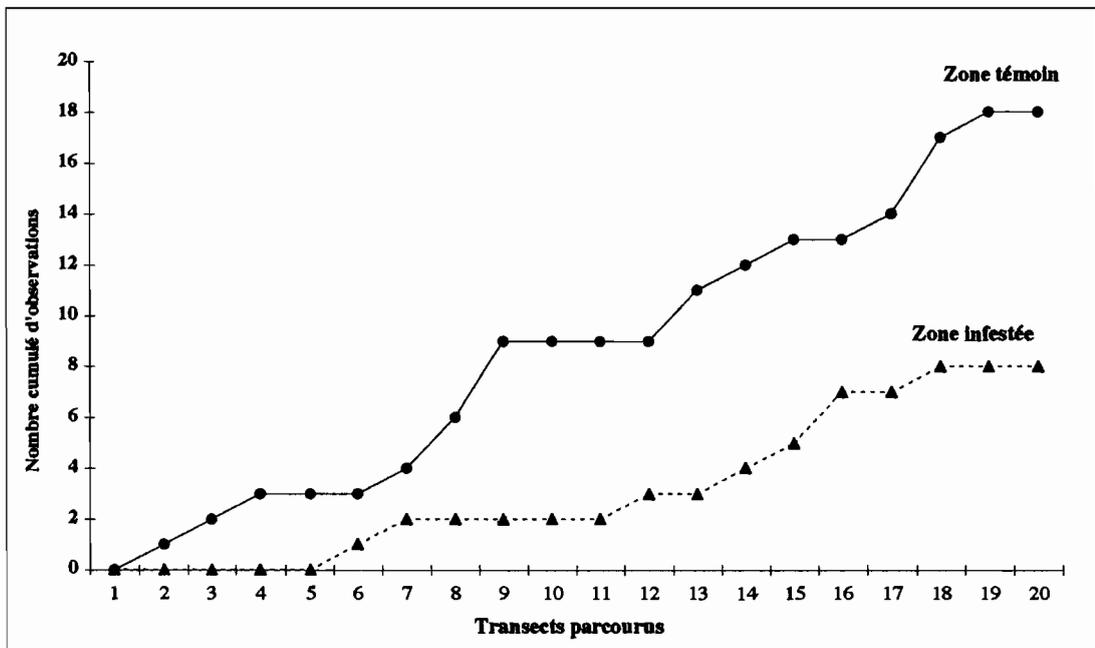


Figure 164 : Comparaison des effectifs observés lors du parcours des transects entre les 2 sites

au sol. Leurs variations d'abondance entre sites infesté et témoin sont significatives tant pour *B. cyclura* ( $Z=-2,179$ ,  $p=0,03$ ) que pour *C. austrocaledonicus* ( $Z=-1,923$ ,  $p=0,03$ ). Il existe donc une association négative entre ces espèces et la présence de *Wasmannia auropunctata*.

Si les conditions biotiques et abiotiques sont très homogènes entre les 2 sites, on a cependant noté quelques différences mineures. Le site infesté offre en effet une meilleure exposition au soleil (Ouest au lieu de Sud), une moindre ouverture de la canopée (de l'ordre de 5 % de différence, en raison d'une pente un peu plus forte dans cette parcelle). Ces légères différences sont synonymes d'un meilleur accès à des sites pour se chauffer au soleil, ce qui revêt une certaine importance pour des animaux poïkilothermes, qui nécessitent de fréquents passages au soleil pour maintenir leur niveau d'activité. Ces légères différences devraient à priori favoriser la présence des espèces terricoles diurnes dans la zone infestée, alors qu'on observe la situation inverse, renforçant l'idée d'une interaction négative des reptiles avec l'envahisseur.

### 3. Discussion et perspectives

#### a) La nature de l'impact

Cette étude fournit le premier inventaire de la faune herpétologique du domaine sclérophylle. Les résultats suggèrent une herpétofaune riche et spécifique, avec 9 espèces endémiques et une introduite.

L'occurrence de 4 taxa rares ou peu connus, et la découverte d'une nouvelle espèce de Scincidae, appartenant au genre fouisseur *Nannoscincus*, sont particulièrement significatives. Le gecko *Rhacodactylus trachyrhynchus* et les espèces de *Nannoscincus* n'étaient précédemment connus sur l'île principale respectivement que de zones de forêt dense humide du sud du territoire et du centre de la chaîne centrale de l'île (même si on distingue pour *R. trachyrhynchus*, une forme naine dans les forêts du littoral de l'île des Pins : Bauer et Sadlier 1994). En outre, *Nannoscincus n. sp.* n'est actuellement connu que de la parcelle non envahie par *W. auropunctata* et pourrait être, comme *Bavayia excussida*, un élément spécifique, voire endémique de l'habitat sclérophylle. En effet, *B. excussida* a été récemment décrit à partir d'individus de Pindaï et de 2 autres localités sclérophylles (Bauer *et al.* 1998). *Eurydactylodes vieillardi* semble aussi montrer une affinité pour le domaine sclérophylle : un bref inventaire par "night spotting" postérieur à notre échantillonnage (recherche visuelle en utilisant la lumière reflétée par les yeux des reptiles nocturnes pour les repérer dans la végétation) a révélé une population importante dans la zone non envahie par *Wasmannia auropunctata*. La population de Pindaï apparaît comme la plus abondante jamais observée pour cette espèce (Sadlier comm. pers.), *E. vieillardi* n'étant connue que de localités isolées et disséminées sur la Grande-Terre, toujours en faible effectif. En outre, une activité de fourragement diurne a été observée dans la végétation et un spécimen a été capturé dans un piège au sol dans la

**Tableau 26** : Captures de reptiles au cours des campagnes d'échantillonnage des arthropodes au sol, en forêt dense, aux Monts Koghi

<i>Espèces capturées</i>	Période de capture	Station sans <i>W. auropunctata</i>	Station avec <i>W. auropunctata</i>	Tests U de Mann-Whitney
<i>Sigaloseps deplanchei</i>	<b>Nov. 94</b>	4	5	n.s
	<b>Janv. 95</b>	13	12	n.s
	<b>Avr. 95</b>	7	6	n.s.
	<b>Juil. 95</b>	2	2	n.s
<i>Caledoniscincus austrocaledonicus</i>	<b>Nov. 94</b>	2	0	n.s.

zone envahie pour une espèce considérée comme strictement nocturne et arboricole (Bauer 1990). Sa présence au sol peut être accidentelle ou plus probablement révéler une utilisation sporadique du sol : fourragement ou refuge, peut être lié à des interactions avec *W. auropunctata*.

Toutes ces observations soulignent la spécificité faunistique de cet habitat et sa valeur d'un point de vue conservation de la biodiversité, notamment pour des espèces considérées comme patrimoniales par les gestionnaires de l'environnement.

D'une façon générale, nos résultats indiquent que le milieu sclérophylle ne supporte pas de larges populations de reptiles, en dehors de *B. cyclura*. Cette incapacité du milieu sclérophylle à supporter de fortes populations de reptiles est renforcée par la comparaison avec les données de capture de reptiles réalisées au sol dans la forêt dense aux Monts Koghis, au cours de l'échantillonnage des arthropodes (Tableau 26). Alors qu'en forêt sclérophylle, les "pitfalls traps" utilisés pour l'échantillonnage des invertébrés n'ont permis aucune capture de reptiles, en forêt dense, ils ont permis 51 captures. Cependant, on ne note aucune différence significative entre les effectifs capturés entre les 2 sites de forêt dense explorés, la forte saisonnalité des effectifs de *W. auropunctata* ne permet sans doute pas d'atteindre des niveaux de pullulations susceptibles d'occasionner des répercussions sur l'herpetofaune, comme déjà souligné précédemment pour de nombreux groupes d'invertébrés (voir la partie concernant les invertébrés). L'existence de ces captures en forêt dense révèle des populations de reptiles plus abondantes, même si on peut faire l'hypothèse que l'espèce dominante (*Sigalospis deplanchei*) pourrait avoir un mode de fourragement qui la rend plus sensible à des captures par des pièges de petites tailles par rapport aux espèces terricoles de la forêt sclérophylle. En revanche, la capture de 2 spécimens de *C. austrocaledoniscus* conforte l'idée d'une probable abondance différente entre les 2 milieux.

Malgré le caractère préliminaire de nos résultats (un seul site avec 2 modalités vierge ou infestée, pendant une seule saison), ils révèlent de nettes différences entre les 2 situations de forêt sclérophylle. En présence de l'envahisseur, la richesse spécifique est réduite de plus de 50 %, à l'exception des 2 espèces anthropiques (*H. frenatus* et de *C. haplorhinus*) recensées en situation infestée. En effet, leur présence peut être considérée, compte tenu de leur affinité pour les marges des habitats (Bauer 1990, Sadlier *et al.* 1999), comme accidentelle ou bien au contraire comme le signe d'une dégradation des conditions de milieu, renforçant l'idée d'une perturbation profonde de l'écosystème. Parmi les 3 espèces qui se maintiennent en situation témoin, on trouve les 2 espèces dominantes, mais dont les effectifs sont réduits de plus de 50 %. D'une façon générale, il y a globalement moins de reptiles dans la situation infestée, ce qui correspond d'un point de vue fonctionnel pour l'écosystème à la disparition d'une guildes trophique (prédateurs insectivores).

Les données acquises soulignent une perturbation majeure des communautés animales et convergent donc pour indiquer une profonde dégradation de la structure des écosystèmes envahis, les niveaux trophiques supérieurs sont affectés. Ces données renforcent l'hypothèse d'un déclin localisé de populations de Geckonidae sous la pression

de l'envahisseur sur la côte Nord-Est (Bauer et Devaney 1987 ; Bauer et Sadlier 1993). Ces résultats sont également confortés par de récentes observations qualitatives (“ night spotting ”) sur le site des grottes de Koumac (nord-ouest du territoire), où aucun *Bavayia cyclura* n'a pu être observé dans une relique forestière très fortement envahie par *W. auropunctata*, alors que des spécimens ont été observés sur des affleurements rocheux qui jouxtent la parcelle forestière (Sadlier comm. pers.). Or, ces affleurements offrent des conditions de milieu moins favorables pour l'envahisseur.

b) *Les hypothèses explicatives*

La façon dont *Wasmannia auropunctata* affecte les populations de reptiles reste à préciser. Dans la littérature, on trouve peu de travaux qui traitent des interactions entre fourmis et reptiles, notamment dans le contexte d'une invasion biologique. Certains auteurs mentionnent des actions prédatrices ou compétitrices de fourmis vis-à-vis de populations de reptiles : ainsi Zenner-Polonia (1990) *Paratrechina fulva* (Mayr) signale une prédation sur des serpents en Colombie, Haines et Haines (1978) et Haines *et al.* (1994) rapportent l'existence d'une prédation vis-à-vis de lézards et geckos par *Anoplolepis gracilipes* (Jerdon) aux Seychelles. Sadlier (comm. pers.) signale également un déclin des populations forestières de reptiles sur l'île de Christmas depuis l'arrivée de *A. gracilipes*. Mais, les principales observations d'interactions entre reptiles et Formicidae concernent l'invasion de la fourmi de feu *Solenopsis invicta* (Buren) aux États-Unis (Mount 1981, Mount *et al.* 1981, Allen *et al.* 1994, Vinson 1994). Malgré la similitude de leurs noms vernaculaires respectifs, “ petite fourmi de feu ” et “ fourmi de feu ”, *W. auropunctata* et *S. invicta* ont très peu d'affinité taxinomique : elles appartiennent à 2 tribus distinctes et distantes de la sous-famille des Myrmicinae (Blepharidattini et Solenopsidini respectivement). On est cependant tenté de rapprocher leur succès colonisateur et dégager des analogies dans les conséquences observées sur la faune native.

Les interactions impliquées entre les reptiles et la petite fourmi de feu peuvent relever des hypothèses suivantes :

✦ **Prédation directe**

En Nouvelle-Calédonie, aucune prédation directe de ce type n'a pu être observée. Néanmoins, cette prédation ne peut être totalement exclue compte tenu des attaques directes de *W. auropunctata* sur de jeunes tortues terrestres et iguanes aux Galapagos (Williams et Wilson 1988 in Patterson 1994, Wetterer comm. pers.). Cette hypothèse est renforcée par le fait que toutes les espèces rencontrées en la forêt sclérophylle, à l'exception de *R. trachyrhynchus*, sont ovipares (Bauer et Devaney 1987). Les œufs des Geckonidae pourraient être très sensibles, car ils sont déposés dans des bois creux ou simplement sous la litière, ou à la surface du sol (Sadlier comm. pers), où la pression de fourragement de *W. auropunctata* apparaît la plus forte. Mount (1981), Mount *et al.* (1981), Allen *et al.* (1994) et Vinson (1994) ont recensé les conséquences de l'invasion de *S. invicta* sur diverses populations de reptiles (lézards, serpents et tortues terrestres) dans le Sud des

États-Unis (Texas, Alabama, Mississippi, Géorgie et Floride). Les interactions impliquant les reptiles et *S. invicta* s'expriment selon un gradient de conséquences allant d'un déclin localisé à une élimination par prédation directe des œufs, ou des jeunes récemment éclos (cas du lézard *Cnemidophorus sexlineatus* en conditions expérimentales, cas des œufs et des néonates des tortues *Deirochelys reticulata* et *Gopherus polyphemus*) (Mount *et al.* 1981, Mount 1981). Ce type de prédation a aussi été évoqué pour *Paratrechina fulva* en Colombie à l'encontre de serpents (espèces non précisées : Zenner-Polonia 1990). En outre, la prédation exercée par les fourmis sur les œufs peut être un facteur important de fluctuations des populations de reptiles, comme cela a été établi en contexte naturel, à Panama, par Chalcraft et Andrews (1999) entre le genre *Solenopsis* et les populations du lézard *Anolis limifrons*.

✦ **Compétition pour certaines ressources**

• **Compétition d'exploitation pour les proies**

*W. auropunctata* peut éliminer ou exclure une partie des communautés d'insectes qui participent au régime alimentaire des reptiles. Cette hypothèse est confortée par les observations sur la faune des invertébrés de la forêt sclérophylle : la myrmécofaune connaît une réduction d'abondance et de diversité (21 espèces contre 6 au sol, 18 espèces contre 7 en canopée) et l'abondance totale des arthropodes est diminuée (de plus de 50 % au sol, de près de 18 % en canopée). Dans le même temps, la structure fonctionnelle est modifiée : la guildes des suceurs et celles des parasites progressent au détriment des détritivores et des insectes prédateurs (voir paragraphes correspondant dans le chapitre 3). Or, les éléments disponibles sur le régime alimentaire des reptiles montrent justement la part non négligeable des Formicidae (Bauer et Devaney 1987). Il y a une réduction potentielle de la biomasse de proies, donc compétition d'exploitation entre les reptiles et *W. auropunctata*.

D'un point de vue fonctionnel, cela correspond à une exacerbation des forces *bottom-up* dans les cascades trophiques (au moins sur le niveau supérieur de la communauté). De la même manière, aux États-Unis, *Solenopsis invicta* est responsable du déclin des communautés natives d'arthropodes (Porter et Savignano 1990) et Vinson (1994) suggère que cette réduction pourrait être responsable de la diminution de populations de reptiles, en réponse à la diminution de l'abondance des ressources trophiques et donc de la *carrying capacity* des habitats envahis. Une telle action indirecte est également proposée pour l'invasion de *Linepithema humile* en Californie : la fourmi d'argentine exclut du milieu les fourmis moissonneuses (*Pogonomyrmex spp.*), qui dominent cet écosystème désertique, ce qui entraîne un déclin des populations de lézards à cornes (*Phrynosoma coronatum*.) dont le régime alimentaire est presque exclusivement dépendant de cette ressource (Suarez *et al.* 1998).

• **Compétition d'interférence pour l'abri ou les sites de ponte**

L'aptitude à piquer en injectant un venin puissant peut aussi être un facteur contribuant au déclin des populations reptiliennes, en réduisant la disponibilité (l'accès) aux

sites de ponte ou de retraite, en permettant la monopolisation de cavités préformées par *W. auropunctata*. Les piqûres peuvent avoir une incidence forte si l'on considère le très important taux d'infestation de la forêt sclérophylle : *W. auropunctata* représente plus 99 % de l'effectif de la faune échantillonnée au sol, plus de 57 % de la faune récoltée en canopée – parfois 65 % (Guilbert *et al.* 1994). Dans de telles conditions de densité d'envahissement, les reptiles présents ne peuvent donc éviter la rencontre avec les fourmis. Les Geckonidae pourraient être beaucoup plus sensibles à ce type d'interactions que les Scincidae car ils ont une peau nue, dépourvue d'ostéodermes. Les piqûres répétées pourraient générer un stress anormal, diminuer la *fitness* des individus, mais aussi les affaiblir par une exclusion de ressources telles qu'abris ou sites de ponte, sous l'écorce ou dans des creux de bois mort que recherche aussi l'envahisseur.

Des auteurs tels que Kaspari (1996a, b) ou Byrne (1994) ont montré que la disponibilité en site de nidification était un paramètre important pour les populations de *W. auropunctata*, notamment la disponibilité en cavités préformées. Celles-ci sont également recherchées par les reptiles (Geckonidae principalement) pour la ponte ou l'abri. Des interactions de ce type, impliquant la forte densité et de la capacité à piquer de *S. invicta* ont de même été proposées, dans certaines régions des États-Unis, pour expliquer la réduction de populations reptiles (Vinson 1994).

### ♣ Combinaison de ces différents processus

#### c) Perspectives

Comme nous venons de le voir, la façon dont *Wasmannia auropunctata* affecte les populations de reptiles reste hypothétique : interactions directes ou interférences avec certains aspects de leur biologie, voire une combinaison des 2 phénomènes.

En tout cas, des investigations approfondies sont nécessaires pour préciser l'ampleur du phénomène d'exclusion en cours, en particulier, par une approche systématique des milieux sclérophylles soumis à différents régimes d'envahissement. Une meilleure connaissance de la biologie des espèces reptiliennes, notamment au niveau de leur régime trophique, est à acquérir. L'analyse de contenus stomacaux devrait permettre de voir s'il existe des différences entre individus récoltés en zones témoin et envahie, en particulier pour évaluer leur capacité à consommer des Formicidae ou même *W. auropunctata*. Cependant, compte tenu du caractère menacé de l'habitat sclérophylle (fragmentation et la faible taille des reliques), des études expérimentales des interactions reptiles-*W. auropunctata* sont plutôt à privilégier.

En ce qui concerne l'organisation trophique des communautés sclérophylles, notamment des cascades trophiques, le relâchement du contrôle exercé par les prédateurs reptiliens devrait se solder, à plus ou moins long terme, par des modifications de l'écosystème. Il y a une réduction des forces *top down* sur les niveaux inférieurs, en particulier celui des herbivores au sens large (même si la présence de *W. auropunctata* se traduit par la mise en jeu de nouvelles contraintes). Au niveau des herbivores, les forces

*bottom up* devraient se renforcer, leur abondance devrait alors ne dépendre que de la disponibilité des ressources qu'ils exploitent, en particulier ceux qui bénéficient de la protection par *W. auropunctata*. L'étude de ces cascades trophiques dans la perspective de l'envahissement par *W. auropunctata* mériterait d'être approfondie pour mieux dégager la dynamique fonctionnelle de l'écosystème forêt sclérophylle et prévoir l'évolution possible de cet écosystème face à la perturbation.

Compte tenu de la spécificité de la faune reptilienne néo-calédonienne, ces résultats préliminaires sont inquiétants. En effet, le micro-endémisme est très important dans le peuplement reptilien de Nouvelle-Calédonie, comme le montre la découverte récente d'espèces nouvelles, toujours confinées à des aires réduites : *Bavayia excussida* et *B. pulchella* (Bauer *et al.* 1998), *Lacertoides pardalis* (Sadlier *et al.* 1997) et *Lioscincus maruia* (Sadlier *et al.* 1998) qui ne sont toutes connues au mieux que de 2 localités. Cette distribution géographique est un facteur de sensibilité face à des menaces externes comme l'irruption d'envahisseurs.

Des investigations plus poussées seraient nécessaires pour préciser l'ampleur du phénomène d'exclusion en cours, par une approche systématique des milieux sclérophylles soumis à différents régimes d'envahissement. Une meilleure connaissance de la biologie des espèces est à acquérir, notamment au niveau de leur régime alimentaire. L'analyse de contenus stomacaux devrait permettre de préciser s'il existe des différences entre individus récoltés en zones native et envahie, et en particulier leur capacité à consommer des Formicidae ou même *W. auropunctata*, puisque son couvain serait occasionnellement consommé par le Typhlopidae introduit, *Typhlops braminus* (Chazeau com. pers.). Remarquons que, dans la région néotropicale, la liste des espèces susceptibles de consommer de fortes proportions de *W. auropunctata* n'est pas établie, on trouve la mention d'un amphibien Dendrobatidae (*Dendrobates tinctorius*) au Nicaragua (Bequaert 1922).

Compte tenu du caractère relictuel de l'habitat sclérophylle (fragmentation et faible taille des reliques), il est difficile de travailler sur des sites suffisamment larges pour obtenir les effectifs nécessaires à des analyses statistiques sans que les prélèvements menacent l'intégrité des populations reptiliennes. Une étude expérimentale des interactions reptiles/*W. auropunctata* du type de celle réalisée par Mount *et al.* (1981) avec *S. invicta* serait donc à privilégier. Elle devrait s'accompagner d'un bilan rapide du processus en cours, évaluant la biodiversité herpétologique hébergée par le milieu natif, afin de promouvoir les mesures de conservation nécessaires pour un milieu qui est l'un des plus menacés de disparition (Bouchet *et al.* 1995).

### **C. Observations préliminaires sur l'avifaune du domaine sclérophylle**

Dans le domaine sclérophylle, les conséquences de l'invasion ne semblent pas se limiter aux arthropodes et aux reptiles : des observations ponctuelles permettent d'envisager un impact sur l'avifaune. Nous avons découvert dans la parcelle envahie de Pindaï, à la fourche d'un arbre (environ 1,5 m du sol), un nid abandonné de méliphage à oreillons gris (*Lichmera incana incana*), dans lequel était installée une colonie de *W. auropunctata*. L'activité de cette colonie se révélait par l'accumulation de débris chitineux d'insectes (élytres, thorax et sternites abdominaux de coléoptères et hétéroptères divers). En outre, en octobre 1996, à l'occasion de l'évaluation de la densité des agrégats au sol, deux plumes de petite taille ont été retrouvées dans un "agrégat" en même temps que des débris chitineux d'arthropodes. Cette observation est comparable à celle réalisée par Clark *et al.* (1982) aux Galápagos, qui avaient également observés des plumes dans un agrégat de *W. auropunctata*.

Pour tenter d'apporter des éléments de réponse sur la nature des interactions envahisseur/avifaune, nous avons réalisé un inventaire des espèces d'oiseaux du domaine sclérophylle, travail préliminaire à une approche élargie des répercussions potentielles de l'invasion sur les niveaux trophiques supérieurs.

#### **1. Méthode d'inventaire et évaluation de la sensibilité potentielle à l'envahisseur**

Nous avons inventorié l'avifaune rencontrée dans les 2 parcelles sclérophylles étudiées à Pindaï. Cet inventaire a été conduit lors de 3 journées d'observations (07/03/95, 17/10/95 et 08/11/95) entre 7h00 et 15h00.

La méthode retenue a consisté à longer à pied la lisière de chaque parcelle, en marquant régulièrement des temps d'arrêt (environ 5 minutes) pour observer les oiseaux présents. L'identification a été réalisée à vue ou par le chant amplifié par microphone directionnel, avec l'aide de Serge Sirgouant (président de la Société Calédonienne d'Ornithologie). Pour d'évaluer les risques potentiels encourus par chaque espèce, nous avons utilisé les informations disponibles sur la biologie des oiseaux terrestres de Nouvelle-Calédonie (Delacour 1966, Hannecart et Letocart 1980, 1983).

Nous avons aussi, avec l'aide de la Société Calédonienne d'Ornithologie, essayé de réunir des données en diffusant un questionnaire très large sur le territoire. Mais il n'a permis de récolter que des observations ponctuelles et signalant des déclins localisés (nous avons été confronté à un problème de diffusion et de retour des questionnaires, sur un territoire peu habité, où les populations sont encore peu sensibilisées et encadrées pour les questions d'environnement). On trouvera ce questionnaire à l'annexe 8.

#### **2. Observations**

Au cours de l'inventaire, 18 espèces d'oiseaux ont été observées (Tableau 27). Toutes les espèces sont natives de l'archipel et l'endémisme atteint 38,9 %, taux élevé par rapport au taux d'endémisme de l'avifaune totale néo-calédonienne (21,3 %). Certaines

espèces ont été observées à chaque visite, d'autres de façon sporadique, certaines dans les deux parcelles d'autres dans une seule.

Il n'a pas été possible de dégager de différences entre la présence ou l'absence d'une espèce dans l'une ou l'autre parcelle, révélatrice d'une utilisation préférentielle par les oiseaux de l'une ou l'autre zone. On trouvera à l'annexe 8 les occurrences respectives dans les 2 sites des différentes espèces inventoriées. L'échelle d'observations n'apparaît pas pertinente pour l'étude des phénomènes affectant l'avifaune. La taille et la proximité des parcelles semblent inadaptées, compte tenu de la mobilité des oiseaux pour exploiter le milieu. De plus, certaines espèces sont des visiteurs saisonniers, comme certains frugivores (*Drepanoptila holosericea* ou *Phylidonyris undulata*). D'autres utilisent des territoires qui dépassent largement la taille des parcelles surveillées, comme le corbeau calédonien, la chouette ou l'aigle siffleur.

L'intérêt de cet inventaire est donc qualitatif. Le tableau 27 résume les principales caractéristiques de l'avifaune inventoriée, compte tenu des informations disponibles dans la bibliographie. A partir de ces informations, plusieurs modalités d'interactions peuvent être envisagées. Dans une perspective fonctionnelle, contrairement aux reptiles, les oiseaux observés se répartissent entre plusieurs guildes (insectivore, granivore-frugivore, omnivore...). Cependant 10 espèces montrent un régime alimentaire à dominante insectivore. Compte tenu des modifications induites par *W. auropunctata* sur la faune d'invertébrés (voir paragraphes correspondant dans le chapitre 3), et des observations réalisées pour l'herpétofaune, il existe un risque d'exclusion compétitive entre cette guildes d'oiseaux insectivores et *Wasmannia auropunctata*.

La possibilité d'interaction par prédation directe semble par contre plus réduite. La période de reproduction apparaît comme la plus critique de ce point de vue (œufs et jeunes exposés). Or, il y a peu de recouvrement entre les périodes de reproduction des 18 espèces oiseaux observées et l'époque où la densité de l'envahisseur est maximale dans l'habitat (janvier à avril) : la plupart de ces espèces ont alors achevé leur reproduction et une seule espèce (*Zoosterops lateralis griesonota*) pourrait être concernée (Tableau 27). La période où la densité de l'envahisseur est la plus forte correspond au moment du cycle où il y a production de sexués. Les besoins trophiques des colonies sont accrus, il y a une augmentation du nombre d'ouvrières qui patrouillent dans le milieu, augmentant le risque de découverte d'œufs ou de jeunes oisillons par rapport à d'autres moments de l'année.

S'il est raisonnable d'exclure une prédation massive sur les oiseaux, on ne peut écarter une interférence pour l'utilisation des sites de nidification. D'une façon générale, *W. auropunctata* apparaît comme une espèce plutôt terricole pour l'établissement de ses colonies et son fourrage semble se concentrer au sol et dans les strates basses de la végétation, sous réserve de ressources suffisantes à y exploiter (par exemple, Delabie *et al.* (1994) ont signalé en plantations de cacao, l'absence de *W. auropunctata* au-delà de 5,5 m de hauteur). La position des nids dans le milieu module donc le risque d'interactions avec l'envahisseur. Les espèces qui nichent au sol ou celles qui le font dans la basse végétation ont plus de risque de subir une prédation ou de subir une usurpation de leur nid (comme

**Tableau 27** : Faune ornithologique inventoriées dans le périmètre forestier de Pindai

Familles	Noms vernaculaires	Noms scientifiques	Statut *	Régime alimentaire *	Nidification *
Accipitridae	Aigle siffleur	<i>Haliastur sphenurus</i>	Autochtone	Charognard, poissons et insectes	Oct. à Janv., haut des arbres
Columbidae	Pigeon soyeux	<i>Drepanoptila holosericea</i>	Endémique	Frugivore, granivore	Août à Déc., à 2-3m de hauteur
Cuculidae	Coucou cuivré	<i>Chrysococcyx lucidus layardi</i>	Autochtone	Insectivore	Sept. à Janv., parasite le nid de fauvette à ventre jaune
Alcedinidae	Alcyon sacré des canaques	<i>Halcyon sancta canacorum</i>	Autochtone	Lézards et gros insectes	Nov. à Déc., arbre creux et talus
Campephagidae	Echenilleur pie de N.C.	<i>Lalage leucopygia montrosieri</i>	Autochtone	Insectivore et granivore	Nov. à Janv., sommet des arbres
Acanthizidae	Fauvette à ventre jaune	<i>Gerygone flavolateralis flavolateralis</i>	Autochtone	Insectivore	Sept. à Janv., basse végétation (arbres et arbustes)
Muscicapidae	Rossignol à ventre jaune	<i>Eopsaltria flaviventris</i>	Endémique	Insectivore	Sept. à Fev., à 1 m sol (arbres et arbustes)
	Siffleur calédonien	<i>Pachycephala caledonica</i>	Endémique	Insectivore	Déc. à Janv., dans les arbres
	Sourd à ventre roux	<i>Pachycephala rufiventris</i>	Autochtone	Insectivore	Nov. à Janv., entre 30 cm et 1,50 m du sol
	Rhipidure à collier	<i>Rhipidura fuliginosa bulgeri</i>	Autochtone	Insectivore	Oct. à Janv., basse végétation, près du sol
Zosteropidae	Zosterops à dos gris	<i>Zosterops lateralis griseonota</i>	Autochtone	Plutôt insectivore mais aussi frugivore	Déc. à Mars, basse végétation (arbres et arbustes)
	Zosterops à dos vert	<i>Zosterops xantochroa</i>	Endémique	Principalement frugivore	Sept. à Fev., à tous niveaux dans la végétation
Melephagidae	Méliphage à oreillons gris	<i>Lichmera incana incana</i>	Autochtone	Nectarivore et frugivore	Nov. à Janv., à toutes hauteurs dans la végétation
	Oiseau moine	<i>Philemon diemenensis</i>	Endémique	Principalement frugivore	Oct. à Déc., haut des arbres
	Méliphage barré	<i>Phylidonyris undulata</i>	Endémique	Nectarivore et frugivore	Oct. à Janv., basse végétation (arbres et arbustes)
Artamidae	Lagrayen à ventre blanc	<i>Artamus leucorhynchus melanoleucos</i>	Autochtone	Insectivore	Nov. à Janv., niche au sol contre talus et arbre mort
Corvidae	Corbeau calédonien	<i>Corvus moneduloides</i>	Endémique	Omnivore, principalement insectivore	Oct. à janv., haut des arbres
Tytonidae	Effraie des clochers	<i>Tyto alba lifuensis</i>	Autochtone	Prédateur oiseaux, insectes et rongeurs	Mai à Août, arbre creux, grotte

\* D'après Delacour (1966), Hannecart et Letocart (1980, 1983) et Sirgouant (comm. pers.)

Facteurs de sensibilité potentiels à *W. auropunctata*

dans le cas du nid de méliophage à oreillons gris colonisé par *W. auropunctata*). Sept espèces ont des caractéristiques de nidification qui les exposent à une interférence : *Artamus leucorhynchus melanoleucos*, *Zosterops lateralis griseoneata*, *Rhipidura fuliginosa bulgeri*, *Eopsaltria flaviventris*, *Gerygone flavolateralis flavolateralis*, *Phylidonyris undulata*, *Pachycephala rufiventris* (Tableau 27). Toutefois, nos observations indiquent que la plupart des espèces n'exploitent les parcelles forestières qu'à l'occasion de la recherche de nourriture, et que leurs nids sont plutôt établis dans les zones ouvertes voisines où *W. auropunctata* est absente (voir chapitre 4).

Sur la base de ces différents critères, au moins 11 espèces parmi les 18 observées sont potentiellement en interférence avec *W. auropunctata* (Tableau 27). La situation du couple constitué par la fauvette à ventre jaune (*Gerygone flavolateralis flavolateralis*) et le coucou cuivré (*Chrysococcyx lucidus layardi*) paraît particulièrement préoccupante. La dominance insectivore de leur régime alimentaire, la nidification dans la basse végétation et l'interaction de nidification qu'elles entretiennent entre elles (hôte et son parasite), les exposent particulièrement à l'envahisseur.

D'autres informations ponctuelles renforcent les présomptions d'interactions entre l'envahisseur et l'avifaune. Sur l'île d'Ouvéa, des témoignages font part de l'existence de nids de la perruche d'Ouvéa (*Eunymphicus cornutus uvaeensis*) infestés par *W. auropunctata*, ce qui pourrait contribuer à son déclin (Sirigouant comm. pers.). Dans le massif sclérophylle du Ouen Toro (presqu'île de Nouméa), des observations font également état d'un déclin de populations de *Gerygone sp.* depuis quelques années, déclin associé à la progression de *W. auropunctata*, et au moins 3 nids abandonnés de Rhippidures (l'un avec deux œufs, un autre avec deux oisillons morts), avec dans leur voisinage une forte densité de *W. auropunctata* fourrageant le long du tronc, ont été également observés (Sirigouant comm. pers.). Ce site est envahi avec une densité comparable à celle rencontrée à Pindaï, mais l'avifaune supportée y est plus appauvrie (peu d'endémiques, présence d'espèces introduites comme le moineau domestique *Passer domesticus* et le bulbul indien *Pycnonotus cafer cafer*). Dans le site sclérophylle du parc forestier / Corbasson (sur les hauteurs de Nouméa), un nid de passériforme non identifié, abandonné avec 4 œufs, a aussi été noté alors qu'un grand nombre de *W. auropunctata* fourrageaient à proximité (Sirigouant comm. pers.).

Mais il semble difficile de tirer des conclusions de ces différentes observations. Par exemple, la relique sclérophylle du Parc Corbasson, envahie depuis 1983-84, abrite également des enclos servant à l'élevage de cagous (*Rhynochetos jubatus*) en vue de leur réintroduction dans la nature. Or, malgré le fort niveau d'infestation, le suivi de la reproduction effectué depuis 1978 ne permet pas de noter une mortalité des œufs ou des jeunes que l'on peut attribuer à l'envahisseur (Sirigouant comm. pers.). Pourtant chez le cagou, la ponte a lieu directement sur le sol, il n'y a pas de nid, et le régime alimentaire est à dominante insectivore. Cependant dans les enclos, l'alimentation est complétée par des morceaux de viande (abats) ce qui réduit les risques d'une compétition d'exploitation résultant de la transformation potentielle de l'entomofaune sous la pression de

**Tableau 28** : Liste des oiseaux dont le mode de nidification pourrait les rendre vulnérables à *W.auropunctata*

Noms vernaculaires	Noms scientifiques	Familles
<b>Sur la Grande Terre :</b>		
Cagou huppé	<i>Rhynochetos jubatus</i>	Rhynochetidae
Engoulevant à gorge blanche*	<i>Eurostopodus mysticalis exul</i>	Caprimulgidae
Hémipode peint*	<i>Columba vitiensis hypoenochroa</i>	Columbidae
Pigeon à gorge blanche	<i>Turnix varia novaecaledoniae</i>	Turnicidae
Marouette fuligineuse	<i>Porzana tabuensis tabuensis</i>	} Rallidae
Râle à sourcils blancs	<i>Poliolimnas cinereus tannensis</i>	
Râle de Lafreysnaye*	<i>Tricholimnas lafreysnayanus</i>	
Râle à bandes	<i>Rallus philippensis swindellsii</i>	
Poule sultane	<i>Porphyrio porphyrio caledonicus</i>	
Poule d'eau	<i>Gallinula tenebrosa</i> (?)	
<b>Sur l'île de Walpole :</b>		
Fou à pattes rouges	<i>Sula sula rubripes</i>	Sulidae
Fou à ventre blanc	<i>Sula leucogaster plotus</i>	} Phaethonidae
Paille en queue	<i>Phaeton rubricoda</i>	
Phaeton à queue blanche	<i>Phaeton lepturus dorotheae</i>	} Procellariidae
Pétrel à ailes noires	<i>Pterodroma hypoleuca nigripennis</i>	
Sterne fuligineuse	<i>Sterna fuscata serrata</i>	} Laridae
Sterne blanche	<i>Gygis alba candida</i>	
Noddis niais	<i>Anous stolidus</i>	
Frégate du pacifique	<i>Fregata minor palmerstoni</i>	} Fregatidae
Petite frégate	<i>Fregata ariel ariel</i>	

\* : espèce connues uniquement par un seul exemplaire type, potentiellement éteintes  
 (?) : espèce dont le statut taxinomique est discutée (espèce ou variété locale)

l'envahisseur (même si ces aliments sont souvent recouverts de *W. auropunctata*, jouant le rôle d'appât). Dans la nature, la menace réelle sur les cagous reste donc à préciser, *Wasmannia auropunctata* exerçant surtout une pression sur les zones sclérophylles, habitat qui n'est plus aujourd'hui fréquenté par *R. jubatus* : d'après des observations paléontologiques, cette espèce s'est réfugiée vers la forêt dense et en altitude, depuis l'arrivée de l'homme (Balouet 1987).

Enfin, un certain nombre de témoignages rapportent le déclin inexplicable dans les plaines côtières de populations d'oiseaux, en particulier de ceux qui nichent au sol comme les Rallidae, depuis l'établissement de populations denses de *Wasmannia auropunctata* (Sirgouant et Hannecart comm. pers.). D'autres témoignages font état de conséquences sur les oiseaux domestiques, avec une prédation observée sur de jeunes poussins (Cochereau comm. pers.). Mais, aucune de ces observations ne sont étayées par des données quantitatives.

### 3. Discussion et perspectives

Même si aujourd'hui il est impossible de préciser l'impact de la progression de *W. auropunctata* sur l'avifaune néo-calédonienne, les observations rapportées incitent à réfléchir sur l'évolution possible des communautés. En extrapolant à l'ensemble de l'avifaune néo-calédonienne les critères de sensibilité retenus pour les espèces du domaine sclérophylle, on peut ajouter une liste de 20 espèces potentiellement en situation d'interférence avec l'envahisseur, aussi bien sur l'île principale que sur l'îlot de Walpole, sanctuaire ornithologique pour la nidification d'oiseaux marins (Tableau 28). Au moins 31 espèces sont donc potentiellement sensibles à la progression de l'envahisseur dans l'archipel.

Dans la bibliographie, une série d'interactions impliquant les fourmis et l'avifaune (au sens large, y compris avec les oiseaux domestiques) ont été décrites. Pour l'anecdote, on signalera le comportement d'*anting*, ou bain de fourmis, pratiqué par certains oiseaux en zone tempérée (étourneaux, merles, grives, geais....) et dont la finalité reste floue (toilette en liaison avec la lutte contre leurs parasites externes (Judson et Bennett 1992)). En dehors de la source de nourriture que constituent les Formicidae pour un certain nombre d'oiseaux (jusqu'à la quasi-exclusivité de leur régime alimentaire pour les Formicariidae), on trouve des exemples de mutualisme : les Formicidae peuvent fournir une protection contre les prédateurs de certains oiseaux. En effet, en milieu tropical, la prédation est la principale cause de mortalité lors de la nidification (Onicki *et al.* 1978) et minimiser ce risque est une priorité pour le choix du site de ponte. Certains oiseaux nichent dans des fourmilières, (les exemples sont moins nombreux que ceux nidifiant à l'intérieur de termitières ou de guêpiers), mais plus fréquemment, certaines familles montrent une tendance à la nidification au voisinage de fourmilières : les Icteridae en Amérique, les Ploecidae et les Estrildinae en Afrique et en Asie, et de façon plus occasionnelle pour certains Muscicapidae (Famille des "Gobes mouches" au sens large) et Nectariniidae (Bernard 1951). Young *et al.* (1990) ont même montré qu'il pouvait y avoir un choix délibéré des oiseaux pour nicher en proche

compagnie de fourmis agressives : le fourragement des fourmis dans la végétation réduit les chances d'accès au nid par un prédateur. Mais aucun exemple de ce type n'est connu en Nouvelle-Calédonie.

Mais, la plupart des interactions décrites dans la littérature concernent la prédation des fourmis aux dépens des oiseaux. A priori en conditions naturelles, la prédation exercée sur l'avifaune sauvage est marginale. On citera néanmoins le cas spectaculaire des fourmis légionnaires (principalement le genre *Eciton* en Amérique du Sud et le genre *Dorylus* en Afrique), pour lesquelles à l'occasion des phases nomades, il y a capture et consommation de Vertébrés, notamment d'oisillons au nid voire même d'oiseaux adultes (Hölldobler et Wilson 1990, Gotwall 1995). Toutefois, ces exemples semblent marginaux, et plus souvent, on trouve des références à l'introduction de fourmis pionnières dans de nouvelles contrées. La plupart des travaux signalent un impact potentiel plutôt qu'un impact "avéré". En effet, il est difficile d'établir avec certitude la cause du déclin et d'établir les processus en action. On signale plus fréquemment une mortalité sur des espèces domestiques, qui par extrapolation, révèlent des menaces pour la faune indigène, comme pour *Anoplolepis gracilipes*, aux Seychelles (Haines et Haines 1978, Haines *et al.* 1994). On rapporte le même type d'observations pour *Paratrechina fulva*, introduite en Colombie, où plusieurs fourmilières ont été découvertes avec des restes d'oiseaux non identifiés (ossements) et des témoignages de prédation sur des volailles domestiques (Zenner Polonia 1990, 1994). Les éléments les plus significatifs décrivant les interactions entre une avifaune indigène et une fourmi introduite ont été enregistrés aux États-Unis avec l'invasion de *Solenopsis invicta*. Introduite accidentellement vers 1918 en Alabama, elle a depuis conquis 11 états du Sud des États-Unis plus Porto Rico (Callcott et Collins 1996).

Dès 1938, Emlen soupçonne un impact sur des poussins de cailles. Depuis, un certain nombre de faits ont été accumulés par différents auteurs, en particulier, dans la dernière décennie, révélant une certaine latence dans l'expression du phénomène. Sikes et Arnold (1986), Lockley (1995), Giuliano *et al.* (1996), Pedersen *et al.* (1996) signalent des cas de prédation au sol sur des oisillons et des œufs de plusieurs espèces aussi bien strictement terrestres (*Hirundo pyrrhonota*, *Muscivora forficata*, *Colinus virginianus*, *Tympanuchus cupido attwateris*) que littorales (*Sterna albifrons*, *Sterna antillarum*). La fourmi de feu exerce également une prédation sur les volailles domestiques (Allen *et al.* 1994, Patterson 1994, Pedersen *et al.* 1995). Dans d'autres régions (Alabama, Floride, Georgie) des diminutions importantes de populations d'oiseaux lui sont directement attribuées, en particulier pour *Colinus virginianus*, *Chordeleis minor*, *Columbigallina passerina*, *Sturnella magna* (Mount 1981, Allen *et al.* 1994, 1995, Patterson 1994, Vinson 1997). Mais ces observations restent spéculatives : les auteurs soupçonnent des interactions lors de la reproduction (prédation sur les jeunes), ou une exclusion par défaut de ressources alimentaires (modifications de l'entomofaune) voire une exclusion de certains sites en liaison avec la piqûre. Le déclin inexpliqué de certaines populations de Rallidae, nichant au sol en région côtière en Nouvelle-Calédonie, concorde donc avec les observations réalisées pour des oiseaux nicheurs au sol aux États-Unis. Les

processus mis en jeu au cours de ces deux invasions doivent être assez proches et les mêmes hypothèses peuvent être invoquées pour expliquer l'évolution des communautés.

En ce qui concerne l'usurpation de nids, elle peut exister, mais elle est difficile à établir. Lorsqu'on examine un nid abandonné et colonisé par *W. auropunctata*, il est difficile d'établir si la fourmi a colonisé alors que le nid était déjà abandonné ou si au contraire elle est responsable de l'abandon. *W. auropunctata* se caractérise par une nidification terricole, mais l'existence d'un nid colonisé à plus d'1m50 de hauteur dans la végétation, révèle un opportunisme pour l'utilisation de sites favorables. On peut alors faire l'hypothèse que les colonies de *W. auropunctata* sont préférentiellement au sol, faute de conditions favorables dans la végétation. Par contre, la présence de nids dans la végétation pourrait augmenter la disponibilité en sites favorables pour l'implantation de colonies.

Plutôt que d'impliquer des interactions directes soient par compétition d'interférence (usurpation des nids) ou de prédation (au moment de la reproduction), on peut envisager une compétition d'exploitation : *Wasmannia auropunctata* transforme la distribution des ressources trophiques, privant l'avifaune de certaines ressources alimentaires, à l'image de la compétition exercée par *Formica aquilona* et la guildes des oiseaux insectivores en région boréale (Haemig 1992, 1996) ou entre *Formica rufa* et les grimpereaux des bois (*Certhia familiaris*) avec des répercussions sur le succès reproducteur de ces oiseaux (Aho *et al.* 1997, 1999). On notera que Barr *et al.* (1996) envisagent, lors de l'invasion de forêts de hêtres en Nouvelle-Zélande par *Vespula vulgaris*, de l'existence d'une telle compétition avec les oiseaux insectivores, ce qui constitue un renforcement de notre hypothèse. Les conséquences d'une telle compétition sont sans doute plus lentes à observer que dans le cas des reptiles, du fait de la plus grande mobilité des oiseaux. Même dans l'hypothèse d'interactions fortes avec l'envahisseur dans les zones infestées, la capacité à se déplacer vers des zones voisines peut permettre le maintien de l'espèce au moins dans un premier temps, avec une augmentation de la pression de prédation sur les zones non envahies. À plus long terme, la perturbation de la guildes des insectivores pourrait avoir des répercussions sur les prédateurs supérieurs (chouette et aigle siffleur), mais ceux-ci disposent de ressources de substitution et d'une capacité de fourragement accrue par rapport aux espèces de plus petites tailles.

Une compétition d'exploitation pourrait également exister avec la guildes des frugivores-nectarivores. En effet, on sait que *W. auropunctata* est capable d'exploiter de façon opportuniste des nectars végétaux, elle pourrait alors entrer en concurrence, pour cette ressource, avec les oiseaux nectarivores. L'existence d'interactions avec cette guildes pourrait également avoir, à plus ou moins long terme, une répercussion sur la physiologie de la communauté sclérophylle. En effet en région tropicale, il existe un cortège de plantes dont la pollinisation dépend d'oiseaux (ornithophilie). En Australie et dans la région Pacifique, les Meliphagidae sont particulièrement impliquées dans des cas d'ornithophilie, en domaine sclérophylle (savanes et zones sèches de façon saisonnière) (Ford *et al.* 1979 in Adam 1992). Cette famille est associée à la pollinisation de Protéacées (*Banksia sp.*, *Grevillea sp.*...), d'Epacridacées, de certaines Myrtacées et Fabacées-Faboidea (*Erythrina*

*sp.*) (Proctor *et al.* 1996). D'autres familles comme les Zosteropsidae et les Psittacidae (Loriinae) sont impliquées en Australie pour la pollinisation de Loranthacées (pollinisation et dispersion des graines) alors qu'à Hawaii, des Fringillidae (Drepanidinae) sont impliqués pour la pollinisation de Myrtacées, de Lobelioidées et de certaines Campanulacées (Proctor *et al.* 1996). Dans le domaine sclérophylle néo-calédonien, on recense 5 espèces appartenant aux familles des Meliphagidae et des Zosteropidae (*Zosterops lateralis griseonota*, *Zosterops xantochroa*, *Lichmera incana incana*, *Philemon diemenensis*, *Phylidonyris undulata*). Toutes ces espèces sont natives voire endémiques, elles entretiennent certainement des relations spécifiques avec la flore native dont certaines plantes pourraient être ornithophyles. La consommation des nectars floraux par *W. auropunctata* pourrait être responsable d'un défaut de pollinisation de telles plantes qui ne seraient plus visitées par leurs pollinisateurs et par corollaire responsable d'un défaut de dispersion de leurs graines. De telles interactions avec des pollinisateurs (insectes) ont déjà été décrites en Afrique du Sud pour une autre *tramp species*, *Linepithema humile*, qui exploitent des nectars de plantes au détriment de leurs pollinisateurs, en particulier les abeilles (*Apis mellifera*) (Buys 1987, 1990, Bond 1995, Visser *et al.* 1996).

Ces différentes hypothèses restent à explorer. Des observations plus précises et à plus long terme sont nécessaires pour les confirmer, la gamme des milieux devrait également être élargie pour mieux appréhender les mécanismes en cause et comprendre la structure et l'évolution des communautés. Des manipulations d'exclusion de l'envahisseur, à l'image de ce qui a déjà été réalisé en région boréale par Haemig (1994, 1996) ou Aho *et al.* (1997, 1999), pourraient être envisagées afin de voir s'il n'y a pas fourragement préférentiel des espèces d'oiseaux insectivores, sur des essences non colonisées par *W. auropunctata*. Une difficulté apparaît par rapport à la région boréale : la structure du milieu est plus complexe et diversifiée avec une canopée interconnectée et la diversité des essences laisse peut d'opportunités de comparaison d'une même essence... Une autre limite pour ce type d'études est la pauvreté des données biologiques et écologiques disponibles sur l'avifaune terrestre de Nouvelle-Calédonie. Une meilleure connaissance de la biologie des espèces rencontrées est à acquérir, en particulier celle de leur régime alimentaire (contenus stomacaux...), pour s'assurer des interactions ainsi que pour évaluer la capacité des oiseaux insectivores à consommer des *W. auropunctata*, et plus particulièrement, pour les oiseaux qui fourragent au niveau de la litière, pour la consommation de couvain. Cela permettrait, en outre, de mieux connaître les cascades trophiques en place pour expliquer ou non la stabilité des communautés. Enfin, on pourrait placer des nids artificiels à différents niveaux dans la végétation pour observer leur colonisation par *W. auropunctata* ou alors par l'avifaune.

**D. Éléments préliminaires concernant la faune mammalienne**

Compte tenu des indices d'interactions accumulés vis-à-vis des reptiles et des oiseaux, on peut s'interroger sur les rapports entretenus entre *W. auropunctata* et les mammifères. Aucune investigation n'a été menée dans cette direction, mais on trouvera dans les lignes suivantes quelques éléments de réflexion sur les interactions possibles. Deux niveaux doivent être considérés au sein de la faune mammalienne : celui de la faune native, exclusivement constituée de chiroptères et celui de la faune introduite.

Avec les mammifères natifs, il pourrait exister une compétition d'exploitation pour certaines ressources trophiques. Cette faune native se répartit en 2 guildes trophiques (Flannery 1995) : une guildes d'insectivore (5 microchiroptères) et une de frugivores-nectarivores (4 mégachiroptères). Pour les microchiroptères insectivores, la modification de la composition et de la structure de l'entomofaune pourrait se solder par des répercussions sur la disponibilité de leurs ressources trophiques, alors que pour les mégachiroptères frugivores et nectarivores, une compétition d'exploitation pourrait exister, du fait de l'opportunisme alimentaire de l'envahisseur et de sa capacité à consommer des nectars. L'existence d'interactions avec les frugivores-nectarivores pourrait mener, à terme, à une altération des communautés végétales. En effet, les mégachiroptères sont souvent impliqués dans la pollinisation spécifique de certaines plantes comme cela a été décrit dans d'autres îles du Pacifique (Cox *et al.* 1991, Elmqvist *et al.* 1992). La concurrence éventuelle pour la consommation de nectar pourrait être responsable d'un défaut de pollinisation de certaines plantes et par corollaire la dispersion de leurs graines. En outre, une compétition d'interférence pour les sites de retraite pourrait également exister au moins avec les microchiroptères. Pour les mégachiroptères, cela semble plus improbable puisqu'ils utilisent des arbres dortoirs. Mais, là encore, nous manquons de données de base sur la biologie des chiroptères locaux pour pouvoir estimer la réalité de telles interactions, notamment les ressources trophiques exploitées, la spécificité de ces ressources, la gamme des milieux qu'ils fréquentent et les sites de repos utilisés.

Pour la faune des mammifères introduits, l'existence d'interactions pourrait conduire à leur exclusion des milieux, en particulier pour les rongeurs. En Nouvelle-Calédonie, aucune interaction entre rongeurs introduits et *W. auropunctata* n'a été observé à ce jour, à l'exception d'une mortalité observée sur des portées de lapereaux en élevage (Cochereau comm. pers.). Mais, compte tenu de la pression d'envahissement de certains milieux, on ne peut exclure à priori l'existence d'interactions conduisant les rongeurs (*Mus domesticus*, *Rattus rattus* et *Rattus exulens*) à un fourragement plus sélectif ou à une sélection différente de l'habitat, à l'image de ce qui est décrit avec *S. invicta* aux Etats-Unis. En effet, au Texas, Masser et Grant (1986), Smith *et al.* (1990) et Ferris *et al.*

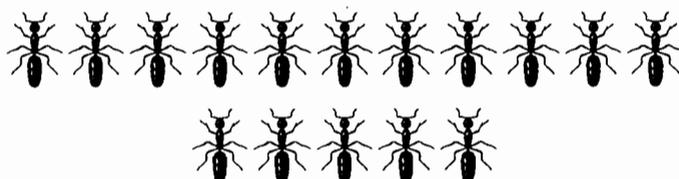
(1998) signalent une mortalité et une réduction des populations de plusieurs micro-mammifères lorsqu'il y a invasion des habitats par *S. invicta*, alors que Hill (1969 in Mount 1981) signale une prédation sur 2 espèces de lapins sauvages en Alabama. D'autres auteurs (Lechner et Ribble 1996, Holtcamp *et al.* 1997) montrent qu'il existe une modification plus ou moins marquée du mode de fourragement et de sélection de l'habitat par différents micro-mammifères (*Baiomys taylori*, *Sigmodon hispidus*, *Peromyscus leucopus*, *Peromyscus maniculatus*) pour éviter des interactions avec *S. invicta*. Holtcamp *et al.* (1997) proposent l'hypothèse d'un affaiblissement de la *fitness* des individus vis-à-vis d'autres prédateurs lorsque les micro-mammifères sont en présence de l'envahisseur (piqûres), plutôt qu'un réel risque de prédation de la part de *S. invicta*. Dans le contexte néo-calédonien, des processus analogues pourraient exister. D'un point de vue conservation des habitats, l'existence d'une exclusion des rongeurs introduits serait plutôt bénéfique, compte tenu des conséquences néfastes observées sur les écosystèmes dans différentes régions du monde lorsque ces espèces y sont introduites (Crook 1973, Atkinson 1977, Meyer 1994, Pascal *et al.* 1996).

Enfin, dans une perspective économique, le développement de l'élevage extensif du bétail et du cerf rusa (*Cervus rusa timorensis*) pourrait connaître quelques perturbations à l'image de ce qui a été observé avec l'invasion de *S. invicta* et le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*). Allen *et al.* (1997) ont montré, au Texas, une influence négative de la présence de *S. invicta* sur le recrutement des faons de ce cervidé. Le stress engendré par les piqûres pousseraient les cerfs à ne plus utiliser les zones les plus infestées, ce qui se traduirait par un défaut de recrutement.

En Nouvelle-Calédonie, sous la pression de la piqûre de *W. auropunctata*, des phénomènes analogues pourraient exister dans les plaines utilisées pour l'élevage. D'ailleurs, des témoignages font état, dans certaines savanes, de l'exclusion du bétail de certains fourrés plus ou moins fermés et envahis par *W. auropunctata* (Cochereau comm. pers.). Ces mêmes surfaces sont utilisées pour l'élevage extensif du cerf rusa. L'exclusion de ces animaux de certaines savanes est également envisagée. Sous l'effet du stress occasionné par les piqûres répétées, il pourrait y avoir une réduction des aires disponibles conduisant à un moindre succès reproducteur (le stress occasionnant une diminution de la *fitness* des individus). Ces hypothèses restent à tester, notamment par des manipulations d'exclusion de l'envahisseur de certaines stations, à l'image du protocole expérimental d'Allen *et al.* (1997).

Enfin, plusieurs témoignages signalent des problèmes sanitaires occasionnés à des animaux domestiques (chats et chiens) : leur cornée devient opaque en réaction à des piqûres répétées du globe oculaire. Ce phénomène est également rapporté aux Iles Salomon (Wetterer 1997b) et au Gabon (Wetterer comm. pers.). Wetterer (comm. pers.) soupçonne même un phénomène identique pour des éléphants dans une réserve naturelle au Gabon.

Cependant, l'invasion pourrait indirectement se révéler bénéfique pour l'élevage par une action négative sur des populations d'antagonistes, comme la tique du bétail (*Boophilus microplus*). Des phénomènes de cet ordre ont été signalés pour *S. invicta* dans des zones de pâturages, avec un impact sur des populations de la tique *Amblyomma americanum* (Fleetwood *et al.* 1984) ou de mouche du bétail *Haematobia irritans* (Hu et Franks 1996). L'existence de tels processus dans le cas de l'invasion de *W. auropunctata* mériterait d'être exploré.





# - Chapitre IV -

## Anthropisation et invasion des milieux naturels : milieux réservoirs et modalités de progression

**N**ous retiendrons les incendies comme facteur anthropique car les feux de brousse sont le facteur principal de l'évolution des paysages et des formations végétales du Territoire (Jaffré *et al.* 1997). Les feux expliquent le recul des forêts denses humides et des forêts sclérophylles au profit des maquis ligno-herbacés sur roches ultrabasiqes et des fourrés et savanes sur les autres substrats. Ces incendies sont pour la plupart d'origine anthropique, à l'exception de quelques rares feux spontanés, liés à la foudre. Les pratiques culturelles sont très souvent en cause, le feu étant utilisé comme un auxiliaire de défrichage pour l'agriculture traditionnelle ou pour l'élevage. En dehors des zones à valeur agricole, les feux sont souvent associés à la chasse ou à la prospection minière. Ils résultent de feux à vocation agro-pastorales mal contrôlés (négligences) et même, de plus en plus fréquemment, d'actes de malveillance.

## I. État de la question

Si, avant l'arrivée de l'homme, les feux permettaient le rajeunissement périodique des communautés avec une diversification des groupements végétaux, l'accélération du rythme et de l'intensité des incendies depuis l'arrivée de l'homme ont conduit à des perturbations majeures de la succession secondaire, par interruption, dès les premiers stades, de la reconstitution du couvert initial (Jaffré *et al.* 1997). L'action des feux est d'autant plus néfaste qu'ils facilitent la colonisation des substrats par des espèces végétales introduites qui sont alors les premières à recoloniser l'espace vacant, modifiant les conditions de reconstitution de la végétation et de succession. Ces espèces introduites ont un caractère grégaire et envahissant (nombreuses graminées, lantana, goyavier, faux mimosa, sensitive géante...). Les groupements ainsi mis en place sont souvent pyrophytes, empêchant tout retour vers la situation initiale par adaptation au feu et autosuccession (Jaffré *et al.* 1997).

Leur action est différente selon le biotope concerné : la gravité des atteintes aux communautés varie en fonction de la nature du couvert végétal, des conditions climatiques et de la répétition de feux. Les effets sont plus catastrophiques sur les formations primaires, en particulier les forêts sèches, car le phénomène de succession secondaire y est très incertain. La végétation des roches ultrabasiques résiste mieux aux feux que celles des roches sédimentaires et volcaniques en raison de la barrière écologique constituée par les conditions pédologiques (Jaffré *et al.* 1997). Toutefois, des espèces grégaires introduites adaptées aux sols ultramafiques (tel le *Pinus caribaea*), peuvent devenir envahissantes et concurrencer la flore autochtone à l'occasion des perturbations induites par le feu. La présence d'un arbre comme le pin caraïbe est responsable de la mise en place de conditions qui augmentent de fréquence des incendies (Lemire Pêcheux 1996).

La répétition des feux a contribué à l'extension de formations végétales secondaires au détriment des formations forestières et permis la monopolisation de certains paysages par des plantes introduites. Cette évolution des communautés végétales amène à s'interroger sur le devenir des communautés animales associées : les espèces animales introduites sont-elles favorisées dans ce contexte, et en particulier *Wasmannia auropunctata* ?

Certaines observations semblent indiquer que les zones secondaires dégradées par les feux jouent un rôle de réservoir pour l'envahissement de biotopes encore vierges par *W. auropunctata*. Prenons l'exemple de la savane à niaoulis (*Melaleuca quinquenervia*), qui est aujourd'hui l'élément dominant du paysage des plaines néo-calédoniennes, du fait de l'expansion de cette essence native pyrophyte sous l'action des feux de brousse (Jaffré et Veillon 1991 ; Bouchet *et al.* 1995). Depuis quelques années, on observe, dans cet habitat, des " explosions " de fumagine, de plus en plus fréquentes et de plus en plus importantes, surtout en saison sèche. La surface des feuilles des niaoulis se couvre d'un feutrage mycélien noir, prolifération d'un ascomycète (*Meiola sp.*) sur des miellats

abondants, conséquence des pullulations de la cochenille *Cerastoplastes rubens*, mutualiste de *W. auropunctata* (Cochereau comm. pers). Alors que ce phénomène est observé ponctuellement lors de la pullulation de divers Homoptères sur une gamme variée d'arbres et d'arbustes, en association avec différentes fourmis, on remarque dans ces savanes la constante implication de *W. auropunctata*. Cette espèce semble directement responsable de cette prolifération explosive par son efficacité à protéger les pullulations d'Homoptères. La présence de fumagine apparaît comme un marqueur de la présence de fortes populations de l'envahisseur et souligne l'ampleur du phénomène invasif dans le paysage calédonien. Ce milieu transformé par le feu apparaît comme un réservoir potentiel pour l'envahissement de milieux natifs.

Au Mont Panié (nord-est du territoire), une savane à niaoulis occupe le versant oriental du massif, à une altitude inférieure à 300 m. Cette formation est fortement envahie et marquée par des explosions de fumagine. Or, le massif forestier dense humide qui lui succède en altitude semble être peu à peu infiltré par l'envahisseur, via des sentiers ouverts par l'homme. Actuellement, on observe *W. auropunctata* jusqu'à une altitude d'environ 600-700 m. Un phénomène analogue s'observe sur les sols ultrabasiques du sud de la Grande-Terre, où les feux de brousse contribuent à l'extension des maquis miniers (Morat *et al.* 1986). *W. auropunctata* est capable de s'installer dans ce type de formation (Jourdan 1997) et cette occupation du milieu peut, dans un second temps, faciliter l'envahissement de forêts denses humides via les lisières exposées, comme on l'a observé aux Monts Koghis (voir paragraphes correspondant du chapitre 3).

L'opportunisme que lui confère les caractères de *tramp species* apparaissent *a priori* favorables à l'établissement et à la colonisation des milieux dégradés. De plus, elle n'a qu'une faible capacité intrinsèque de dispersion. L'extension du territoire des colonies est assurée par un bouturage, avec une vitesse maximale de progression de 500 m par an, lorsque les conditions de milieu sont optimales (Lubin 1984). Ce mode de dissémination limite sa dispersion à longue distance et la propagation à l'échelle de l'archipel est imputable essentiellement à l'action de l'homme, qui la déplace accidentellement, d'une région à l'autre et, en particulier, de et vers les milieux qu'il domine. À plus petite échelle, on peut donc faire l'hypothèse que la fourmi se propage vers les milieux natifs à partir des milieux dégradés et fréquentés par l'homme, (dans lesquels elle a le plus de chances d'être implantée). Ainsi, la proximité de zones dégradées par action anthropique pourrait être un facteur essentiel pour l'envahissement des milieux natifs.

Dans ce chapitre, nous essaierons de vérifier cette proposition et d'évaluer les relations entre l'altération des milieux et la présence de *W. auropunctata*

## II. Altération des milieux et répartition de *Wasmannia auropunctata* en domaine sclérophylle

Nous avons retenu le domaine sclérophylle car il représente l'habitat le plus menacé par les feux de brousse. Du fait de la répétition des incendies, il ne couvre plus que 3 % de la surface initiale et se présente sous la forme de reliques fragmentées le long des plaines de la côte ouest de l'île, isolées les unes des autres par une gamme de formations altérées (Bouchet *et al.* 1995, Jaffré *et al.* 1997). En outre (chapitre 3), l'invasion par la petite fourmi de feu y est particulièrement sensible.

Nous avons donc voulu tester l'hypothèse que l'altération du milieu par le feu est un facteur favorable à l'extension de *W. auropunctata* dans le domaine sclérophylle de Nouvelle-Calédonie. Nous avons réduit cette hypothèse à 2 questions :

- *W. auropunctata* colonise-t-elle rapidement les formes dégradées par le feu en domaine sclérophylle ?
- les zones dégradées par les feux constituent-elles des réservoirs potentiels pour l'envahissement des forêts sclérophylles voisines peu ou pas dégradées ?

### A. **Matériel et méthodes**

#### 1. Conditions climatiques pendant l'étude

L'échantillonnage a été mené entre le 20 mars et 12 juin 1995. Le tableau 29 résume les conditions climatiques pendant la période de l'année concernée. Il apparaît que la période, pendant laquelle nous avons réalisé notre échantillonnage, a été plus humide (au début de la période) puis plus sèche (en fin de période) que la normale. Ces caractéristiques climatiques pourraient avoir une incidence sur les données récoltées.

**Tableau 29** : Conditions météorologiques moyennes (période 1970-1997) et pendant la période d'étude (station de Népoui – source météo France 1997)

	Mars 1970-97	Avril 1970-97	Mai 1970-97	Juin 1970-97
Températures moyennes (° C)				
Min.	22,3	20,6	18,9	17,7
Max.	28,8	27,3	25,8	24,3
Précipitations (mm)	136,3	62,8	54,7	79,4
	Mars 1995	Avril 1995	Mai 1995	Juin 1995
Températures moyennes (° C)				
Min.	23,0	21,5	18,6	17
Max.	29,5	27,6	25,8	24,4
Précipitations (mm)	179,8	111,8	19	34,8

## 2. Formations végétales échantillonnées

L'étude a porté sur la presqu'île de Pindaï, sur laquelle nous avons déjà réalisé les études sur les communautés des forêts sclérophylle. Cette presqu'île, bien qu'inhabitée, a subi d'intenses dégradations par le feu, en raison de la répétition des feux au cours de 2 dernières décennies.

Dans le domaine sclérophylle, on reconnaît plusieurs formations, selon le degré de dégradation. Elles sont définies en fonction de l'atténuation des caractères forestiers et de l'appauvrissement en espèces natives au profit d'espèces secondaires. La forêt sclérophylle (y compris clairière – sous la pression du pâturage- et secondarisée) fait place à des formations dérivées, comme le fourré fermé à *Acacia spirorbis* (constitué à plus de 50 % par cette essence héliophile, dont les graines se développent rapidement après le feu, limitant l'installation d'autres espèces, et fourré sclérophylle ouvert). Mais la recolonisation par *Acacia spirorbis* est un facteur d'appauvrissement et, si les incendies sont trop rapprochés, il y a évolution vers une savane herbeuse. Le processus aboutit à des formations de substitutions, résultant de l'anéantissement des formations arborescentes et arbustives (Jaffré et Veillon 1991).

Sur la presqu'île étudiée, on trouve des parcelles de forêt sclérophylle *sensu stricto*, des lambeaux forestiers secondaires, des formations dérivées (fourrés fermés à gaïacs, *Acacia spirorbis*; fourrés sclérophylles ouverts) et des formations de substitution : savane herbeuse et savanes arborées soit dominée par le bois de fer (*Casuarina collina*), soit dominée par le niaouli (*Melaleuca quinquinerva*). Ces formations se rencontrent à différents états de recolonisation végétale (peuplements plus ou moins denses, plus ou moins hauts, selon le temps écoulé depuis le dernier passage du feu), offrant ainsi la possibilité d'établir une chronologie de recolonisation.

L'effort d'échantillonnage a été concentré sur l'extrémité de la presqu'île, région où existent encore des parcelles de forêt sclérophylle (Figure 165). Dans le cadre de l'étude, 8 types de formations végétales, correspondant au milieu natif et à ses formes de dégradations ont été identifiés.

- 1) Forêt sclérophylle à faciès littoral plus ou moins marqué
- 2) Formation monospécifique à gaïacs, régénérée 2 ans après le passage du feu : formation ouverte d'arbustes buissonnants non continus, d'une hauteur variant de 1 m à 1,5 m, sol nu, présence d'individus calcinés morts
- 3) Formation monospécifique à gaïacs (*Acacia spirorbis*), 3 ans après le passage du feu : formation ouverte d'arbustes buissonnants non continus, d'une hauteur variant de 1,7 m à 2,1 m, sol quasi-nu, avec présence d'individus calcinés morts
- 4) Formation monospécifique à gaïacs, plus de 5 ans après le feu : fourré fermé, arbustes >3,5 m, litière recouvrante et canopée recouvrante
- 5) Savane arborée à niaoulis, avec couvert herbacé plus ou moins dense

Fourré à bois de fer (*Casuarina collina*)



Sous-bois de forêt sclérophylle



Savanes herbeuses



Savane à niaoulis  
(*Melaleuca quinquinerva*)



Formation anthropique, ici dominée  
par *Leucaena leucocephala*

Figure 166: Panorama des différentes formations échantillonnées

6) Savane herbeuse : couvert herbacé dense et haut, plus ou moins parsemé de jeunes bois de fer qui ne dépassent pas la strate herbacée

7) Formation à Bois de Fer (*Casuarina collina*) : formation ouverte avec arbustes épars, sol nu, présence d'individus calcinés morts

8) Formation anthropique plus ou moins fermée : parfois fourré forestier avec essences sclérophylles, bois de fer et gaïacs fréquents ; parfois niaoulis épars avec une strate herbacée plus ou moins continue ; cette formation est toujours caractérisée par une dominance d'espèces introduites (*Leucaena leucocephala*, *Lantana camara*, *Passiflora suberosa*...)

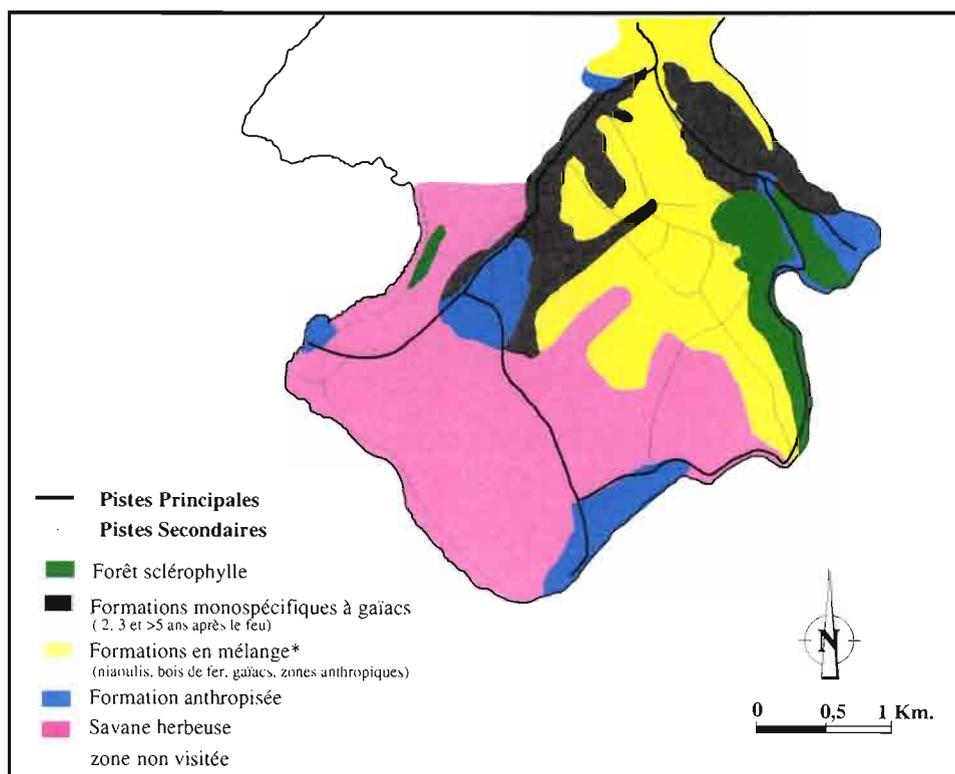
Chacun de ces faciès est présenté sur la figure 166. Toutes les formations, à l'exception des parcelles sclérophylles, de gaïacs anciens et de certains fourrés anthropiques, ont été ravagées par les feux de janvier et décembre 1992, qui ont couru sur une surface de 1880 hectares (Papineau 1994). En dehors des formations à gaïacs, il n'a pas été possible de dater le passage du feu.

Dans la suite de l'étude, on considère que les formations à gaïacs constituent une série secondaire, évoluant vers l'état " forêt " initial (chronoséquence). Les autres formations sont des formes d'altération durable du milieu sclérophylle, et leur évolution vers la forme native est peu probable (Jaffré et Veillon 1991). La dernière catégorie (formation anthropique) est la moins homogène quant à l'ouverture du milieu, la hauteur de la canopée, son recouvrement au sol et la densité du couvert herbacé. Chacune de ces formations est une expression de l'évolution du milieu sous l'influence des feux de brousse. Leur diversité permet d'évaluer la réponse des communautés de fourmis à cette perturbation, d'y observer la place occupée par l'envahisseur *W. auropunctata* et, dans une certaine mesure, de suivre la recolonisation du milieu en liaison avec la fréquence de passage des feux.

### 3. Méthode d'échantillonnage

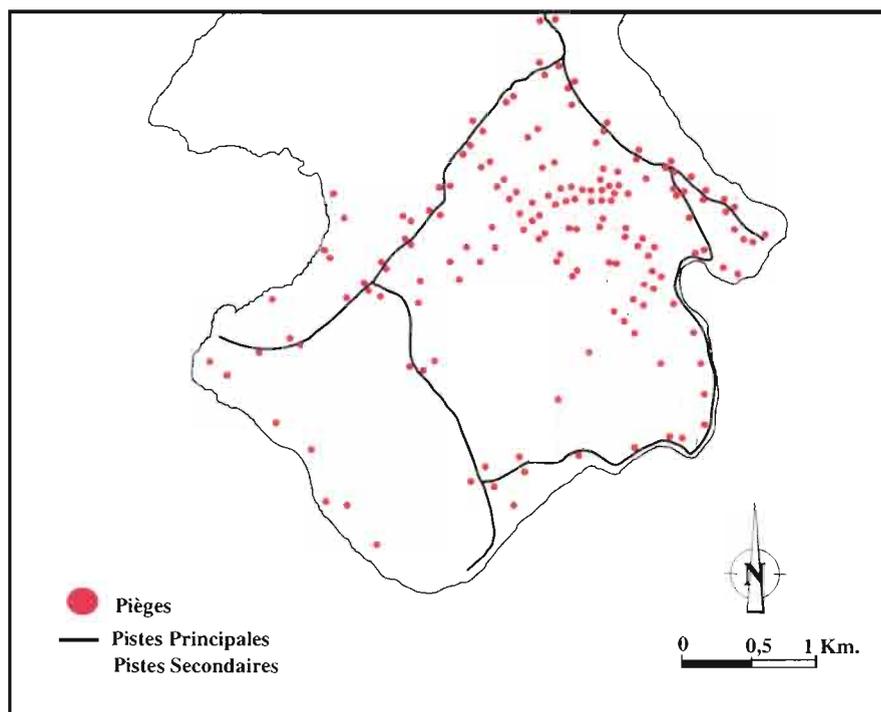
La myrmécofaune a été échantillonnée au sol avec les mêmes pièges d'interception, type " pièges de Barber ", que ceux utilisés pour l'étude de la faune des invertébrés dans le suivi trimestriel en forêt sclérophylle. Un maillage de pièges d'interception dans ces diverses unités botaniques a été mis en place dans le but de réaliser une cartographie sommaire des communautés de fourmis, propre à fournir une image de la dynamique de leur recolonisation d'un milieu incendié. Plus précisément, on a cherché

- à évaluer les capacités de *W. auropunctata* à coloniser les milieux perturbés et à y progresser.
- à évaluer la qualité des formations post-incendies à travers l'étude de l'état des communautés de fourmis (appauvrissement ou retour vers état initial des faunes).



\*Zones de petites surfaces en alternance, difficile à cartographier

**Figure 165** : Carte schématique des principales formations visitées sur la presqu'île de Pindai



**Figure 167** : Carte schématique de la distribution des pièges sur l'extrémité de la Presqu'île de Pindai

Le dispositif de piégeage a été mis en place à partir des reliques de forêt sclérophylle, en utilisant les pistes routières qui parcourent l'extrémité de la presqu'île. Le réseau comprend 160 stations, réparties selon une maille lâche afin d'avoir une couverture satisfaisante des situations rencontrées sur la presqu'île (Figure 167). Les stations sont distantes de 300 à 500 m en fonction des formations végétales rencontrées. Afin de standardiser le protocole de récolte, chaque piège est relevé après un séjour d'une semaine dans le milieu, comme pour les études exposées au chapitre 3. Nous avons utilisé des pièges dans les parcelles sclérophylles pour avoir une image synchrone des peuplements dans toutes les formations explorées, permettant ainsi des comparaisons.

### 4. Traitement des données

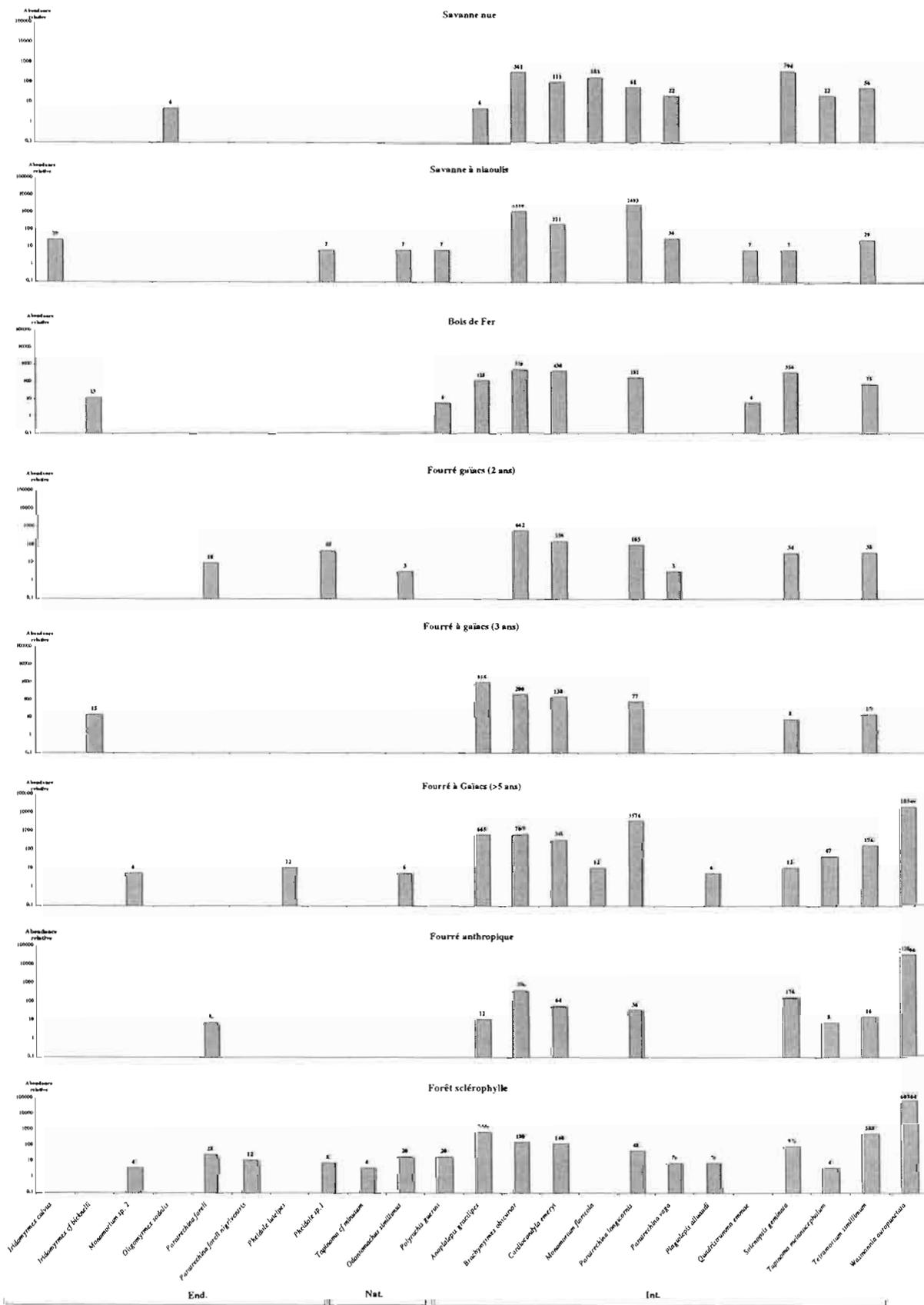
Au laboratoire, les récoltes contaminées par des débris végétaux et de la terre sont rincées et conservées dans de l'éthanol à 95° pour identification. Le contenu de chaque pot est examiné à la loupe binoculaire, et la faune myrmécologique capturée est identifiée à l'espèce. Les clefs de détermination utilisées pour la reconnaissance des genres sont celles publiées par Bolton (1995) pour la zone australienne. La plupart des espèces ont pu être identifiées par comparaison d'une collection de référence avec celle de l'Australian National Insect Collection (ANIC), conservée au CSIRO, Canberra. Lorsque l'identification à l'espèce n'a pas été possible, nous avons utilisés les morphospecies définies au cours des chapitres précédents.

Les données sur les espèces capturées sur chaque station sont regroupées par milieu. Les données d'occurrence des espèces dans les milieux, rassemblées dans des tableaux de contingence (8 milieux X 23 espèces de fourmis) ont été soumises à une analyse factorielle des correspondances. Deux tableaux ont été traités : celui des fréquences absolues, chaque occurrence dans un piège installé dans le milieu comptant (+1) pour ce milieu ; et celui des fréquences relatives, pour tenir compte de l'effort d'échantillonnage, puisque le nombre de pièges diffère d'un milieu à l'autre. L'analyse a été réalisée à l'aide des modules du logiciel ADE 4.0 (Thioulouse *et al.* 1997).

## B. Résultats

### 1. Richesse et diversité des myrmécofaunes

Cette étude nous a permis de récolter plusieurs milliers d'individus de l'envahisseur *W. auropunctata* et 3179 spécimens appartenant à 22 autres espèces. Parmi elles, 12 sont natives ou endémiques (Figure 168). L'étude révèle la présence en Nouvelle-Calédonie de *Quadristrumma emmae* et de *Cardiocondyla wroughtoni*, espèces pan-tropicales largement distribuées dans le Pacifique et déplacées par l'homme (Wilson et Taylor 1967a). Il est probable que les espèces que nous appelons ici *Iridomyrmex cf bicknelli* et *Tapinoma cf. minutum* sont nouvelles pour la science (Shattuck comm. pers.).



**Figure 168** : Myrmécfaunes récoltées dans les différentes formation du domaine sclérophylle sur la presqu'île de Pindai. (End. : Endémiques; Nat. : Natives; Int. : Introduites)

Les fréquences et les abondances relatives de chaque espèce dans les différents biotopes explorés sont présentées respectivement dans les tableaux 30 et 31.

Les fourmis introduites sont les plus fréquentes et les plus abondantes dans chacun des milieux visités, y compris dans la formation sclérophylle où l'on observe 9 des 11 espèces introduites. Parmi elles, cinq espèces colonisent les 8 milieux : *Brachymyrmex obscurior*, *Cardiocondyla emeryi*, *Paratrechina longicornis*, *Solenopsis geminata* et *Tetramorium simillimum*. *B. obscurior* est l'espèce la plus fréquente, quelle que soit la formation considérée (Figure 168).

La faune autochtone est beaucoup plus discrète : elle est réduite parfois à une seule espèce, comme dans les formations anthropiques avec *P. foreli*, en savane non arborée avec *Oligomyrmex sodalis*, ou encore dans les fourrés à gaïacs de 3 ans avec *I. cf bicknelli*. A l'échelle de la presqu'île, la faune locale apparaît vestigiale dans la plupart des biotopes dégradés (1 à 4 espèces présentes, contre 7 dans les parcelles sclérophylles). D'une manière générale, les espèces natives sont peu fréquentes et toujours peu abondantes. Contrairement aux fourmis introduites, elles montrent une faible capacité de colonisation des milieux : à l'exception de *P. vaga* et *O. simillimus*, elles se rencontrent au plus dans 2 biotopes. *I. calvus*, *O. sodalis*, *P. luteipes*, *P. foreli nigriventris* et *Tapinoma cf. minutum* n'ont chacune été capturée que dans un seul milieu. D'une manière générale, quel que soit le milieu considéré sur la presqu'île, on observe plus d'espèces introduites que d'espèces natives (Figure 169). On notera pour les échantillons prélevés dans différents point de forêt sclérophylle, une richesse taxinomique et une composition voisine de celle observée sur la même période (avril et juillet) pendant notre étude trimestrielle, malgré un effort plus faible (à l'exception d'espèces rares). Cela nous permet de valider l'échantillonnage réalisé dans les différentes formations végétales de la presqu'île de Pindaï.

La richesse et la diversité myrmécologiques de chaque milieu sont résumées dans le tableau 32 (indice de Margaleff et indice de Shannon). La forêt sclérophylle et le fourré à gaïacs de plus de 5 ans montrent la plus forte richesse spécifique, alors que les fourrés à gaïacs de 2 et 3 ans sont les plus pauvres. Les indices de diversité de Margaleff et de Shannon classent les milieux d'une manière identique : la forêt sclérophylle possède la faune la plus diverse, la formation à gaïacs de 2 ans la moins diverse, bien qu'elle ne soit pas la moins riche (9 espèces contre 7 pour celle de 3 ans). Les formes les plus récemment dégradées par le feu sont donc les formations les moins riches et les moins diversifiées. Les stades ultimes de dégradation de la forêt sclérophylle (savane à niaoulis et savane herbacée) ont une faune myrmécologique plus riche et plus diversifiée que les formations incendiées récemment.

Le tableau 33 permet de comparer les 8 myrmécofaunes. D'une façon générale, elles présentent peu de similarités. Les milieux les plus similaires sont : la savane à niaoulis et le fourré à gaïacs de 2 ans ( $I_j = 0,66$ ) ; le fourré à bois de fer et le fourré à gaïacs de 3 ans ( $I_j = 0,6$ ). Les milieux les plus différents sont la forêt sclérophylle et le fourré à gaïacs

**Tableau 30** : Fréquence relative des espèces dans les milieux étudiés (nombre d'occurrences / nombre de stations dans le milieu)

	Fourré anthropique	Forêt sclérophylle	Gaiacs 2 ans	Gaiacs 3 ans	Gaiacs 5 ans	Fourré à bois de fer	Savane à niaoulis	Savane
Nombre de stations (pièges)	25	25	29	13	17	16	14	18
<i>Anoplolepis longipes</i>	0,12	0,20	0,00	0,23	0,18	0,13	0,00	0,06
<i>Brachymyrmex obscurior</i>	0,64	0,32	0,83	0,69	0,82	0,88	0,86	0,83
<i>Cardiocondyla emeryi</i>	0,28	0,32	0,34	0,23	0,65	0,75	0,64	0,33
<i>Iridomyrmex calvus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,21	0,00
<i>Iridomyrmex cf bicknelli</i>	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,06	0,00	0,00
<i>Monomorium floricola</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,17
<i>Monomorium sp.</i>	0,00	0,04	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00
<i>Odontomachus simillimus</i>	0,00	0,16	0,03	0,00	0,06	0,00	0,07	0,00
<i>Oligomyrmex sodalis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06
<i>Paratrechina foreli</i>	0,08	0,12	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Paratrechina foreli nigriventris</i>	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Paratrechina longicornis</i>	0,16	0,08	0,24	0,31	0,29	0,44	0,57	0,22
<i>Paratrechina vaga</i>	0,00	0,04	0,03	0,00	0,00	0,00	0,14	0,11
<i>Pheidole luteipes</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00
<i>Pheidole sp.</i>	0,00	0,04	0,10	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00
<i>Plagiolepis alluaudi</i>	0,00	0,08	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00
<i>Polyrachis guerini</i>	0,00	0,12	0,00	0,00	0,00	0,06	0,07	0,00
<i>Quadristruma emmae</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,07	0,00
<i>Solenopsis geminata</i>	0,28	0,24	0,07	0,08	0,12	0,25	0,07	0,67
<i>Tapinoma melanocephalum</i>	0,04	0,04	0,00	0,00	0,12	0,00	0,00	0,17
<i>Tapinoma sp.</i>	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Tetramorium simillimum</i>	0,08	0,60	0,07	0,15	0,29	0,13	0,21	0,11
<i>Wasmannia auropunctata</i>	0,28	0,32	0,00	0,00	0,29	0,00	0,00	0,00

**Tableau 31** : Abondance relative des espèces dans les milieux étudiés (nombre d'individus / nombre de stations dans le milieu)

	Fourré anthropique	Forêt sclérophylle	Gaïacs 2 ans	Gaïacs 3 ans	Gaïacs 5 ans	Fourré à bois de fer	Savane à niaoulis	Savane
Nombre de stations (pièges)	25	25	29	13	17	16	14	18
<i>Anoplolepis longipes</i>	0,12	7,44	0,00	9,15	6,65	1,25	0,00	0,06
<i>Brachymyrmex obscurior</i>	3,96	1,80	6,62	2,00	7,00	5,19	12,14	3,61
<i>Cardiocondyla emeryi</i>	0,64	1,40	1,59	1,38	3,47	4,38	2,21	1,11
<i>Iridomyrmex calvus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,29	0,00
<i>Iridomyrmex cf bicknelli</i>	0,00	0,00	0,00	0,15	0,00	0,13	0,00	0,00
<i>Monomorium floricola</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,00	0,00	1,83
<i>Monomorium sp.</i>	0,00	0,04	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00
<i>Odontomachus simillimus</i>	0,00	0,20	0,03	0,00	0,06	0,00	0,07	0,00
<i>Oligomyrmex sodalis</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06
<i>Paratrechina foreli</i>	0,08	0,28	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Paratrechina foreli nigriventris</i>	0,00	0,12	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Paratrechina longicornis</i>	0,36	0,48	1,03	0,77	35,76	1,81	26,93	0,61
<i>Paratrechina vaga</i>	0,00	0,08	0,03	0,00	0,00	0,00	0,36	0,22
<i>Pheidole luteipes</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,00	0,00	0,00
<i>Pheidole sp.</i>	0,00	0,08	0,48	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00
<i>Plagiolepis alluaudi</i>	0,00	0,08	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00
<i>Polyrachis guerini</i>	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,06	0,07	0,00
<i>Quadristruma emmae</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,07	0,00
<i>Solenopsis geminata</i>	1,76	0,92	0,34	0,08	0,12	3,56	0,07	3,94
<i>Tapinoma melanocephalum</i>	0,08	0,04	0,00	0,00	0,47	0,00	0,00	0,22
<i>Tapinoma sp.</i>	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Tetramorium simillimum</i>	0,16	5,88	0,38	0,15	1,76	0,75	0,29	0,56
<i>Wasmannia auropunctata</i>	320,96	608,84	0,00	0,00	185,47	0,00	0,00	0,00

**Tableau 32** : Richesse et diversité des milieux, mesurées sur leur faune myrmécologique ( $\alpha$  diversité)

Milieu	Richesse spécifique	Indice de Margalef	Indice de Shannon	Equitabilité de Shannon
Fourré anthropique	9	2,636	2,763	0,872
Forêt sclérophylle	17	3,430	3,597	0,880
Gaïacs régénérés jeunes (2 ans)	9	2,151	2,277	0,718
Gaïacs régénérés moyens (3 ans)	7	2,332	2,441	0,869
Gaïacs régénérés anciens (5 ans et plus)	13	2,991	3,113	0,841
Fourré à bois de fer	9	2,455	2,548	0,804
Savane arborée à niaoulis	11	2,726	2,833	0,819
Savane non arborée	10	2,689	2,795	0,841

**Tableau 33** : Similitude des milieux entre eux ( $\beta$  diversité, selon l'indice de Jacquard)

	Fourré anthropique	Forêt sclérophylle	Gaïacs 2 ans	Gaïacs 3 ans	Gaïacs 5 ans	Fourré à bois de fer	Savane à niaoulis	Savane non arborée
Fourré anthropique	1	0,53	0,5	0,6	0,57	0,5	0,33	0,58
Forêt sclérophylle	0,53	1	0,53	0,33	0,58	0,37	0,47	0,43
Gaïacs régénérés jeunes (2 ans)	0,5	0,53	1	0,45	0,38	0,38	0,66	0,58
Gaïacs régénérés moyens (3 ans)	0,6	0,33	0,45	1	0,43	0,6	0,38	0,54
Gaïacs régénérés anciens (5 ans et plus)	0,57	0,58	0,38	0,43	1	0,38	0,33	0,53
Fourré à bois de fer	0,5	0,37	0,38	0,6	0,38	1	0,54	0,46
Savane arborée à niaoulis	0,33	0,47	0,66	0,38	0,33	0,54	1	0,4
Savane non arborée	0,58	0,43	0,58	0,54	0,53	0,46	0,4	1

de 3 ans ( $I_j = 0,33$ ) ; la savane à niaoulis et le fourré anthropique ou le fourré à gaïacs de plus de 5 ans ( $I_j = 0,33$  dans les deux cas).

Si l'on compare la structure taxinomique de la myrmécofaune du périmètre de Pindaï à celle de la Nouvelle-Calédonie (Figure 170), on note une sur-représentation des Formicinae et Myrmecinae au détriment des Ponerinae. Cette différence est en relation directe avec l'abondance des fourmis introduites sur la presqu'île, qui appartiennent principalement à ces 2 sous-familles. Cet ensemble de fourmis représente près de 50 % de la myrmécofaune de Pindaï, alors qu'il représente seulement 20 % de la myrmécofaune néo-calédonienne.

## 2. Caractérisation des formations végétales par leur myrmécofaune

L'analyse factorielle des correspondances fournit les mêmes résultats pour les fréquences absolues et relatives. Ce sont ces dernières que l'on retiendra ici. Les 4 premiers facteurs expliquent 85 % de l'inertie totale (respectivement 35, 25, 16 et 9 %). Les figures 172 et 173 représentent la projection simultanée des milieux et des espèces sur les 2 premiers plans factoriels. Les codes des milieux et des espèces sont donnés en annexe 9, ainsi que leurs contributions (analyse d'inertie). La figure 172 présente la projection des résultats de l'analyse factoriel dans le premier plan factoriel. La figure 173 présente la projection des résultats pour l'analyse factorielle dans le second plan factoriel. Les résultats de ces analyses nous permettent de visualiser l'association des fourmis aux milieux.

L'axe 1 oppose la forêt sclérophylle, le fourré anthropique et les gaïacs anciens à toutes les autres formations. La forêt sclérophylle et la savane à niaoulis contribuent le plus à la constitution de cet axe (61 % et 14 % respectivement). Parallèlement, *W. auropunctata* (restreinte aux 3 premiers milieux), *T. simillimum* et *P. longicornis* sont les espèces qui contribuent le plus à la constitution de cet axe.

L'axe 2 isole la savane de la plupart des autres milieux et en particulier de la savane arborée, (contributions respectives de 62 % et 27 %). Parallèlement, *S. geminata*, *T. melanocephalum*, (fréquence élevée dans les savanes), *Monomorium floricola* et *O. sodalis* (rares) sont les espèces qui contribuent le plus à ce facteur.

Sur l'axe 3, la savane, la savane arborée et la forêt se trouvent opposées à tous les autres milieux, ce qui peut être mis en relation avec la présence commune de *P. vaga*, et les contributions d'espèces rares, en particulier *Tapinoma cf. minutum*, *Iridomyrmex calvus* et *I. cf. bicknelli*. On observe que cette répartition pourrait correspondre à l'opposition entre des milieux stables (la forêt sclérophylle représentant le milieu natif, les savanes les stades ultimes de dégradation) et des milieux en évolution (fourrés en régénération).

L'axe 4 oppose les gaïacs anciens et les gaïacs de 3 ans : ceci est à rapprocher de la présence forte de *W. auropunctata* dans le premier milieu, et de l'occurrence de *P. luteipes* et *Monomorium sp.*, par opposition à *I. cf. bicknelli*.

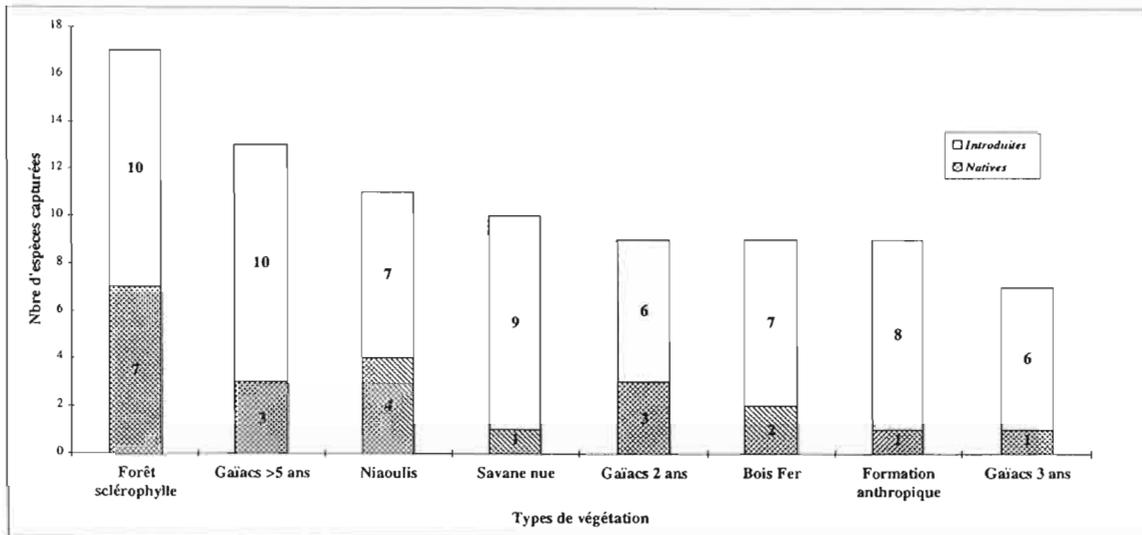


Figure 169 : Espèces introduites et autochtones pour chaque unité de végétation échantillonnée

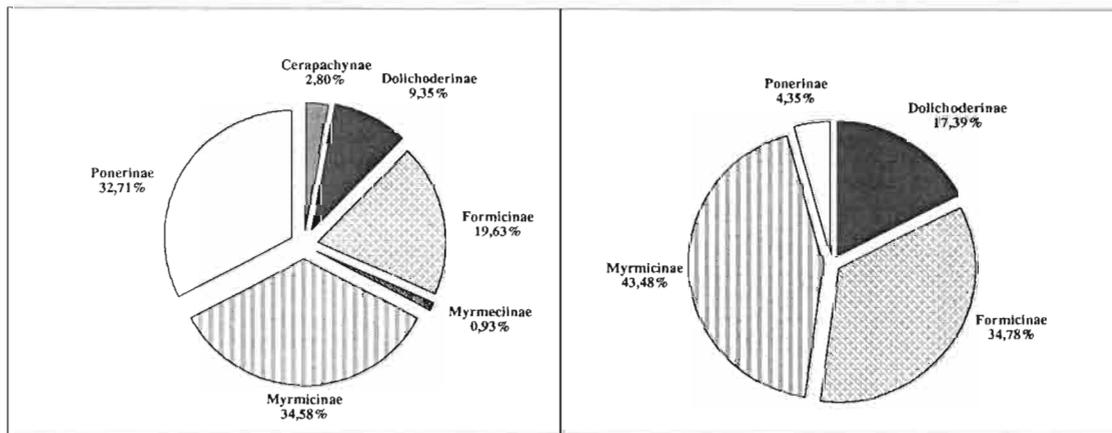


Figure 170 : Comparaison de la myrmécofaune néo-calédonienne et de celle du domaine sclérophylle

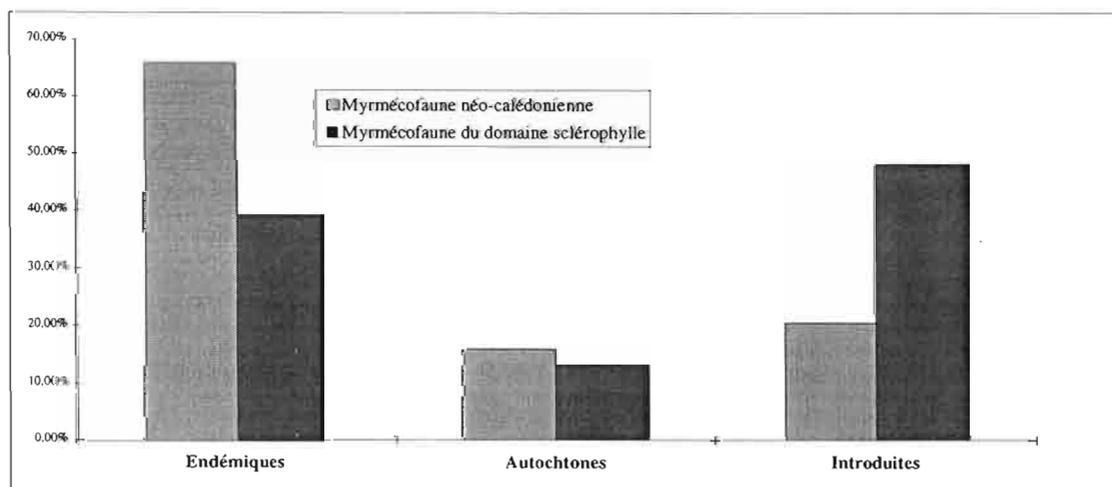


Figure 171 : Proportion des espèces de fourmis introduites dans le domaine sclérophylle et en Nouvelle-Calédonie

**3. L'analyse permet donc une assez bonne caractérisation des milieux par leur myrmécofaune. Place de *Wasmannia auropunctata* dans les milieux du domaine sclérophylle**

*Wasmannia auropunctata* n'est pas la fourmi dominante sur la presqu'île. Elle n'a été rencontrée que dans 20 pièges et dans 3 unités de végétation : la forêt sclérophylle (8 occurrences), les formations anthropiques (7 occurrences) et les gaïacs âgés de plus de 5 ans (5 occurrences). Pour ces 3 milieux, sa fréquence est de 0,3. Dans le domaine sclérophylle, la répartition de la fourmi électrique est donc restreinte aux stades anciens de la chronoséquence après le feu, et aux éléments dominés par la flore introduite. On note que ces milieux correspondent aux unités de végétation les plus fermées. On y observe une canopée recouvrante et l'existence d'une couverture du sol par un litière même faible.

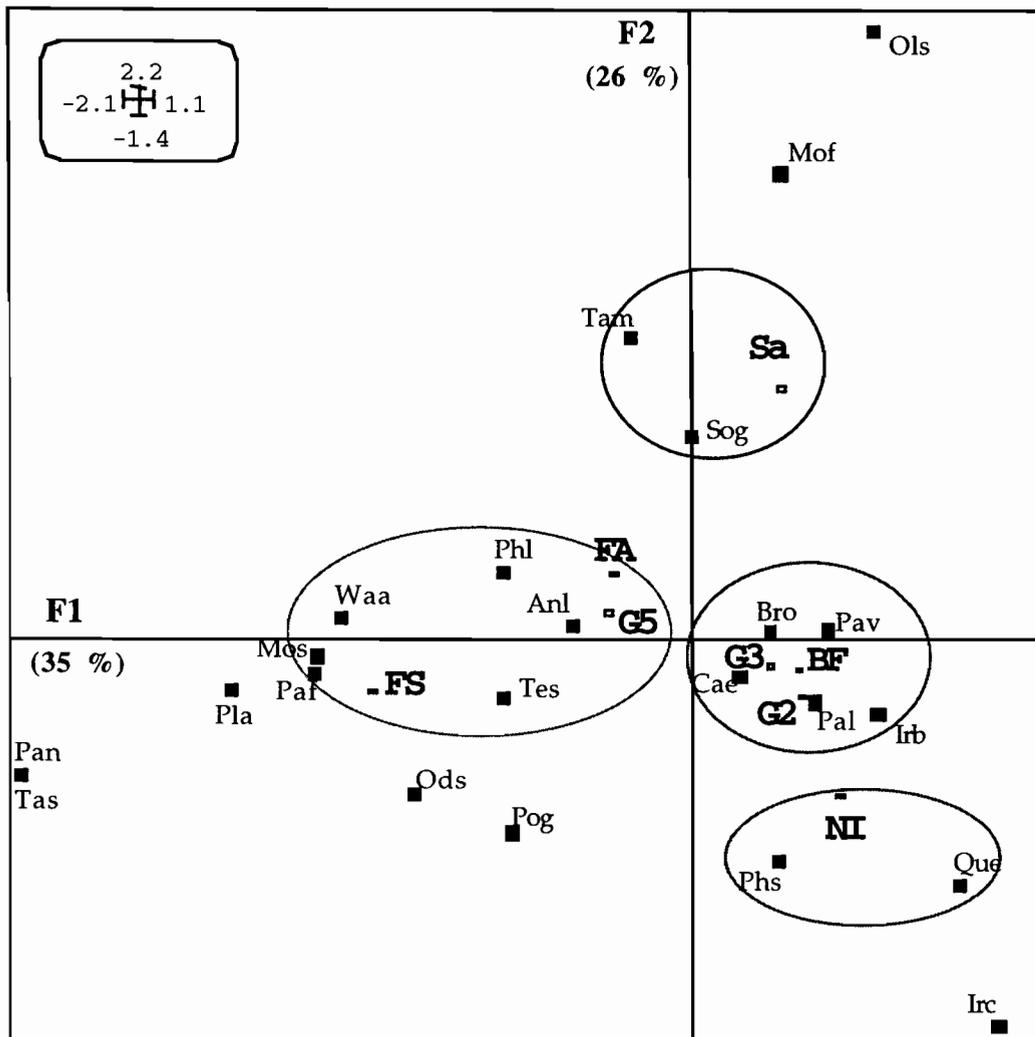
Lorsque peu l'envahisseur est peu présent (moins de 100 individus) dans les captures (8 cas), on observe la présence d'autres espèces, qui sont toutes des espèces introduites (à l'exception d'un spécimen de *Polyrachis guerini*) : *Anoplolepis gracilipes*, *Brachymyrmex obscurior*, *Cardiocondyla emeryi*, *Monomorium floricola*, *Solenopsis geminata* et *Tetramorium simillimum*. Les effectifs de ces espèces sont toujours faibles (moins de 8 individus). Par contre, lorsque les effectifs de *W. auropunctata* capturés sont supérieurs à 1000 individus (12 cas) on ne trouve qu'à 3 reprises des spécimens d'autres fourmis : *B. obscurior* (3 fois, de 1 à 3 individus), *S. geminata* (1 individu) et *C. emeryi* (1 individu).

L'abondance relative moyenne de l'envahisseur est de 6 à 80 fois supérieure à celles des autres espèces dans les mêmes conditions de milieu. Comme nous l'avons déjà vu au chapitre 3, l'hyperdominance de *W. auropunctata* au sol en forêt sclérophylle est confirmée par cet échantillonnage plus ponctuel et valide là encore cet échantillonnage. Lorsque les conditions lui sont favorables, *W. auropunctata* tend donc à saturer le milieu.

Si l'on considère la chronoséquence après feu, on observe une moindre diversité des espèces de fourmis lorsque *W. auropunctata* est présente dans la succession (Figure 174). Elle tend alors à occuper le biotope de façon quasi exclusive puisque, à l'exception de *B. obscurior* qui paraît la plus tolérante, aucune espèce de Formicidae ne semble cohabiter avec des populations abondantes de l'envahisseur.

**4. Colonisation des milieux brûlés par *Wasmannia auropunctata* et rôle des milieux dégradés dans le processus d'invasion**

Le feu a une action très perturbante sur les communautés de fourmis : il y a une chute importante tant d'un point de vue de la diversité que de la richesse spécifique dans les formations les plus récemment touchées par les incendies. L'observation de la chronoséquence post-feu montre que le nombre d'espèces chute dans les formations les plus récemment incendiées, pour ensuite augmenter et atteindre un maximum dans les



**Abbreviations utilisées :**

**FS** : Forêt sclérophylle, **G5** : Gaiacs >5ans, **G3** : Gaiacs >3 ans, **Ga2** : Gaiacs < 2ans, **BF** : Fourré à Casuarina, **Ni** : Savane à niaoulis, **SA** : Savane herbeuse, **FA** : Fourré anthropique

Anl : *A. longipes*. Bro : *B. obscurior*. Cae : *C. emeryi*. Irc : *I. calvus*. Irb : *Iridomyrmex sp.* Mof : *M. floricola*. Mos : *Monomorium sp.* Ods : *O. simillimus*. Ols : *O. sodalis*. Paf : *P. foreli foreli*. Pan : *P. foreli nigriventris*. Pal : *P. longicornis*. Pav : *P. vaga*. Phl : *P. luteipes*. Phs : *Pheidole sp.* Pla : *P. alluaudi*. Pog : *P. guerini*. Que : *Q. emmae*. Sog : *S. geminata*. Tam : *T. melanocephalum*. Tas : *Tapinoma sp.* Tes : *T. simillimum*. Waa : *W. auropunctata*

**Figure 172 :** Analyse factorielle des correspondances : projection des milieux échantillonné et des espèces de Formicidae dans le premier plan factoriel (axes 1 et 2)

parcelles sclérophylles (Figure 174). Au vue de ces observations, l'impact du feu semble beaucoup plus important, toutes proportions gardées, que dans le domaine sclérophylle australien, où la période qui suit l'incendie offre une plus grande richesse en fourmis que les stades plus évolués de la chronoséquence (York 1994, Jackson et Fox 1996).

*W. auropunctata* est absente des milieux les plus marqués par le feu. Son absence a été constatée dans une formation à gaiacs régénérée de 2 ans jouxtant une relique de forêt sclérophylle envahie. Il est donc clair que, dans le domaine sclérophylle étudié, *W. auropunctata* ne colonise pas volontiers les milieux les plus récemment dégradés. La même observation s'applique aux formes les plus altérées de la forêt sclérophylle (savane à niaoulis et savane herbeuse). Au niveau de la presqu'île, ces 2 catégories de milieux ne contribuent pas à la progression de l'envahisseur et ne jouent donc pas un rôle de milieux réservoirs pour l'envahissement des formations mieux conservées. D'autres espèces de fourmis introduites se montrent beaucoup plus performantes dans la recolonisation des milieux dégradés.

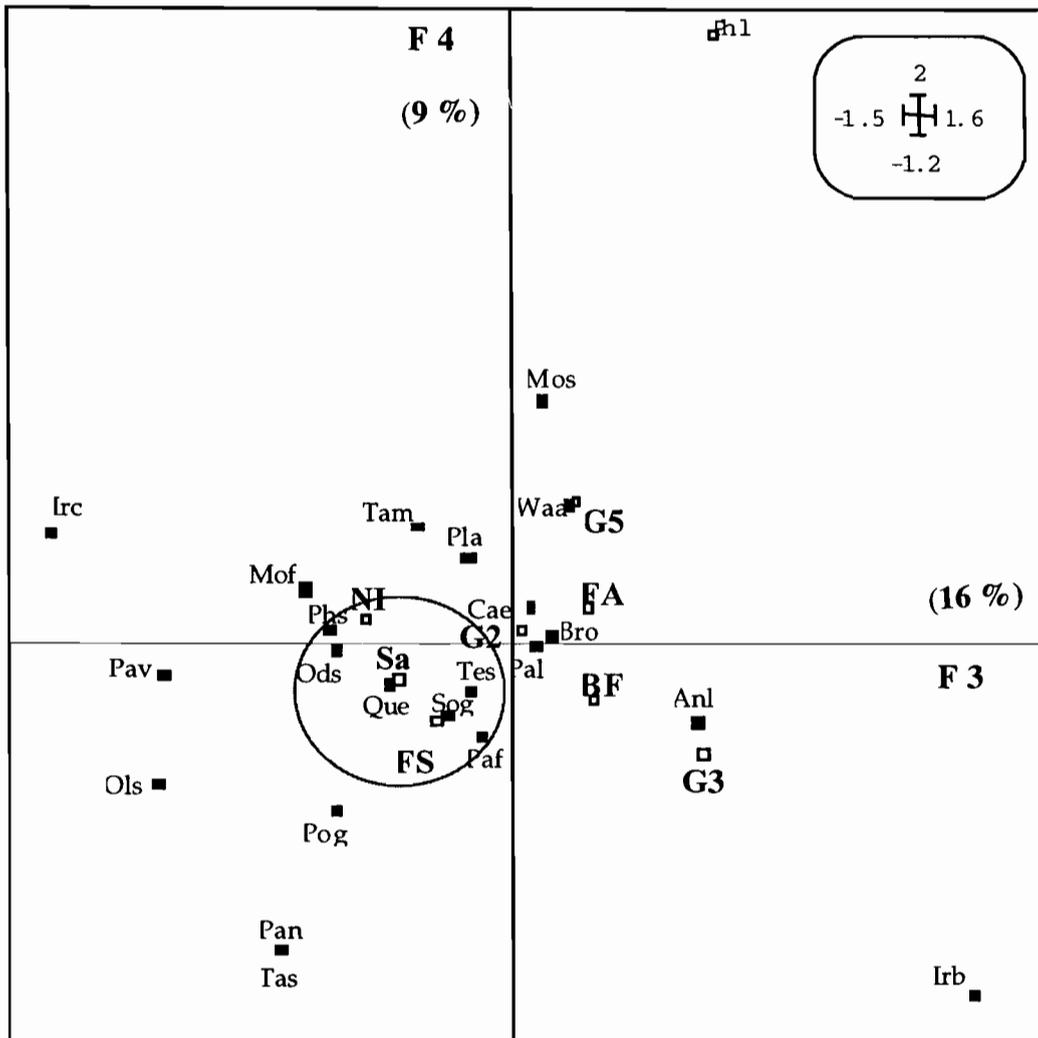
Au contraire, *W. auropunctata* s'observe de façon préférentielle dans les milieux les plus évolués de la chronoséquence (fourré de plus de 5 ans et forêt sclérophylle) et dans ceux fortement marquées par les espèces végétales envahissantes (faux mimosa, lantana), ce qui correspond aux habitats les plus fermés.

##### **5. Transformation du milieu et structure de la myrmécofaune : Remplacement des espèces natives par les espèces pionnières introduites**

Notre inventaire de la myrmécofaune de la presqu'île de Pindaï ne prétend pas à l'exhaustivité, l'échantillonnage au moyen de pièges de Barber conduisant à une sous-estimation des espèces rares et des espèces cryptiques. Il est cependant admis que cette méthode permet d'obtenir les caractéristiques majeures des peuplements de fourmis (Abensberg-Traun et Steven 1995, Andersen 1991a).

La composition de la myrmécofaune de Pindaï est très différente de celle observée pour la myrmécofaune globale de la Nouvelle-Calédonie (Figure 170) : on observe une large dominance des Myrmicinae et des Formicinae, la faible représentation des Ponerinae (avec seulement *Odontomachus simillimus*). Cette transformation est en relation avec la présence d'espèces introduites qui appartiennent surtout aux 2 sous-familles bien représentées à Pindaï, et au faible nombre d'espèces endémiques. Toujours rares, ces dernières sont principalement capturées dans les formes les moins récemment brûlées : elles apparaissent comme les indices reliques de la myrmécofaune originale.

Chaque formation est caractérisée par une composante myrmécologique distincte, soulignée par les indices de Jacquard et les analyses factorielles (Tableau 33 et figures 172, 173). La diversité augmente avec les progrès de la régénération : plus grande diversité pour la forêt sclérophylle et le fourré à gaiacs régénéré de plus de 5 ans, moindre diversité pour les fourré de 2 et 3 ans et le fourré à bois de fer. La diversité des formations durablement altérées (savanes) est intermédiaire.



**Abbreviations utilisées :**

**FS** : Forêt sclérophylle, **G5** : Gaiacs >5ans, **G3** : Gaiacs >3 ans, **Ga2** : Gaiacs < 2ans, **BF** : Fourré à Casuarina, **Ni** : Savane à niaoulis, **SA** : Savane herbeuse, **FA** : Fourré anthropique

Anl : *A. longipes*. Bro : *B. obscurior*. Cae : *C. emeryi*. Irc : *I. calvus*. Irb : *Iridomyrmex sp.* Mof : *M. floricola*. Mos : *Monomorium sp.* Ods : *O. simillimus*. Ols : *O. sodalis*. Paf : *P. foreli foreli*. Pan : *P. foreli nigriventris*. Pal : *P. longicornis*. Pav : *P. vaga*. Phl : *P. luteipes*. Phs : *Pheidole sp.* Pla : *P. alluaudi*. Pog : *P. guerini*. Que : *Q. emmae*. Sog : *S. geminata*. Tam : *T. melanocephalum*. Tas : *Tapinoma sp.* Tes : *T. simillimum*. Waa : *W. auropunctata*

**Figure 173** : Analyse factorielle des correspondances : projection des milieux échantillonnée et des espèces de Formicidae dans le deuxième plan factoriel (axes 3 et 4)

Les espèces introduites dominent dans tous les milieux. Cette dominance peut indiquer une perturbation majeure des écosystèmes, mais sa signification fonctionnelle reste à préciser pour pouvoir évaluer le statut réel de conservation des reliques de la forêt sclérophylle (voir également le chapitre 3).

**6. Facteurs pouvant expliquer la présence et le maintien de *Wasmannia auropunctata* dans les milieux**

*a) Compétition entre espèces de Formicidae*

A l'échelle locale, la compétition est souvent considérée comme le principal facteur explicatif de la structure des communautés de fourmis et de leur régulation (Hölldobler et Wilson 1990; Andersen 1991b), surtout au cours des phénomènes de succession après perturbation (Fox et Fox 1982, Jackson et Fox 1996).

Etant donné, d'une part la nette dominance de la petite fourmi de feu quand elle est présente, et d'autre part la capacité des 5 espèces dominantes (*Anoplolepis gracilipes*, *Brachymyrmex obscurior*, *Paratrechina longicornis*, *Solenopsis geminata* et *Tetramorium simillimum*) de la presqu'île à coloniser toutes les formations végétales, la restriction de *Wasmannia auropunctata* à 3 milieux ne peut s'expliquer par le seul mécanisme de la compétition interspécifique. Et l'hypothèse d'une insuffisance en ressources trophiques dans les formations secondaires, qui pourrait limiter les capacités d'implantation de la fourmi électrique, semble très improbable en raison de son opportunisme alimentaire (Clark *et al.* 1982, Lubin 1984). D'ailleurs, les communautés animales des formations secondaires offrent des ressources abondantes en proies, comme les psylles inféodés aux gaïacs (Chazeau *et al.* 1997), homoptères très utilisés par *W. auropunctata* (déjà observé aux Antilles avec *Heteropsylla cubana* Crawford (Pollard et Persad 1991) qui est également présent sur la presqu'île de Pindaï).

Dans le domaine sclérophylle, une explication réduite aux interactions biotiques interspécifiques ne semble donc pas suffisante pour comprendre la distribution de *W. auropunctata*.

*b) Implications des facteurs abiotiques*

Comme le rappellent Dunson et Travis (1991), la présence d'une espèce dans un milieu résulte d'un équilibre entre ses capacités physiologiques à y survivre et ses capacités de compétition avec les autres espèces présentes. Un déplacement de cet équilibre avec l'évolution des conditions de milieu peut induire des inversions de dominance, notamment au cours d'une succession après perturbation (Haering et Fox 1987).

Après les travaux de Clark *et al.* (1982) et de Lubin (1984) aux Galápagos, on sait que *W. auropunctata* est absente des zones les plus sèches et chaudes, ainsi que des zones les plus fraîches et humides. Meier (1994) a pu observer des fluctuations importantes dans

la distribution de *W. auropunctata* à l'occasion de l'ENSO exceptionnel de 1982-1983, qui s'est traduit aux Galápagos par une pluviométrie très largement supérieure à la normale pendant 8 mois. Entre 1981 et 1991, cet auteur observé la progression et la dominance *W. auropunctata* dans des sites théoriquement arides, avant de la voir régresser et même disparaître avec le retour aux conditions climatiques habituelles, suivi de plusieurs années de sécheresse.

*W. auropunctata* supporte donc mal les conditions extrêmes de températures et d'hygrométrie. La prise en compte des différences microclimatiques entre les formations végétales de la presqu'île permet de mieux interpréter sa distribution dans le domaine sclérophylle étudié, et en particulier sa restriction à 3 milieux. Les conditions générales de sécheresse de la presqu'île (moins de 1000 mm pluie par an) sont peu propices à son expansion. Les milieux où elle est capturée sont les formations les plus fermées, avec une canopée couvrante (dense en forêt, plus basse dans les gaïacs anciens, plus clairsemée dans le fourré anthropique) et une litière couvrante, ou au moins un couvert dense du sol par des graminées ou d'autres adventices (*Lantana camara* ou *Leucena leucocephala* dans les formations anthropiques). Cette couverture végétale atténue les fluctuations microclimatiques, alors que température et hygrométrie varient brutalement dans les zones brûlées et les savanes. Les 3 années consécutives de sécheresse exceptionnelle subies par la Nouvelle-Calédonie en 1993, 1994 et 1995 ont pu encore accentuer cette distribution de la petite fourmi de feu sur la presqu'île.

#### c) *Disponibilité en micro-habitats*

Greenslade et Greenslade (1977) et Andersen (1986) ont noté l'influence du taux de recouvrement de la canopée, de la proportion de sol nu et de la densité des strates intermédiaires sur la structure des communautés myrmécologiques. En Amérique tropicale, la disponibilité locale en sites de nidification dans la litière contrôlerait les assemblages de fourmis et notamment les populations de *W. auropunctata* (Kaspari 1996a, c).

La fourmi électrique est peu exigeante pour sa nidification, mais on n'observe pas ses nids dans le sol ou sur un sol nu : la couverture du sol doit offrir des abris de nidification, même peu durables (feuilles de la litière, bois mort ...). Après le passage du feu, la rareté de ces abris dans le milieu peut être un facteur limitant. L'observation d'une barrière isolant une parcelle de forêt sclérophylle très fortement envahie d'une parcelle non envahie, barrière formée par une étroite piste ensoleillée (donc généralement très sèche) et pentue (donc soumise temporairement au lessivage des pluies), indique la faible tendance, ou capacité, de *W. auropunctata* à franchir de telles zones par ses propres moyens, et a fortiori de s'y établir.

*W. auropunctata* semble donc suivre le modèle d' "accommodation de l'habitat au cours de la succession" proposé par Fox (1982 in Haering et Fox 1987). Selon ce modèle, une espèce entre dans le processus de succession lorsque les conditions de milieu atteignent

des niveaux compatibles avec ses exigences propres, lui permettant une compétition efficace avec les espèces plus précoces dans la succession. Au cours du changement de dominance, la mosaïque de distribution passe d'une situation d'îlots d'une espèce X dans une mer d'espèce Y à des îlots d'Y dans une mer de X. Ce modèle permet d'interpréter notamment les co-occurrences ponctuelles des principales *tramp species* en présence de faibles effectifs de l'envahisseur. Cette situation peut être rapprochée des observations de Meier (1994) sur l'exclusion par *W. auropunctata* de *Paratrechina longicornis* et *Solenopsis geminata* aux Galápagos : après l'événement *El Nino*, la petite fourmi de feu dominait des zones d'où elle excluait ces deux espèces ; puis le retour à des conditions plus sèches a permis à ses concurrentes de reconquérir le milieu et de le dominer, *W. auropunctata* cohabitant alors occasionnellement avec elles.

d) *Action de l'Homme*

L'envahissement des zones natives étudiées peut sembler paradoxal, puisque la plupart des formes dégradées qui l'entourent sont exemptes de fourmis électriques et impropres à sa progression. En raison des caractéristiques de dispersion de l'espèce, et du fait qu'il n'existe pas sur la presqu'île un front d'invasion identifié, il semble raisonnable d'accepter l'hypothèse d'une origine anthropique directe et accidentelle pour son introduction. On peut supposer l'établissement d'un foyer d'infestation dans un milieu adéquat, par l'apport de terre ou l'introduction de végétation contaminés, à l'occasion de plantations ou de travaux sur le réseau des pistes et coupe-feux. De tels travaux sont conduits sur la presqu'île depuis plusieurs dizaines d'années, et leur fréquence s'est accrue depuis la mise en place de parcelles d'essais forestiers en 1983 (Papineau 1994). La répétition des feux sur la presqu'île pendant cette période a concentré *W. auropunctata* sur quelques zones écologiquement convenables, mais il n'est plus possible d'identifier les conditions et la zone d'origine de son introduction.

**C. Conclusion et perspectives**

**1. Place et rôle de *Wasmannia auropunctata* en milieu sclérophylle soumis aux feux de brousse**

Notre étude montre que, dans le domaine sclérophylle, *W. auropunctata* ne colonise pas préférentiellement les milieux récemment brûlés. La situation et la dynamique d'implantation de l'envahisseur apparaissent donc très différentes de celles observées sur les lisières des forêts denses humides sempervirentes implantées sur les schistes du nord-est (région du Mont Panié) ou sur les péridotites du sud (région des Monts Koghis), dont les exemples ont été évoqués en introduction de ce chapitre. Les milieux dégradés par le feu ne semblent pas jouer le rôle de réservoirs pour l'envahissement des zones primaires. L'idée

d'une plus grande résilience et résistance des milieux intacts par rapport aux milieux dégradés apparaît donc simpliste.

Ce sont les conditions d'aridité rencontrées sur la presqu'île et la disponibilité en supports de nidification qui semblent cantonner la fourmi électrique à certaines formations végétales, et il est probable que seuls des facteurs historiques expliquent l'existence de reliques forestières non envahies. La progression dans les milieux de *Wasmannia auropunctata* sur la presqu'île de Pindaï est très lente, puisqu'elle est même indécélable sur une période de 2 ans. L'observation d'une parcelle de forêt sclérophylle non envahie, séparée par une simple piste d'une parcelle très fortement infestée, laisse penser que des barrières physiques relativement modestes peuvent faire obstacle à l'extension de la fourmi électrique. Plus qu'une compétition interspécifique, les conditions de milieu et l'existence de ces barrières seraient donc les facteurs qui limitent la propagation de cet envahisseur. Lorsqu'une telle compétition intervient, il est certain que les conditions abiotiques jouent un grand rôle dans l'intensité de son expression dans les communautés et dans la situation qui en résulte.

Le feu ne peut cependant pas être considéré comme un élément neutre pour la dynamique de *W. auropunctata*. Certes, il limite son expansion en créant des barrières à sa propagation dans le domaine sclérophylle ; mais, parce qu'il la concentre dans les formations forestières relictuelles, il aggrave sa pression prédatrice sur les éléments de la faune native, avec des conséquences sensibles jusqu'au niveau de la faune vertébrée (voir chapitre précédent). D'ailleurs, si l'on considère la place prépondérante des *tramp species* et des autres espèces introduites dans la forêt sclérophylle, on peut être inquiet pour le devenir des faunes natives de ce milieu, déjà très menacé par les activités humaines et réduit à 3 % de sa surface initiale (Bouchet *et al.* 1995).

Sous certaines conditions, le réseau dense de pistes destinées à la circulation des véhicules établit autant de barrières physiques, inhospitalières et sèches, impropres à une colonisation de proche en proche. Elles sembleraient pouvoir fortement ralentir, sinon bloquer, le bourgeonnement des colonies établies en forêt ou dans une zone secondaire écologiquement acceptable pour l'envahisseur. Ceci ouvre certainement des perspectives pour la recherche de moyens de contrôle de l'envahisseur. Cette hypothèse pourrait être testée en complément d'une étude précise de l'influence des conditions abiotiques sur les populations de *W. auropunctata*.

## 2. Les fourmis comme indicateurs de perturbations des milieux en Nouvelle-Calédonie

Alors que les reliques forestières sclérophylles de Pindaï sont reconnues comme des zones de grand intérêt au plan botanique, notre étude révèle une forte modification des communautés de Formicidae dans ces reliques et les formes associées. On y observe une dominance des *tramp species* et en particulier de *W. auropunctata*. Leur présence est un

indice de perturbation majeure du biotope, et les caractéristiques de leur propagation en font un bon signal d'anthropisation.

La faible représentation des Ponerinae, pourtant caractéristique de la myrmécofaune autochtone, ainsi que les faibles fréquences et effectifs des espèces natives, nous amènent à nous interroger sur l'intégrité des communautés animales. Ces observations rejoignent celles réalisées dans le massif ultrabasique du Sud de la Nouvelle-Calédonie, où une évaluation rapide des communautés de fourmis (Jourdan 1997, voir également le chapitre 3) a montré une restriction des espèces natives (ancestrales) aux milieux les plus indemnes d'anthropisation (forêt dense humide) et une présence des *tramp species* en zones dégradées ou en voie d'altération (fréquentation humaine élevée) et aux lisières des massifs. L'incapacité des espèces natives à fréquenter les environnements anthropisés en font donc de bons indicateurs de dégradation : leur disparition constitue un indice fiable d'une altération du milieu. De même l'apparition des *tramp species* n'est pas neutre, puisqu'elles indiquent une intrusion humaine du milieu et induisent également des modifications importantes de la composition des communautés (Lubin 1984, Fowler *et al.* 1994, Vinson 1994, Haines *et al.* 1994, Human et Gordon 1997, Holway 1998b, Hoffmann *et al.* 1999).

Dans une perspective de conservation des habitats et faire face à l'érosion de la biodiversité, il est nécessaire d'identifier des groupes marqueurs de dégradation. Cette notion de bio-indicateurs est une notion largement débattue actuellement pour les écosystèmes terrestres en particulier pour la définition de critères objectifs d'appréciation du caractère indicateur (Weaver 1995, Williams *et al.* 1995, Majer et Beeston 1996, Oliver et Beattie 1996, Dufresne et Legendre 1997, Longino et Colwell 1997, Lawton *et al.* 1998, Osborn *et al.* 1999). En particulier, Dufresne et Legendre (1997) insistent sur l'importance du contexte et la difficulté de choisir des groupes témoins, il n'y a pas d'a priori. Pour Lawton *et al.* (1998) il n'y aurait pas de groupes vraiment marqueurs de perte globale de biodiversité, les fluctuations de richesse d'un groupe ne sont pas toujours significatives d'une perte pour d'autres taxa constitutifs des communautés évaluées. d'autres travaux tendant à montrer le contraire (Longino et Colwell 1997, Rodriguez *et al.* 1998 Osborn *et al.* 1999 ). Cependant, une approche pragmatique pousse à choisir des groupes selon des critères de facilité d'accès à l'information souhaitée (Oliver et Beattie 1996).

Un certain nombre d'arthropodes ont déjà été utilisés comme critères d'évaluation des milieux terrestres, notamment lors d'inventaires rapides de la biodiversité, en particulier les lépidoptères (Beccaloni et Gaston 1995) ou les coléoptères Carabidae (Butterfield *et al.* 1995, Rodriguez *et al.* 1998). Majer (1983) et Andersen (1990, 1995a, b, 1997a) ont souligné les avantages d'utiliser les communautés de fourmis comme marqueurs de dégradation, de recolonisation ou de maintien des écosystèmes, sous différents régimes de perturbations. En particulier, ces auteurs notent la simplicité des dispositifs de piégeage à mettre en œuvre, l'abondance du groupe dans les milieux (souvent le groupe dominant en zone tropicale), une large implication dans le fonctionnement des écosystèmes, une sensibilité et une rapidité de réponse aux perturbations. De plus, une perturbation au niveau

des peuplements de fourmis est souvent indicatrice de la perturbation d'autres groupes taxinomiques (Andersen et Sparkling 1997, King *et al.* 1998, Osborn *et al.* 1999, voir également chapitre 3 pour des éléments dans le contexte de la Nouvelle-Calédonie). Le parallèle entre les fourmis et les plantes dressé par certains auteurs (Andersen 1991a, Lopez *et al.* 1994) ouvre également d'intéressantes perspectives pour l'évaluation des écosystèmes. D'ores et déjà, les communautés de fourmis ont été utilisées avec succès, en Australie, au Brésil, au Mexique et aux Etats-Unis, pour la définition de réserves naturelles, le suivi de la succession après un incendie, l'évaluation de la réhabilitation de sites miniers, de la contamination des milieux par des déchets, de l'utilisation des sols et de la destruction des milieux naturels, (Andersen 1990, 1991c, 1993, 1997a, Majer 1983, 1989, Mac Kay 1993, Jackson et Fox 1996, Andersen et Sparling 1997, Peck *et al.* 1997, Majer et Nichols 1998). Leur étude peut constituer un bon complément aux études floristiques menées pour identifier les sites à préserver en priorité (Osborn *et al.* 1999), en particulier dans un contexte d'isolement et de parcellisation des habitats.

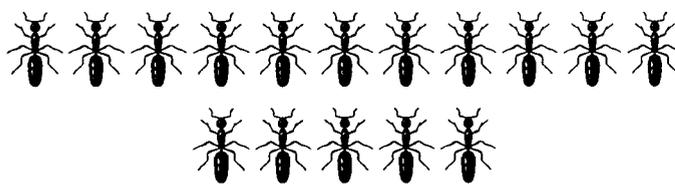
En effet, la fragmentation des forêts est reconnue pour avoir des conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes (Murcia 1995, Didham *et al.* 1996, Diham et Lawton 1999) : il y a un changement des conditions abiotiques (en particulier au niveau des lisières) comme des conditions biotiques (abondance et distribution des espèces, avec des conséquences directes sur les interactions entretenues : prédation, parasitisme, compétition, dispersion ou pollinisation). A l'image des milieux insulaires, la fragmentation du milieu contribue à la mise en place d'une dysharmonie des peuplements qui accroît la vulnérabilité des communautés aux invasions biologiques (Simberloff 1995).

A l'occasion de la fragmentation des habitats, la disparition d'espèces végétales ne pourrait être sensible qu'à long terme, alors que les communautés animales réagiraient beaucoup plus vite (Turner *et al.* 1994, Turner et Corlett 1996, Turner 1996, Didham *et al.* 1996, 1998). De part leur importance dans les écosystèmes (Wilson 1987a), les Formicidae offrent des caractéristiques écologiques intéressantes pour l'évaluation de l'état des milieux naturels (Majer et Beeston 1996, Folgareit 1998, Osborn *et al.* 1999). Dans une telle perspective, l'étude de la composition des communautés de fourmis pourrait révéler des perturbations majeures de l'environnement (fonctionnement des systèmes) avant qu'elles n'aient des conséquences sur les formations végétales. Ainsi, dans les reliques sclérophylles, la différence de composition observée par rapport à la myrmécofaune néo-calédonienne globale est peut-être la traduction la plus immédiate sur les communautés d'arthropodes de la fragmentation du milieu sclérophylle. Leur étude serait très féconde pour une approche renouvelée des notions de résilience, de fragmentation ou d'effet de lisière.

Cependant, toutes les espèces de fourmis n'ont pas la même valeur pour un diagnostic d'altération ou de restauration. Leurs caractéristiques écologiques ont des implications fonctionnelles plus ou moins importantes pour la caractérisation des milieux qui les abritent. Pour un diagnostic efficace, une approche fonctionnelle des espèces au sein des communautés est à retenir. Pour le développement d'une classification fonctionnelle, on

peut envisager de s'inspirer de l'approche initiée par Greenslade et Greenslade (1977) et Majer (1983) puis largement développée par Andersen (1990, 1995a, b, 1997b) pour les communautés de Formicidae australiennes et nord américaines (Andersen 1997a). Cependant, on doit apporter certaines nuances : à la différence de la myrmécofaune australienne (Andersen 1992b, Andersen et Patel 1994), il n'y a pas de groupes d'espèces cosmopolites (fréquentant tous les habitats), qui exercent une dominance sur les communautés de fourmis néo-calédoniennes. L'élaboration d'une telle classification fonctionnelle suppose de redéfinir les catégories sur une base adaptée à la Nouvelle-Calédonie, en intégrant sa spécificité insulaire, caractérisée par un fort endémisme et micro-endémisme (nombreuses espèces très localisées), mais dont les limites restent à préciser. Faute d'une connaissance suffisante au niveau spécifique, une approche au niveau du genre est également possible (Andersen 1995b). Cependant, Guilbert et Casevitz-Weulersse (1997) indiquent que cette approche au niveau du genre n'est pas satisfaisante pour caractériser la biodiversité des communautés des canopées de forêt dense et sclérophylle de Nouvelle-Calédonie. Mais, là encore l'étude précise d'un plus grand nombre de communautés est à entreprendre : la taxinomie et la biologie de la plupart des espèces locales est à préciser. Le niveau d'exhaustivité de l'inventaire des espèces néo-calédonienne est donc actuellement insuffisant pour la mise en œuvre d'un tel diagnostic. Un effort en matière de taxinomie du groupe est nécessaire pour rendre l'outil totalement opérationnel (révisions taxinomiques accompagnant un inventaire systématique d'une gamme d'habitats).

Quoi qu'il en soit notre travail illustre la possibilité d'établir un diagnostic de l'intégrité des écosystèmes à partir de l'analyse locale de la myrmécofaune (équilibre entre espèces introduites et endémiques). Ce diagnostic apparaît extrapolable au reste de la faune native, compte tenu de la fréquence du micro-endémisme : s'il y a perturbation des fourmis endémiques, il y a de grandes chances pour que les autres groupes taxinomiques soient également perturbés (Jourdan et Chazeau 1999 ; voir également le chapitre 3 de ce travail).





## - Chapitre V -

### **Populations de l'envahisseur : introduction à la structure génétique des populations de *Wasmannia auropunctata***

**P**our expliquer le succès écologique de l'envahisseur, il faut, non seulement, prendre en compte les facteurs extrinsèques à l'espèce mais aussi des facteurs intrinsèques en particulier ceux qui sont liés à sa stratégie de reproduction. Ces caractéristiques sont susceptibles d'expliquer la coexistence des espèces et le statut dominant de l'envahisseur dans certains habitats.

Comme nous l'avons vu au chapitre 2, aucun vol nuptial massif ne semble exister. Cette absence d'essaimage massif implique un accouplement intra-nidal qui a d'ailleurs été observé en conditions expérimentales (Ulloa Chacon 1990) et une fondation dépendante par sociotomie (Ulloa Chacon 1990, Yamauchi et Ogata 1995). On ne peut à proprement parler de nids, mais plutôt d'agrégats qui à l'échelle d'une zone constituent une colonie "composée". Selon les conditions de milieu, on observe des fusions ou des divisions, avec des échanges continus d'ouvrières, de couvain et de reines. Il existe des variations saisonnières de la taille des agrégats, bien que cela n'ait pas été formellement démontré (Ulloa Chacon 1990 ; voir chapitre 2).

Ces caractéristiques ont des conséquences sur la structure génétique des populations. Le risque de reproduction entre apparentés est élevé, ce qui pourrait à terme être fatal puisque cette reproduction restreint le polymorphisme génétique des populations (augmentation du taux de consanguinité) et augmente les chances d'apparitions de génotypes létaux. Toutefois, le taux de consanguinité est sans doute modulé par la forte polygynie, ainsi que par la sociotomie, responsable de fusions/divisions successives des nids et d'échanges incessants d'ouvrières et de couvain entre agrégats : ces deux phénomènes sont sans doute responsable d'un brassage génétique.

Cependant de nombreuses questions restent en suspens : compte tenu des éléments précédents, quelle peut être la structure génétique des populations ? Qu'en est-il du taux de consanguinité des populations et de la parenté entre individus (notamment sexués) dans un nid, au niveau d'une colonie, entre colonies ? Quelles sont les modalités de l'accouplement entre apparentés (ou de son évitement), de l'occurrence d'accouplements multiples ? Quelle est la parenté entre reines et ouvrières lors de la fondation ? Y a-t-il migration de plusieurs jeunes reines ensemble ? La polygynie est-elle secondaire, liée à des filles nées de la fondatrice ou à l'immigration plus tardive d'autres reines ?

Pour apporter quelques éléments de réponse, il faut pouvoir accéder à la structure génétique des populations, c'est-à-dire de disposer de marqueurs génétiques fiables. Un des moyens d'accès à cette information est d'utiliser le polymorphisme enzymatique, ce qui permet par la suite d'évaluer le taux de consanguinité des populations et la parenté entre individus (Pamilo 1989) à différentes échelles (un nid, une colonie, entre colonies). La comparaison avec des résultats obtenus chez d'autres *tramp ants* devrait également contribuer à mieux cerner les raisons du succès colonisateur de ce groupe de fourmis.

## **I. Rappel théorique sur l'organisation sociogénétique des colonies de Formicidae**

Avant d'aller plus loin dans ce chapitre, il nous semble nécessaire de replacer l'enjeu des études de l'organisation sociogénétique des colonies de Formicidae dans le cadre des sciences de l'évolution.

Par organisation sociogénétique, nous considérons l'ensemble des facteurs aboutissant aux relations de parentés observés entre les membres d'une société (Seppä 1994, Kaufmann 1996). Cette organisation est l'expression de la stratégie sociale (organisation de la société dans le temps et l'espace, organisation de la reproduction...), qui est elle-même une expression de la stratégie écologique (réponse à l'environnement...) (Kaufmann 1996).

L'apparition de la socialité est l'une des 5 transitions majeures de l'évolution du monde vivant (Szathmary et Maynard Smith 1995). La compréhension de son apparition et de son maintien est donc un enjeu majeur pour les sciences de l'évolution. Au cours des processus évolutifs du règne animal, le phénomène social s'est mis en place graduellement, jusqu'à atteindre des formes très évoluées, représentées par l'eusocialité. Ce degré de socialité se caractérise par un élevage communautaire des jeunes (Sherman *et al.* 1995).

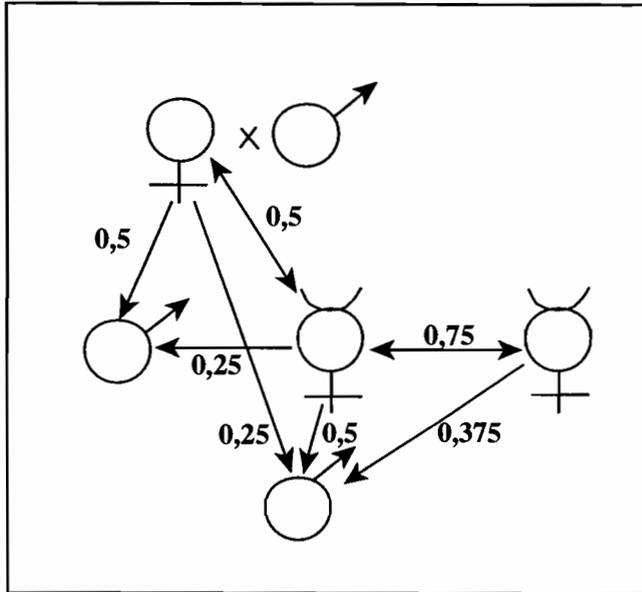
L'eusocialité concerne l'ensemble du monde animal (vertébrés et invertébrés) et apparaît comme un continuum, dont les formes les plus élaborées s'expriment chez les insectes sociaux. Chez ces derniers, on note outre l'élevage communautaire des juvéniles, la présence d'individus spécialisés dans la reproduction. Ceci correspond à la mise en place d'un polyéthisme (division du travail, avec une caste spécialisée dans la reproduction) et au chevauchement d'au moins deux générations d'individus : les descendants peuvent assister leurs parents pendant au moins une partie de leur vie.

L'émergence de telles sociétés repose sur la sélection de comportements altruistes, c'est-à-dire des comportements qui représentent un coût pour un individu mais qui confère à un autre individu un bénéfice. On mesure les coûts et les bénéfices en termes de succès reproducteur, c'est-à-dire en nombre de descendants atteignant l'âge adulte (Bourke et Franks 1995, Crozier et Pamilo 1996). Aussi, les comportements altruistes apparaissent donc comme un paradoxe de l'évolution, sur lequel Darwin, en développant la théorie de la sélection naturelle, a buté. Comment expliquer que les ouvrières de fourmis renoncent à se reproduire pour mieux soigner des individus qui ne sont pas leurs descendants directs ? Si la sélection naturelle favorise les individus les mieux adaptés à leur environnement (ce qui leur permet d'avoir une meilleure survie, donc un meilleur succès reproducteur), comment expliquer l'évolution de comportements altruistes qui visent à augmenter les chances de survie et le succès reproducteur d'autres individus aux dépens de son propre succès reproducteur ? Un peu plus tard, Darwin proposera de chercher dans la parenté des ouvrières d'une même colonie de fourmis l'origine de leur système sociosexuel et suggérera l'existence d'une sélection naturelle de type familial (Hölldobler et Wilson 1990, Chapuisat et Keller 1997).

Il faut attendre les travaux d'Hamilton (1964a et b, 1967) pour voir apparaître une théorie expliquant l'origine et l'évolution du comportement social : il s'agit de la théorie de la sélection de parentèle ou *kin selection theory*. Dans le cadre de sa théorie, Hamilton considère que la valeur adaptative (*fitness*) d'un individu se mesure non seulement à son succès reproducteur direct (*direct fitness*) mais aussi au succès reproducteur des individus qui lui sont apparentés (*indirect fitness*). Le degré de parenté (mesuré par le coefficient d'apparentement  $r$ ) mesure la proportion de gènes que des individus ont en commun par descendance. Ainsi, le nombre de gènes identiques qu'un individu altruiste pourra transmettre indirectement dépend à la fois de ce degré de parenté ( $r$ ), mais aussi du coût ( $c$ ) que subit l'individu altruiste et du bénéfice ( $b$ ) qu'en tire l'autre individu. Au cours du temps, la sélection peut favoriser un acte altruiste si :

$$b.r > c$$

La probabilité d'apparition du comportement social, notamment de l'eusocialité est donc d'autant plus grande que le degré de parenté entre individus est élevé. Dans ces conditions, on imagine que des comportements altruistes orientés vers des apparentés aient pu se propager dans le règne animal, car en fin de compte ils permettent d'augmenter indirectement le succès reproductif des individus altruistes : en favorisant la reproduction d'un apparenté, ils favorisent aussi la propagation de leurs propres gènes. La somme de la



**Figure 175** : Coefficients d'apparentement dans une descendance haplo-diploïde

valeur adaptative propre de l'altruiste et du bénéfice génétique indirect qu'il retire dans son acte altruisme à l'égard d'un parent est appelée par Hamilton  $F_a$ , *inclusive fitness* (valeur adaptative globale de l'individu). La valeur adaptative globale d'un individu a vers un individu b peut s'exprimer par :

$$F_a = RS_a + B_b \cdot r$$

Avec  $RS_a$  = direct fitness de l'individu a, et  $B_b \cdot r$  = indirect fitness (effet de l'altruisme de a sur la reproduction de b ( $B_b$ )) multiplié par la proportion de gènes en commun r.

La théorie d'Hamilton définit donc l'avantage du comportement altruiste comme un bénéfice génétique. Cette théorie permet de déduire que la probabilité d'apparition de la socialité est plus élevée lorsque la parenté génétique est grande entre l'altruiste et son bénéficiaire, de telle sorte que le maximum de gènes communs seront propagés. La théorie d'Hamilton et les tentatives de vérification de son existence contribuent largement à la compréhension du fait social (Crozier et Pamilo 1996). Mais elle ne permet certainement pas de tout expliquer (Bourke et Franks 1995).

Les Hyménoptères sociaux sont un intéressant modèle d'application de la théorie d'Hamilton, du fait de l'existence d'individus spécialisés dans la reproduction et responsables d'un polyéthisme, avec des individus féconds à côté d'individus plus ou moins stériles. De plus, les Hyménoptères sociaux sont caractérisés par un système de reproduction haplo-diploïde. Pour les hyménoptères sociaux, il s'agit d'une haploïdie arrhénotoque : les mâles sont issus d'œufs non fécondés (œufs haploïdes) alors que les femelles sont diploïdes, issues d'œufs fécondés (œufs diploïdes). Un tel système de détermination du sexe est responsable de l'existence d'asymétries génétiques au sein des sociétés : tous les individus d'une même colonie n'ont pas le même coefficient d'apparentement (Figure 175) : une femelle est trois fois plus apparentée à une sœur qu'à un frère, ou encore une fois et demie plus à une sœur qu'à un fils ou une fille. Cette conséquence est importante : pour avoir un meilleur succès reproducteur, les ouvrières favoriseraient l'élevage de leurs sœurs aux dépens de leur propre descendance. Ceci expliquerait l'apparition de comportements altruistes où une majorité de femelles (ouvrières) sacrifient leur propre descendance au profit de l'élevage de leurs sœurs. Les conditions d'apparition de tels degrés de parenté au sein des colonies d'Hyménoptères sociaux reposent sur une limitation maximale de la diversité génétique (ce que l'on nomme des conditions Hamiltoniennes : un seul accouplement avec une seule reine et pas de reproduction des ouvrières). L'existence d'un fort degré de parenté entre femelles (ouvrières et sexués femelles vierges) au sein d'une colonie a souvent été observée chez les Formicidae. D'après Kaufmann (1996), 75 % des espèces pour lesquelles on dispose d'une estimation de la parenté au sein de leur colonie, montrent une parenté d'au moins 0,6. Mais, il est aujourd'hui clair que ces conditions ne sont pas forcément les plus répandues et que d'autres mécanismes interviennent pour l'évolution de l'eusocialité (Bourke et Frank 1995, Keller 1995, Heinze et Tsuji 1995, Ross et Keller 1995).

Plusieurs facteurs influencent ces degrés de parenté au sein des colonies, en augmentant la diversité génétique. La parenté entre ouvrières dépend de 4 facteurs : le degré de polygynie qui correspond au nombre de reines résidentes, le degré de polyandrie qui correspond au nombre d'accouplements effectifs que subit chaque reine, la parenté entre reines et mâles et enfin la contribution relative de chacune des reines à la population d'ouvrières. La polygynie et la polyandrie déterminent par conséquent la structure socio-génétique des colonies et modulent fortement leur diversité génétique. Elles ont été longtemps considérées comme des éléments contradictoires de la "théorie de la parentèle". Mais, des résultats récents contribuent à laisser penser que la polygynie et la polyandrie sont apparues secondairement au cours de l'évolution de la socialité (Bourke et Franks 1995) et d'autres travaux (Boomsma et Ratnieks 1996) montrent que la polyandrie semble très peu répandue chez les hyménoptères sociaux. On conçoit que la structure génétique des colonies, et donc l'évolution du comportement social, est influencée par les stratégies reproductrices des mâles et des femelles quant aux nombre d'accouplements et au nombre de reproducteurs présents. Ceux-ci sont forts différents et génèrent des conflits d'intérêts (génétiques) entre les individus des sociétés (Heinze *et al.* 1994, Bourke et Franks 1995).

Mieux comprendre l'organisation sociogénétique (i.e. les structures de parenté donc de reproduction) et par conséquent la stratégie sociale (expliquer la cohésion sociale) peut non seulement permettre de mieux comprendre le succès envahisseur de *Wasmannia auropunctata*, mais aussi contribuer à une meilleure compréhension des mécanismes évolutifs de la socialité et de son maintien.

Pour accéder à la diversité génétique des populations, nous utiliserons le polymorphisme enzymatique.

## **II. Matériels et méthodes**

Afin d'apporter des réponses aux questions posées, il faut au préalable pouvoir disposer de fourmis en quantité suffisante, ce qui implique une récolte et une mise en élevage de colonies récoltées dans la nature.

### **A. *Récolte et élevage des colonies de fourmis***

Les fourmis sont récoltées à vue sur le terrain, au pied de la végétation, dans la litière ou sous des débris de bois, parfois même dans des brindilles ou des feuilles en cours de décomposition. Les nids sont de très petite structure ce qui pose problème lorsqu'on les dégage de la litière. On récupère en priorité les reines, puis les ouvrières au moyen d'un aspirateur à bouche, ou plus simplement on prélève le substrat dans lequel les nids sont établis.

Au laboratoire, les colonies sont placées intégralement dans des nids artificiels. Le nid artificiel est constitué de deux boîtes en matière plastique superposées, la boîte inférieure servant de réservoir d'eau. Une mèche dentaire en coton assure l'humidité dans la chambre supérieure, dont le fond est recouvert en partie de plâtre (par moulage), afin de

répartir l'humidité dans l'enceinte. Pour assurer l'obscurité, un pot de fleur plastique recouvre les enceintes. Afin d'éviter toute évasion de fourmis, chaque nid est placé dans une arène en plastique dont les parois ont été au préalable recouvertes d'une couche uniforme de fluon (polytetrafluoroéthylène D'). Cette arène constitue également l'aire de fourrage où se trouve la nourriture. Le régime alimentaire est constitué d'un milieu alimentaire artificiel à base d'insectes (Keller *et al.* 1989) et d'une solution aqueuse de saccharose à 9 %, placée dans un petit capillaire en verre. La nourriture et l'eau sont renouvelées chaque semaine. Pour faciliter la manutention des élevages les arènes sont stockées dans des balconnières remplies d'eau additionnée d'un agent mouillant (*teepol*) pour prévenir toute fuite de fourmis.

Nos élevages ont été maintenus dans une pièce soumise aux conditions naturelles (variation des conditions journalières, photopériode et température non régulées).

## **B. Techniques d'étude du polymorphisme enzymatique**

### **1. Le polymorphisme enzymatique : rappel théorique**

Le polymorphisme enzymatique est l'outil le plus simple pour accéder à la diversité génétique. La méthode repose sur le principe : "un gène - une chaîne polypeptidique". En première analyse au moins, le polymorphisme protéique est donc le reflet du polymorphisme génétique. Toute modification du génome entraîne une modification de la protéine correspondante, mais pour qu'elle soit détectée, cette modification doit être suffisante pour modifier le comportement protéique (mobilité électrophorétique ou modification de l'activité enzymatique). Par conséquent, les isoenzymes constituent des marqueurs génétiques qui mettent en évidence les variations de structure du génome. On considère que les enzymes sont de bons marqueurs, car le plus souvent les gènes codant pour des protéines sont codominants : chaque allèle s'exprime chez les hétérozygotes. On peut donc associer un phénotype observé à un génotype précis. En outre, le polymorphisme protéique permet d'analyser plusieurs gènes à la fois et donc d'explorer un échantillon aléatoire du génome, en travaillant à partir d'extraits bruts sans aucune purification préalable (Richardson *et al.* 1986, Pasteur *et al.* 1987).

Au cours de ces 30 dernières années, c'est la technique qui a été la plus utilisée pour les études de la diversité génétique des populations (Watt 1994). Cette méthode d'investigation a été appliquée à tout type d'organisme : depuis des micro-organismes jusqu'aux vertébrés en passant par les végétaux. En ce qui concerne les insectes sociaux, cette méthode a largement été mise à profit chez les Formicidae pour mieux comprendre l'organisation sociogénétique des colonies (voir Kaufmann 1996 pour une revue précise de cette utilisation).

Les enzymes sont isolées par électrophorèse puis révélées par des procédés histochimiques appropriés (réactions colorées résultant de l'activité catalytique). Pour étudier la diversité génétique, on utilise les gènes qui montrent des loci polymorphes, c'est-à-dire ceux qui présentent au moins 2 allozymes ou isozymes (c'est-à-dire 2 allèles). On

peut retenir l'une des 2 définitions suivantes pour le polymorphisme d'une population à un locus (Richardson *et al.* 1986, Pasteur *et al.* 1987), la première définition étant plus restrictive :

- une population est polymorphe pour le locus A si la fréquence allélique de l'allèle le plus fréquent est inférieure à 95 %.
- une population est polymorphe pour le locus A si la fréquence du deuxième allèle le plus fréquent atteint au moins 1 %.

## 2. Les électrophorèses pour l'étude des isozymes

Le principe de l'électrophorèse est basé sur le déplacement de particules chargées dans un champ électrique continu. Dans le cas de protéines, cette méthode sépare les molécules sur la base de leur charge électrique. Celle-ci dépend du caractère acide ou basique de la protéine, et il est déterminé par le nombre de groupements ionisables. Chaque protéine diffère des autres par sa composition et sa séquence en acides aminés et donc se caractérise par un caractère acido-basique particulier. Le déplacement de la molécule dépend de plusieurs facteurs :

- *le temps de migration* : en milieu homogène, la particule soumise à un champ électrique se déplace à vitesse constante ; le déplacement est donc proportionnel au temps de migration ;

- *la force ionique du tampon* : le déplacement d'une molécule augmente lorsque la force ionique du tampon de migration diminue ;

- *la température* : afin de maintenir une résistance constante, il est nécessaire de limiter le dégagement de chaleur par effet Joule ;

- *le pH du tampon* : les protéines portent des groupements ionisables qui leur confèrent un caractère amphotère. Selon le pH de la solution, ces groupements sont plus ou moins ionisés ; lorsque le nombre de groupements chargés positivement est égal au nombre de groupements chargés négativement, on est au point isoélectrique  $pH_i$  : la protéine ne migre pas ; si le pH est supérieur (respectivement inférieur) au  $pH_i$ , la protéine est chargée négativement (respectivement positivement) et migre vers l'anode (respectivement la cathode).

En général on pratique des électrophorèse de zone, c'est-à-dire sur support. On utilise principalement trois types de support : gel d'amidon, gel d'acétate de cellulose et gel de polyacrylamide. Dans ce type d'électrophorèse, il y a non seulement séparation selon la charge nette des molécules mais aussi selon l'encombrement moléculaire (effet de tamisage moléculaire lié à la porosité du support). Après la migration, on révèle les protéines par des procédés histochimiques spécifiques de l'activité catalytique de chaque enzyme. En présence des divers corps chimiques nécessaires à leur activité (ions, coenzymes...), l'enzyme transforme son substrat spécifique à l'endroit du gel où elle a migré. Il suffit alors qu'un des composés impliqués soit coloré ou colorable pour mettre en évidence l'endroit où l'enzyme a migré. Chaque bande colorée révélée correspond à une protéine

distincte. Avec un procédé histochimique donné, on caractérise les molécules qui possèdent une même activité catalytique (isozymes). On peut alors visualiser sur les zymogrammes obtenus les différences au niveau des gènes qui codent pour leur synthèse : présence de différents loci avec un ou plusieurs allèles. On peut donc associer les phénotypes observés sur les gels à des génotypes précis.

Dans l'étude qui suit, nous avons adapté à notre matériel, les protocoles d'électrophorèses isoenzymatiques et les méthodes histochimiques de coloration utilisées par différents auteurs à divers organismes (Richardson *et al.* 1986 Pasteur *et al.* 1987, Heinze 1994, 1995, Borsa et Gingerich 1995). Nous avons travaillé sur deux types de support : des gels d'acétate de cellulose et des gels de polyacrylamide.

### 3. Protocoles d'électrophorèse

#### a) *Électrophorèse enzymatique sur acétate de cellulose*

On utilise des bandes de gel d'acétate du commerce (Midifilm, Biomidi), de dimension 57\*170 mm. L'électrophorèse est pratiquée dans une cuve de type Sebia S 60. Nous avons utilisé 2 tampons de migrations différents : CP (citrate phosphate, pH=6,8) et TM (Tris maléate, pH=7,8). Pour plus de détails, on se référera à Richardson *et al.* (1986). Les gels sont stockés dans une solution de méthanol, et doivent être légèrement séchés (au papier wattman) avant utilisation, puis ils sont rincés 2 fois, pendant 10 minutes, avec le tampon de migration choisi pour l'électrophorèse. Ils sont ensuite tendus sur le cadre de la cuve, qui est au préalable remplie avec le tampon de migration adéquat. Les spécimens étudiés sont congelés avant broyage (permet de faire éclater les cellules), puis broyées à la main dans des eppendorfs contenant une solution d'homogénéisation (10 à 15 µl Tris-HCl/EDTA/NADP, pH=6,8 (voir Richardson *et al.* 1986)). Après centrifugation, le mélange est positionné sur le gel. On utilise comme traceur du bleu de Bromophénol pour suivre le front de migration. La migration dans la cuve d'électrophorèse s'effectue pendant 1h 30 sous une tension de 200 Volts, à température ambiante (20° C). La migration des protéines s'effectue pour l'essentiel dans la pellicule de tampon à la surface du gel. Après migration, les enzymes sont révélées par coloration histochimiques adéquates (Richardson *et al.* 1986, Pasteur *et al.* 1987). On obtient alors les zymogrammes sur lesquels on peut lire les différents loci et allèles.

#### b) *Électrophorèse enzymatique sur gel vertical de polyacrylamide*

Nous avons également réalisé des électrophorèses verticales en conditions non dénaturantes sur gel de polyacrylamide discontinu. Les électrophorèses ont été conduites dans une mini-cuve de type Mini-Protan II (BIORAD). Les gels de polyacrylamide ont été préparés au laboratoire avant chaque électrophorèse.

Le gel de polyacrylamide est le produit de la polymérisation du monomère acrylamide ( $\text{CH}_2=\text{CH}-\text{CO}-\text{NH}_2$ ) et d'un agent de pontage N, N'méthylène-bis-acrylamide.

**Tableau 34** : Liste des enzymes testées pour leur activité sur gel d'acétate de cellulose et de polyacrylamide chez *Wasmannia auropunctata*

	<b>Abréviation</b>	<b>Code EC*</b>
Aspartate-Amino-transférases	<b>AAT</b>	2.6.1.1
Alcool dehydrogenase	<b>ADH</b>	1.1.1.1
Esterases **	<b>EST</b>	3.1.1.1
Glutamate dehydrogenase	<b>GDH</b>	1.4.1.3
Glucose-6-phosphate dehydrogenase	<b>G6PD</b>	1.1.1.49
Glucose Phosphate isomerase	<b>GPI</b>	5.3.1.9
Isocitrate dehydrogenase	<b>IDH</b>	1.1.1.42
Lactate dehydrogenase	<b>LDH</b>	1.1.1.27
Leucine aminopeptidase	<b>LAP</b>	3.4.11.1
Malate dehydrogenase	<b>MDH</b>	1.1.1.37
Enzyme malique	<b>ME</b>	1.1.1.40
Mannose-phosphate isomerase	<b>MPI</b>	5.3.1.8
6-Phospho-gluconate déshydrogénase	<b>PGD</b>	1.1.1.44
Phosphoglucomutase	<b>PGM</b>	2.7.5.1
Superoxyde dismutase	<b>SOD</b>	1.15.1.1
Xanthine deshydrogenase	<b>XDH</b>	1.2.1.3.7

\* : Code Ec = Enzyme Commission number

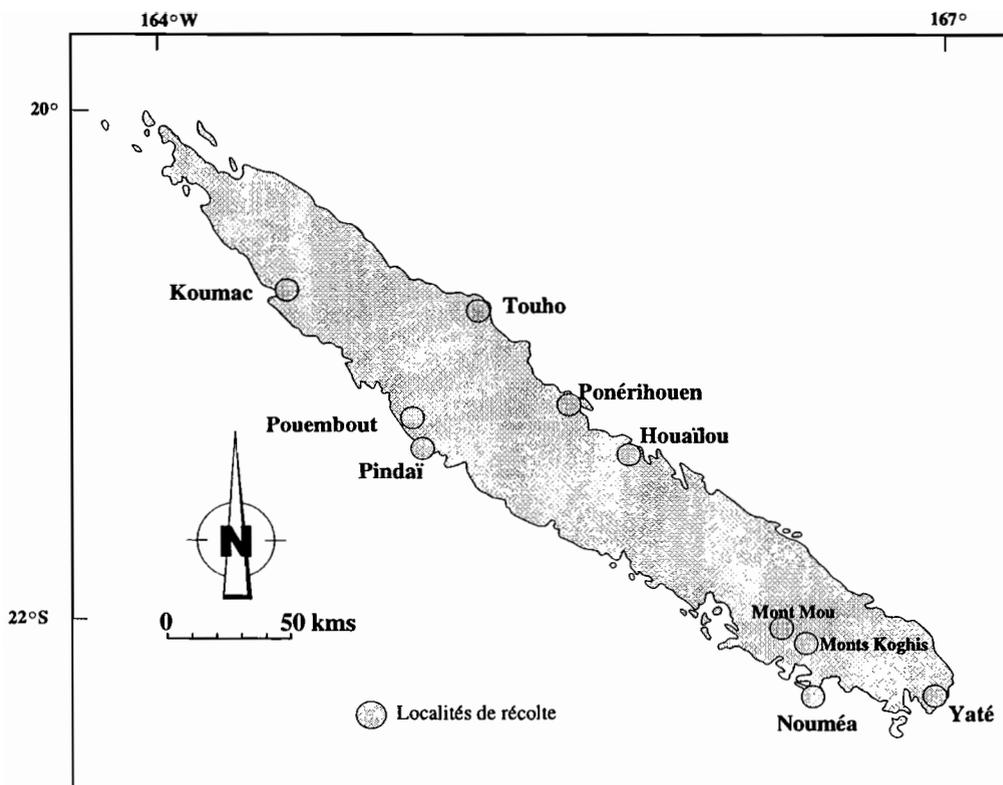
\*\* :Pour les estérases, 3 substrats ont été testés : l' $\alpha$ -naphtyl-acetate ( $\alpha$ NA), l' $\alpha$ -naphtyl-propionate ( $\alpha$ NP) et le  $\beta$ -naphtyl acetate ( $\beta$ NA).

Le réseau tridimensionnel du gel résulte d'un mécanisme de polymérisation vinylique, avec de nombreuses chaînes enroulées au hasard, qui déterminent un ensemble de micro-canaux et de pores, dans lesquels les molécules protéiques vont pouvoir se déplacer sous l'effet du champ électrique, tout en subissant un tamisage moléculaire (selon leur taille et leur forme). La taille des pores dépend de la concentration en acrylamide : plus elle est élevée plus les pores sont petits.

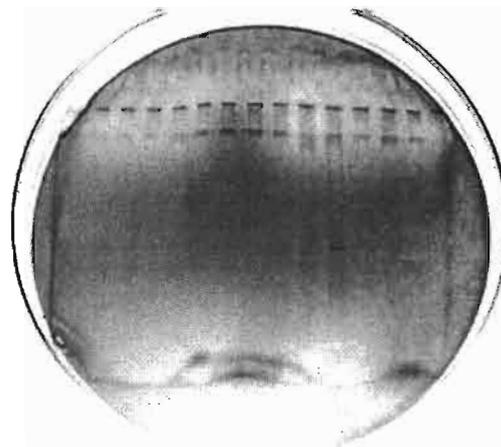
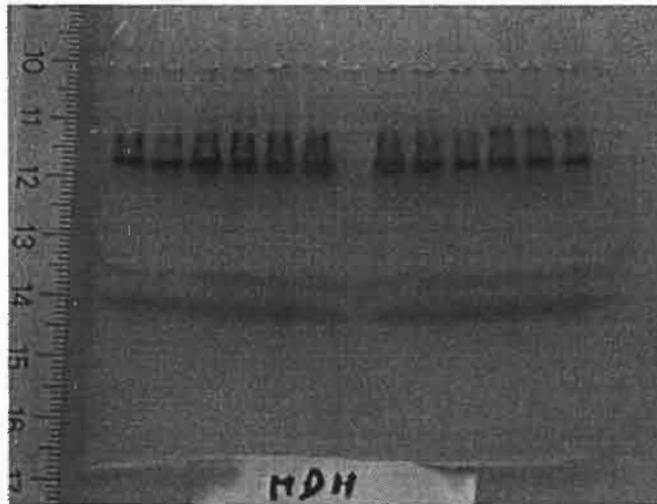
Il est nécessaire de couler deux gels pour travailler en conditions discontinues. Un gel dit de séparation ou de résolution, est coulé en premier (hauteur de l'ordre de 7 cm), il présente une maille fine (7,5 % de polyacrylamide, tampon de constitution Tris HCl 1,5M, pH=8,8). Lorsqu'il est polymérisé, on coule au-dessus un gel dit de concentration, de maillage plus important (5 % de polyacrylamide, tampon de constitution Tris HCl 0,5M, pH=6,8). Les puits de dépôt se trouvent au niveau de ce gel et sont mis en place grâce à un peigne. Comme tampon de migration (celui qui remplit la mini cuve), nous avons utilisé celui proposé par Heinze (1994) : Tris glycine pH=8,4. Comme dans le cas des électrophorèse sur acétate de cellulose, les ouvrières sont d'abord congelées (pour faire éclater les cellules) puis broyées dans une solution de broyage (10 à 15 µl de Tris HCL (pH=8.0) EDTA NADP mercaptoethanol (Heinze 1994)). Après le broyage, on ajoute 1 µl de bleu de bromophenol pour visualiser le front de migration pendant le déroulement de l'électrophorèse. Le broyat de chaque individu est déposé à la micropipette dans un puits. L'électrophorèse dure 1h 30 sous une intensité de 50 mA (continu), à 4° C. En fin de migration, les gels sont démoulés de leur plaque de verre, puis les enzymes sont révélées par des colorations histochimiques adéquates : ils sont placés dans le milieu réactionnel correspondant au système enzymatique à révéler (Richardson *et al.* 1986, Pasteur *et al.* 1987). Lorsque la révélation est suffisante, le gel est récupéré et placé dans un bain d'arrêt (solution d'acide acétique à 10 %). Après révélation les gels sont "fixés" dans un mélange eau-méthanol-glycerol. On obtient alors les zymogrammes sur lesquels on peut lire les différents loci et allèles.

### c) *Systèmes enzymatiques étudiés*

À partir des données disponibles dans la bibliographie (Pamilo *et al.* 1978, Ward 1980, Halliday 1981, Ward et Taylor 1981, Berkelhamer 1984, Ross *et al.* 1985, Boomsma *et al.* 1990, Shoemaker et Ross 1992, Boomsma *et al.* 1993, Heinze 1994, 1995, Sanetra *et al.* 1994, Seppä 1994, Heinze *et al.* 1995, Kaufmann 1996) et des possibilités techniques offertes par le laboratoire de microbiologie de Nouméa, nous avons sélectionné une liste de 16 systèmes enzymatiques, pour lesquels un polymorphisme enzymatique a déjà été observé chez certaines espèces de Formicidae (Tableau 34). Compte tenu des 3 substrats différents utilisés pour les estérases, on peut considérer que 18 systèmes enzymatiques ont été explorés.



**Figure 176** : Répartition géographique des souches de *Wasmannia auropunctata* récoltées et testées au laboratoire



**Figure 177:** Illustrations de 2 zymogrammes (MDH et GPI) obtenus au cours de la recherche de polymorphisme enzymatique

**Tableau 35** : Résultats d'activité des différents systèmes enzymatiques testés chez *W. auropunctata*

Enzymes testées	Abréviations	Tampons de migrations		
		Sur acétate de cellulose		Sur polyacrylamide
		TM 7,8	CP 6,4	TRIS Glycine pH 8,4
Aspartate-Amino-transférases	<b>AAT</b>	+	+	++
Alcool dehydrogenase	<b>ADH</b>	-	-	-
Estérase ( $\alpha$ naphtyl propionate)	<b>EST</b>	-	-	-
Estérase ( $\alpha$ naphtyl acetate)	<b>EST N</b>	+	+	+
Estérase ( $\beta$ naphtyl acetate)	<b>EST B</b>	-	-	-
Glutamate dehydrogenase	<b>GDH</b>	+	+	+
Glucose-6-phosphate dehydrogenase	<b>G6PD</b>	+	+	+
Glucose Phosphate isomerase	<b>GPI</b>	+	+	++
Isocitrate dehydrogenase	<b>IDH</b>	-	-	-
Lactate dehydrogenase	<b>LDH</b>	-	-	-
Leucine aminopeptidase	<b>LAP</b>	-	-	-
Malate dehydrogenase	<b>MDH</b>	+	+	++
Enzyme malique	<b>ME</b>	-	-	-
Mannose-phosphate isomerase	<b>MPI</b>	-	-	-
6-Phospho-gluconate déshydrogénase	<b>PGD</b>	-	-	-
Phosphoglucomutase	<b>PGM</b>	+	+	++
Superoxyde dismutase	<b>SOD</b>	+	+	+
Xanthine deshydrogenase	<b>XDH</b>	-	-	-

-, +, ++ : selon l'existence d'une activité et de son intensité

### III. **Résultats**

Les analyses ont été effectuées à partir de 25 colonies de *W. auropunctata* maintenues en élevage, en provenance de différentes localités géographiques, réparties sur l'ensemble du territoire (Figure 176). Au cours des électrophorèses, des individus de différentes localités sont mis à migrer sur les mêmes gels afin de repérer plus rapidement des variations de phénotypes.

#### A. **Recherche d'activité enzymatique**

Les 18 systèmes enzymatiques retenus ont été testés pour leur activité après électrophorèse sur gel d'acétate de cellulose (avec 2 tampons différents) et sur gel de polyacrylamide (un seul tampon). Les différents tampons sont destinés à rechercher les meilleures conditions de résolution (discrimination entre les différents électromorphes, qui est intuitivement corrélée à la finesse de la tache d'activité d'un électromorphe donné). Pour chaque enzyme, de 16 à 25 individus en provenance des différentes localités ont été testés. Le tableau 35 présente les résultats de ce *screening* préliminaire. Nous avons en particulier testé les 4 systèmes enzymatiques pour lesquels une plus grande fréquence de polymorphisme a été enregistrée au sein de la centaine d'espèces de Formicidae qui ont été soumises à des analyses d'allozymes (Kaufmann 1996). Ces systèmes sont : GPI, PGM, EST et MDH.

Seuls 8 enzymes (AAT, EST-N, GDH, G6PD, GPI, MDH, PGM, SOD) ont montré une activité aussi bien sur acétate de cellulose que sur polyacrylamide. L'activité des autres enzymes était très faible ou indétectable avec la résolution de nos méthodes.

#### B. **Recherche de marqueurs polymorphes**

Compte tenu d'une meilleure résolution des bandes révélées (électromorphes), nous avons ensuite travaillé uniquement sur des gels de polyacrylamide. Nous avons entrepris de rechercher un polymorphisme pour les 8 systèmes enzymatiques qui ont montré une activité significative lors de l'étape de *screening* précédente. Selon les enzymes, les tests de polymorphisme ont porté sur un échantillon variable d'individus (de 48 à 136 individus), originaires des 10 localités de prélèvement.

Malgré la présence de plusieurs loci pour certaines enzymes (EST-N, PGM), les zymogrammes se sont révélés particulièrement monomorphes : toujours les mêmes allozymes au niveau des loci, ou alors avec une occurrence pas suffisamment reproductible. La figure 177 permet d'illustrer 2 zymogrammes (MDH et GPI) obtenus au cours de cette recherche de polymorphisme.

Sur la base des systèmes enzymatiques testés, il ne nous a donc pas été possible de révéler un polymorphisme susceptible de nous faire accéder à la structure génétique des colonies testées.

#### IV. Discussion et perspectives

Notre étude se réduit donc à une approche préliminaire du polymorphisme enzymatique des populations de *W. auropunctata*. D'autres tests sont sans doute nécessaires avec d'autres systèmes enzymatiques ou avec d'autres systèmes de solutions tampons pour les systèmes déjà testés, afin d'établir définitivement l'absence ou non d'un polymorphisme enzymatique pour les populations de l'envahisseur *Wasmannia auropunctata* en Nouvelle-Calédonie. Néanmoins, l'absence de polymorphisme observé pour les 18 systèmes testés (en comptabilisant les 3 substrats utilisés pour les estérases) constitue un résultat en soi. Il mérite d'être commenté, surtout si on tient compte du fait que nous avons testé les 4 systèmes enzymatiques pour lesquels un polymorphisme a été observé avec une plus grande fréquence chez les Formicidae (Kaufmann 1996). Ces 4 systèmes (GPI, PGM, EST et MDH) ont d'ailleurs montré une activité, mais aucun n'a montré de polymorphisme dans leur allozymes.

On peut donc présenter 2 hypothèses d'explication :

1 - Les populations de *W. auropunctata* sont monomorphes et homogènes d'un point de vue génétique. Cette caractéristique, si elle est confirmée, pourrait être une cause de succès colonisateur, contribuant à expliquer la non-agressivité intraspécifique de cette espèce et le phénomène unicolonial. Pourtant, une faible variabilité génétique est souvent interprétée comme un inconvénient, car elle laisse supposer un potentiel évolutif moindre, une plus faible capacité à s'adapter génétiquement aux changements de l'environnement, y compris à l'arrivée d'espèces compétitrices ou prédatrices. Alors qu'au contraire, on estime que l'augmentation de la variabilité génétique au sein d'une population permet à la fois d'élargir la tolérance aux conditions environnementales et de réduire la sensibilité aux parasites et aux pathogènes (Frankham 1996, 1997). Cependant, chez une autre *tramp species* (*Linepithema humile*), des auteurs (Kaufmann 1996, Holway *et al.* 1998) estiment également que le faible niveau de variabilité observée est une caractéristique contribuant à son succès écologique.

2 - La faible variabilité génétique est liée à la fondation récente des populations néo-calédoniennes et résulte d'un effet de goulot d'étranglement (effet fondateur ou *bottleneck*). Compte tenu des éléments dont on dispose sur sa découverte en Nouvelle-Calédonie, on peut faire l'hypothèse d'une invasion de l'île à partir d'un petit nombre de colonisateurs. Ce faible effectif, associé à la rupture avec la population d'origine, pourrait être responsable de la réduction du flux génique. Pendant la période écoulée depuis son introduction (entre 25 et 30 ans), l'existence d'un "pool" initial de colonisateurs peu important et l'haplodiploïdie des Formicidae, n'auraient pas permis le développement d'un polymorphisme à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie pour les populations de *W. auropunctata*.

On notera que Kaufmann (1996), à l'occasion de travaux sur l'organisation sociogénétique de *Linepithema humile*, a aussi été confronté à un très faible

polymorphisme. Parmi un total de 25 systèmes enzymatiques testés, un seul système a montré un polymorphisme suffisant pour évaluer les paramètres sociogénétiques des populations de fourmi d'argentine (une peptidase, PEP, qui a pour substrat le leucyl-leucyl glycine, avec un seul locus et seulement 2 allèles).

Sur la base de ce faible polymorphisme, et surtout des nombreuses convergences déjà observées entre *W. auropunctata* et *L. humile*, on peut penser que la structure des populations de *W. auropunctata* ne devrait pas être tellement différente de celle de la fourmi d'Argentine. Afin de pouvoir mieux discuter, nous allons détailler un peu ce qui a été obtenu chez *L. humile*.

Kaufmann (1996) a montré que les sociétés de fourmi d'argentine (originaires de différentes régions du monde) sont caractérisées par une très faible parenté entre individus appartenant à une même colonie (voisin de 0) et que le taux de consanguinité est lui-même non significatif et proche de 0 (à l'exception de certaines populations australiennes soumises à de fortes pressions de traitements insecticides, contribuant à un isolement artificiel des foyers de populations). Le faible taux de consanguinité nous indique qu'il n'y a pas de déviation par rapport à des conditions de panmixie (reproduction au hasard). Pourtant, comme dans le cas de *W. auropunctata*, l'existence d'un accouplement intranidal devrait augmenter le taux de consanguinité (proportion d'hétérozygotes). A priori dans cette situation, on s'écarte des conditions de panmixie, il y a plus de chance de s'accoupler avec un apparenté, ce qui accroît, à la génération suivante, le risque d'un déficit en hétérozygotes et ce qui pourrait, à terme, altérer les structures génétiques des populations.

Une telle tendance (augmentation du taux de consanguinité) a été observée par Boomsma *et al.* (1990) chez *Lasius neglectus* (espèce européenne, polygyne à accouplement intranidal). Mais chez cette espèce, les femelles sont très peu mobiles et les mâles ne sont pas capables de se disperser. Par contre, dans le cas de *L. humile*, le faible taux de consanguinité s'explique sans doute par l'unicolonialité exacerbée. Il y a des échanges incessants de couvain et d'ouvrières (Markin 1968), ce qui contribue à diminuer la parenté entre individus, en particulier les sexués, appartenant à une même colonie. Le brassage du couvain, des reines et des mâles est également amplifié par l'alternance de phases de division et de fusion des colonies (sous le contrôle des conditions de milieu (Markin 1970, Benois 1973)). De plus, on note que les mâles sont plus facilement acceptés quand il y a des femelles vierges dans la colonie, ce qui doit également contribuer à augmenter le brassage génétique (Keller et Passera 1993, Passera et Aron 1994). L'existence de tels mécanismes de brassage des gènes semblent exister chez *W. auropunctata* (fusion saisonnières des nids, échanges d'ouvrières entre nids, possibilité des mâles de se disperser (voir chapitre 2)) et contribuent à laisser penser que *W. auropunctata* devrait présenter des paramètres sociogénétiques proches de ceux qui sont observés pour *L. humile*.

Si on se replace dans un cadre évolutif, la polygynie conduit à diminuer fortement le degré de parenté entre les ouvrières et les larves qu'elles élèvent. On pourrait s'attendre alors à ce que la cohésion sociale soit remise en cause : les ouvrières ayant intérêt à produire des mâles (avec lesquels, elles auraient 50 % de gènes communs) plutôt que de s'occuper

des larves ouvrières non apparentées. Mais, on remarque que pour échapper à ce contexte conflictuel, dans les sociétés très fortement polygynes (*L. humile*, *Monomorium pharaonis* ou *W. auropunctata*) les ouvrières sont totalement stériles, ce qui supprime le contexte conflictuel puisqu'elles sont condamnées à un rôle de *helper* (Bourke et Franks 1995, Keller 1995). La stérilité ouvrière observée chez les *tramp species* pourrait alors être une loi nécessaire dans les espèces avec une très faible parenté entre individus appartenant aux mêmes colonies (Keller 1995). Selon Ross *et al.* (1996), la polygynie avec des reines faiblement apparentées, comme observée chez *S. invicta*, contribue à réduire la discrimination entre individus et au développement de l'unicolonialité, contribuant ainsi au succès écologique de la forme polygyne de la fourmi de feu. Ross *et al.* (1996) signalent que les reines seraient plus apparentées et moins nombreuses dans les sociétés polygynes au Brésil que dans le sud-est des États-Unis. La transplantation de continents libère l'espèce du contrôle exercé par ses ennemis naturels (en particulier parasites), ce qui leur permet de mieux monopoliser l'espace (Porter *et al.* 1997). Il y a alors une augmentation des chances de réadoption de reines non apparentées, donc une diminution de la parenté et par corollaire, une réduction de l'agressivité intraspécifique, du fait d'une moindre capacité à discriminer les individus d'origine génétique différente, puisqu'ils cohabitent ensemble dès leur émergence. Des mécanismes de même nature sont proposés pour *L. humile* : cette espèce est fortement unicoloniale en Californie alors qu'au Brésil, les sociétés apparaissent multi-coloniales, avec une agressivité entre individus provenant de nids distants de plus de 100 m. (Holway et Suarez 1999). Dans cette perspective, la mesure des paramètres socio-génétiques de *W. auropunctata*, entre zones d'origine et zones d'introduction, pourrait permettre une comparaison avec les autres *tramp species* et voir si les mêmes processus évolutifs existent pour le renforcement de l'unicoloniaté et donc du succès colonisateur. En définitive, cela pourrait permettre de définir un syndrome évolutif *tramp species*.

Dans le cadre de la compréhension du succès écologiques, la polygynie contribuerait à offrir une résistance à l'effet de fondation pour les populations et à la dérive génétique par rapport à des populations monogynes (Ross *et al.* 1993, Kaufmann 1996). La polygynie permettrait de maintenir un niveau important de diversité génétique. On peut alors s'interroger sur la signification de nos résultats : un artefact (lié à la population locale, qui alors risque à terme de faire face à des phénomènes de dérive génétique) ou alors autre tendance évolutive (le faible niveau de polymorphisme général pourrait compenser le moindre apparentement et donc réduire les différences entre individus, donc permettre le maintien de la cohésion sociale) ?

Mais, on pourrait simplement se trouver confronté à une incapacité de la méthode utilisée à évaluer le polymorphisme (faible résolution pour accéder à la variabilité génétique). D'une façon générale, les marqueurs enzymatiques manquent de sensibilité chez les hyménoptères sociaux (Queller *et al.* 1993) : ces outils ne sont pas les mieux adaptés pour l'étude de la génétique de leurs populations, compte tenu de leurs caractéristiques haplo-diploïdes. Les *screenings* effectués chez les insectes sociaux ne révèlent que très peu de variabilité enzymatique, contrairement à ce qui a été observé sur d'autres organismes

animaux ou végétaux. À ce propos, on peut se référer aux travaux de Metcalf *et al.* (1975), Graur (1985) ou encore Schoemaker *et al.* (1992). Le cas des travaux de ces derniers auteurs est intéressant, ils n'ont pu révéler qu'un très faible polymorphisme enzymatique alors qu'ils ont exploré 110 loci chez *Solenopsis invicta*.

Ce manque de résolution serait lié à la nature des mutations détectées, elles doivent être suffisamment importantes pour modifier la mobilité électrophorétique des protéines mais sans affecter l'activité catalytique de l'enzyme. En effet, les allozymes sont révélés sur la base de réactions chimiques colorées résultant de leur activité catalytique. D'ailleurs, Crozier (1980) émet l'hypothèse que le polymorphisme enzymatique pourrait être restreint du fait même de la nature fonctionnelle des enzymes, seules les mutations neutres sont détectées, les autres impliquant un risque pour la survie de l'animal, ou une moindre performance (ce qui réduit les chances de les observer).

Des outils plus fins comme ceux offerts par les techniques de la biologie moléculaire, notamment les microsatellites (Queller *et al.* 1993, Jarne et Lagoda 1996, Pamilo *et al.* 1997), pourraient offrir de meilleures chances d'accéder au polymorphisme des populations, en permettant de repérer des variations fines, utilisables pour l'évaluation des structures sociogénétiques, l'exploration des conflits pour la reproduction ou l'évaluation des flux géniques (Chapuisat *et al.* 1997, Herbers et Mouser 1998).

D'ores et déjà, Wetterer *et al.* (1998b) ont pu séquencer une partie de l'ADN mitochondrial de *W. auropunctata*. Ce type de séquence a principalement un intérêt comme marqueur dans le cadre d'études phylogénétiques (Wetterer *et al.* 1998b, Whitfield et Cameron 1998). Néanmoins, ces résultats sont encourageants et démontre qu'on peut sans doute accéder à l'information génétique pertinente chez cette espèce.

L'évaluation des paramètres sociogénétiques par ces méthodes, associée à la comparaison des résultats obtenus chez d'autres taxa, comme *Linepithema humile* ou *Solenopsis invicta*, pourrait permettre une meilleure compréhension des systèmes polygynes et au-delà mieux comprendre leur succès évolutif. Pour terminer, nous signalons les travaux récents de Krieger et Keller (1999) qui tendent à montrer que même à l'échelle de marqueurs moléculaires fins (microsatellites) chez *L. humile*, le polymorphisme est très faible. Cependant ces résultats ne concernent que des individus provenant de zones d'introduction.





# Conclusions & Perspectives

**N**ous avons abordé dans ce travail la biodiversité à l'échelle de biotopes entiers afin d'apprécier l'impact de l'envahisseur dans des milieux qui abritent les formes les plus menacées (milieux sclérophylles) ou les plus originales (milieux ultrabasiques) de la diversité néo-calédonienne. L'approche globale choisie nous a imposé une approche descriptive des peuplements, à une échelle d'appréciation donnée (définie par notre cadre spatial d'étude).

Notre travail répond à une démarche pragmatique : évaluer la réponse globale de communautés animales face à une perturbation majeure (l'arrivée d'un envahisseur), et contribuer au développement d'outils pour l'évaluation des milieux dans une perspective de gestion de l'environnement et de conservation des habitats. Cette étude contribue à la recherche des mécanismes de maintien des écosystèmes, de leur évolution voire de leur résilience.

*Wasmannia auropunctata* apparaît capable de s'établir et de maintenir des populations non seulement dans les milieux dégradés par l'homme mais aussi dans une gamme variée d'habitats naturels. Nos résultats confirment son caractère essentiellement terricole, l'exploitation de la canopée apparaît accessoire et " proportionnelle " à l'intensité des pullulations observées au sol.

Dans les 3 conditions de milieux étudiés, lorsque l'envahisseur est présent, il domine largement la myrmécofaune, même s'il connaît des variations saisonnières brusques de ses effectifs. Une cohabitation plus ou moins transitoire avec les espèces natives existe, en particulier aux marges de l'invasion comme cela a déjà été observé aux Galapagos (Clark *et al.* 1982, Lubin 1984, Meier 1994).

À cette dominance numérique des communautés de fourmis, on peut également assister à une large domination du reste de la faune comme on l'observe en domaine sclérophylle et à un degré moindre en maquis minier (situation variable selon les saisons). Dans ces contextes, à partir des mêmes ressources disponibles, *W. auropunctata* produit une biomasse supérieure à l'ensemble des Formicidae, voire à l'ensemble de la faune capturée comme on l'observe en forêt sclérophylle. En tout cas, en présence de l'envahisseur, il y a globalement une diminution des effectifs d'invertébrés récoltés.

À partir de nos observations, *W. auropunctata* semble capable d'interférer avec la structure des communautés par une action selon les 3 principales forces biotiques : le mutualisme, la prédation et la compétition. Le mutualisme lui permet un réinvestissement plus rapide de la productivité primaire (contribution de la production végétale) via les homoptères, par rapport à la prédation (les fourmis locales exploitant peu ou mal les ressources issues du mutualisme). Les capacités prédatrices de *W. auropunctata* et son impact sur les faunes d'arthropodes ont été confirmées lors du recensement de la densité des agrégats, où nous avons observé des accumulations de débris chitineux appartenant à différents ordres (coléoptères, hétéroptères, orthoptères principalement..., même s'il doit exister une part de consommation de cadavres). Enfin, les capacités de l'envahisseur à entrer en compétition d'interférence et d'exploitation, notamment avec les autres Formicidae, ont déjà été signalées par différents auteurs (Howard *et al.* 1982, Clark *et al.* 1982, Lubin 1984, Meier 1994).

En tout cas, cet envahisseur transforme le milieu comme le montre l'analyse des guildes trophiques : le milieu est recomposé (surtout lorsque *W. auropunctata* est largement dominante) notamment en favorisant les homoptères et leur guildes de parasites.

Il n'existe pas de réponse simple ou univoque des communautés : certains groupes apparaissent favorisés dans un contexte, alors que dans un autre, ce n'est plus le cas. Pour une famille donnée, ce ne sont pas forcément les mêmes espèces qui sont présentes, la pression de l'envahisseur n'est sans doute pas la même selon les paramètres de l'habitat... En fait, le niveau de résolution taxinomique utilisé ne nous permet pas une analyse fine des processus en cours, à l'exception de la guildes des Formicidae.).

En forêt sclérophylle, il y a une dominance exclusive de *W. auropunctata* à toutes les saisons, avec une diminution globale de la biodiversité mais une augmentation de la

biomasse. Par comparaison les peuplements de forêt dense apparaissent moins affectés par l'envahisseur. Dans ce dernier milieu, on ne peut différencier l'effet de sa présence d'un effet de lisière (*edge effect*). Pour s'en assurer, il est nécessaire de mettre en place un suivi à plus long terme des populations au niveau de différentes lisières de forêts envahies et non envahies. La comparaison de ces communautés, devrait également nous permettre de mieux comprendre les mécanismes de progression de l'envahisseur et de réponses des communautés biotiques envahies.

Au sol, en forêt sclérophylle, la faculté de *W. auropunctata* à monopoliser ou à saturer le milieu et d'en exclure de nombreuses espèces est mise en évidence au niveau spécifique chez les Formicidae et les Scincidae. L'impact sur la structure taxinomique globale du peuplement d'invertébrés est réel, bien qu'il soit parfois masqué, par la substitution de certaines espèces sensibles par d'autres au sein des guildes. Ce qui souligne la nécessité de considérer la biodiversité à un niveau infra-familial pour appréhender les phénomènes en cours.

Au sol, en forêt dense humide sur ultrabasique, la faune des fourmis est essentiellement perturbée par l'envahisseur. L'équilibre taxinomique général du peuplement d'invertébrés est aussi perturbé. La structure trophique paraît moins affectée, à l'exception de la guildes des fourmis. Enfin, en maquis minier, l'impact de l'envahisseur semble moins sensible, ce qui est à rapprocher de son statut de milieu déjà simplifié par rapport à la forêt dense.

Les bouleversements affectent aussi la structure taxinomique en canopée. En milieu sclérophylle, la structure trophique des guildes d'arthropodes est moins bouleversée que la structure taxinomique. L'impact sur les Geckonidae est très sensible. Par contre, en canopée dense humide, la pression d'invasion observée est faible et les différences de structures taxinomiques sont moins évidentes et relèvent plus d'un effet de bordure. Pour ce dernier milieu, un échantillonnage à une période plus favorable (période où *W. auropunctata* est abondante au sol) reste à entreprendre pour préciser son action réelle sur ce compartiment de la faune.

Le milieu sclérophylle apparaît le plus perturbé, mais il est aussi l'habitat le plus morcelé. La notion de fragmentation pourrait contribuer à une moindre capacité biotique de résistance des habitats, face à l'arrivée de *W. auropunctata*. Dans le cadre de l'invasion et de l'explication du succès colonisateur de *L. humile*, Suarez *et al.* (1998) ont mis en évidence l'importance de la fragmentation du milieu : plus un fragment est petit et plus son isolement du milieu initial est ancien, plus les populations d'envahisseur sont importantes et moins on observe de fourmis natives.

Quelles sont les conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes de la diminution de la biodiversité observée en présence de l'envahisseur ?

En fait il semble que les milieux ont une capacité d'adaptation, au moins à court terme. Ainsi, en parcelle sclérophylle infestée, on observe une diminution de la richesse mais une certaine conservation de la structure fonctionnelle (trophique) : certains groupes semblent compenser la disparition d'autres. Sous l'effet de la pression de l'envahisseur, tout

se passe comme s'il y avait une compensation par des groupes équivalents sur le plan de l'exploitation du milieu. La biodiversité initialement hébergée dans le milieu pourrait servir de réservoir pour remplacer les espèces dominantes quand il y a une modification des conditions de l'écosystème. D'un point de vue théorique, cela pose le problème de la redondance dans les écosystèmes et de l'importance des espèces rares dans les milieux. Lorsque les conditions de milieu sont stables, ces espèces pourraient être, d'un point de vue fonctionnel, des taxa redondants avec les groupes dominants mais elles seraient prêtes à prendre leur relais en cas de perturbations, pour assurer le maintien des écosystèmes (Walker 1992, Lawton et Brown 1994). Cependant, il faut rester prudent, il se peut que nos constatations ne soient qu'un artefact lié à notre niveau d'appréciation des guildes trophiques.

En tout cas, l'arrivée de l'envahisseur n'est pas neutre pour les communautés. Il affecte la structure mais aussi le fonctionnement, au moins des chaînes trophiques, comme l'atteste la perturbation des niveaux trophiques supérieurs (reptiles) en forêt sclérophylle. En outre, dans cet habitat, *W. auropunctata* se comporte alors comme une espèce clé de voûte (*keystone species*) pour les communautés. Elle oriente l'organisation des communautés, indépendamment des variations saisonnières.

À plus long terme, elle pourrait avoir une action négative sur des espèces clés de voûtes, comme certains groupes de pollinisateurs. En effet, dans le contexte d'endémisme de la flore néo-calédonienne, on peut supposer une co-évolution entre des lignées de plantes et de pollinisateurs endémiques. Or, compte tenu de son opportunisme alimentaire, *W. auropunctata* peut entrer en compétition avec ces pollinisateurs non seulement par la consommation de nectars mais aussi par la prédation qu'elle peut exercer à leur rencontre, comme le laisse présager l'observation de la prédation de *W. auropunctata* sur les larves d'une abeille solitaire, *Xylocopa darwini*, aux Galapagos (Silberglied 1972). Ainsi, elle pourrait interférer sur la dispersion et la reproduction de certaines espèces végétales et donc sur la physionomie des écosystèmes. De tels exemples existent pour *Linepithema humile* en Afrique du Sud (Bond et Slingsby 1984, Buys 1987, 1990, Bond 1995) et à Hawaï (Meideros *et al.* 1986 in Cole *et al.* 1992). Dans ces 2 régions, l'envahisseur est responsable du déclin des arthropodes pollinisateurs spécifiques de certaines plantes endémiques, caractéristiques des écosystèmes.

En outre, *W. auropunctata* est capable de consommer des graines (au moins celles de petite taille) de façon non négligeable en particulier en saison sèche (Clark *et al.* 1982, Kaspari 1996b). Cela pourrait poser des problèmes pour la dispersion de certaines plantes endémiques, notamment celles disséminées par d'autres insectes. Un tel problème a déjà été signalé en Afrique du Sud avec l'invasion de *Linepithema humile*, qui exclue et remplace des fourmis natives qui sont responsables de la dispersion des graines de certaines Protéacées spécifiques de formations végétales natives (Bond et Slingsby 1984, Giliomee 1986, Bond 1995). Pour préciser toutes ces menaces, un suivi approfondi des communautés est à entreprendre, car il s'agit de processus lents d'évolution des écosystèmes. Cela suppose également un effort de recherche sur les relations plantes-insectes dans le contexte

néo-calédonien. L'étude du régime alimentaire est également à entreprendre de façon précise en Nouvelle-Calédonie afin de mieux évaluer ces différentes menaces.

La forte saisonnalité des effectifs capturés de *W. auropunctata*, avec des pics d'abondance maximale décalés selon les milieux, révèle l'influence des conditions micro-climatiques : les paramètres abiotiques semblent avoir un rôle déterminant dans l'intensité de l'envahissement. Il pourrait y avoir une modulation des capacités de colonisation en fonction des conditions de milieu plutôt qu'une résistance biotique des communautés. D'ailleurs, Meier (1994) a montré, aux Galapagos, que les capacités de compétition de *W. auropunctata* avec les autres fourmis sont sous la dépendance des facteurs abiotiques. De même, les travaux de Perfecto et Vandermer (1996) ont attiré l'attention du rôle des facteurs micro-climatiques sur la diversité en Formicidae : en particulier l'éclairage et la quantité de litière qui auraient un rôle indirect en transformant les interactions entre espèces.

En tout cas, cela dément la théorie classique d'Elton (1958) à propos de la prépondérance de la résistance biotique pour expliquer le maintien des communautés.

La prépondérance des paramètres abiotiques pour la colonisation des habitats contribue à la constitution de barrières physiques à la propagation par bouturage des colonies : telle l'existence de ruisseaux (comme au Monts Koghis), de " zones arides " comme les pistes routières sur la presqu'île de Pindaï ou les milieux dégradés par le feu (absence de couvert de litière ou de recouvrement de la canopée). Cependant, à long terme, il est peu probable que ces situations ponctuelles constituent une barrière efficace, mais ces conditions représentent un frein à la progression spontanée de l'espèce.

En ce qui concerne les capacités de progression naturelle de l'envahisseur, elles apparaissent faibles d'après les données de terrain. À partir du suivi de la situation en maquis minier pendant un an, nous avons enregistré une progression dans le milieu d'une distance de l'ordre de 20 m. Chazeau (comm. pers.) a observé, à partir d'un lisière de forêt dense, une progression de 25 à 30 m en 2 ans. Ce taux de progression est comparable à celui d'autres *tramp species* : pour *L. humile*, Suarez *et al.* (1998) ont observé en Californie une progression moyenne de 16 m/an (moyenne établie sur une période de 4 ans) ; alors que Porter *et al.* (1988) estiment la capacité annuelle de progression de la forme polygyne de *S. invicta*, entre 10 à 40 m/an. Pourtant pour *W. auropunctata*, Lubin (1984) signale une progression moyenne de 170 m par an sur une période de 6 ans (incluant l'épisode ENSO de 82-83) et une absence de progression en milieu aride. Meier (1994) signale une progression et une régression des fronts sous l'influence des variations micro-climatiques, avec une progression maximale de plus de 500 m sous l'influence d'un épisode pluvieux exceptionnel (ENSO 82-83).

En outre, l'Homme occupe une place importante dans la progression de l'envahisseur. Lubin (1984) signale une progression dans une forêt humide via l'accès routier ouvert par l'homme. En Nouvelle-Calédonie, sur les pentes du Mont Panié (Nord-Est de la grande Terre), *W. auropunctata* semble également progresser en altitude via le sentier pédestre, ouvert par les randonneurs. Des observations similaires ont été réalisées

pour *L. humile* en Californie et en Afrique du Sud où elle profite des voies ouvertes par l'homme (y compris le bord des routes) pour progresser dans les milieux natifs (De Kock et Gilliomee 1989, Kennedy 1998). La progression en suivant des routes est également rapportée pour *Solenopsis invicta* au Texas (Porter *et al.* 1988). L'homme occupe donc une place prépondérante dans la dynamique d'évolution des invasions de *tramp species*, il existe une progression par bond grâce à la dissémination par l'homme. Après installation, la progression est de type amiboïde selon un front de progression. Compte tenu des vitesses de propagation, il y a peu de chance d'y avoir extension et dissémination rapide d'un milieu natif à partir d'un milieu dégradé. D'ailleurs, en domaine sclérophylle, l'anthropisation des milieux n'est pas le facteur de progression de l'envahisseur. La petite fourmi de feu ne peut s'établir dans les zones les plus récemment brûlées, par contre c'est l'homme qui contribue à l'établir dans les reliques qui lui offrent des conditions écologiques plus favorables. L'action des feux anthropiques la cantonne dans ces habitats en accroissant la pression sur ce milieu natif puisque les habitats brûlés ne lui permettent pas de se propager.

Il y a donc une prépondérance des phénomènes historiques pour expliquer la présence de l'envahisseur dans un milieu : avoir eu l'occasion d'y être transporté. Cela permet également de mieux comprendre la rapidité de l'invasion : l'Homme établit sans cesse de nouveaux foyers d'invasion qui permettent à *W. auropunctata*, compte tenu de son grand dynamisme démographique (polygynie extrême), de coloniser très rapidement une large gamme d'écosystèmes.

On observe une saisonnalité des effectifs récoltés dans tous les milieux avec un optimum qui correspond aux températures chaudes mais avec une pluviométrie moyenne (début de la saison humide en forêt dense et en maquis, pendant toute la saison humide en domaine sclérophylle). Compte tenu des variations d'effectifs observés pour *W. auropunctata* et le reste de la faune, il ne semble pas que ce soit une disponibilité en ressources qui expliquent les variations mais plutôt une intervention des paramètres abiotiques. Lorsque *W. auropunctata* est à son minimum en forêt dense et en forêt sclérophylle, la faune des invertébrés passe par un maximum d'abondance. *W. auropunctata* montrent les mêmes fluctuations d'effectifs que la myrmécofaune où elle est intégrée. Ward (1987), Human *et al.* (1997), Holway (1998), Kennedy (1998) insistent sur le caractère prépondérant des conditions d'humidité du milieu pour la progression, l'établissement et l'expression des aptitudes compétitives de *L. humile* en Californie. À la lumière de nos observations, la même caractéristique semble s'appliquer à *W. auropunctata*.

La dominance exercée sur les communautés néo-calédoniennes par *W. auropunctata* est en contraste important avec la situation observée en forêt dense néotropicale où elle ne domine, ni ne pullule jamais (Levings et Franks 1982, Byrne 1994, Tennant 1994, Majer *et al.* 1997, Alonso 1998, Feener et Schupp 1998). Cependant, en forêt dense, on note une convergence avec la situation observée en Amérique tropicale, *W. auropunctata* se rencontre principalement en lisière puis tend à être présente de façon plus diffuse à mesure qu'on s'enfonce dans la forêt, à la différence près que l'abondance dans le milieu néo-calédonien est plus importante. La comparaison avec les données

disponibles sur la situation observée en Amérique du Sud tend à montrer que *W. auropunctata* préfère des milieux plus ouverts que la forêt dense. Ainsi au Brésil, Majer *et al.* (1997) ont montré qu'elle est établie dans une large gamme de milieux ouverts, avec des effectifs plus importants qu'en forêt dense.

Ce manque relatif de succès en forêt dense, en particulier dans sa zone d'origine, pourrait s'expliquer par la stratégie évolutive utilisée par *W. auropunctata*. En effet, selon Tsuji et Tsuji (1996) il existe un parallèle entre les capacités à coloniser les milieux (ouverts ou fermés) et le mode de fondation (monogynie par rapport polygynie), c'est-à-dire la stratégie évolutive qu'elle implique (stratégie r pour les polygynes contre stratégie K pour les monogynes). La polygynie permettrait une meilleure colonisation des milieux ouverts instables, alors que la monogynie permettrait de s'établir et de se maintenir en milieu forestier stable. Dans ces derniers milieux, il est plus difficile de fonder mais lorsqu'il y a établissement, le milieu est plus stable pour permettre de monopoliser les ressources. *W. auropunctata* présente une stratégie évolutive caractérisée par une maximisation de la reproduction et un grand opportunisme alimentaire. Elle correspond à une stratégie r, ce qui la rend plus compétitive en milieu ouvert. En outre, *W. auropunctata* utilise pour nidifier des sites typiquement transitoires et à faible durée de vie dans la litière (Byrne 1994). Elle sélectionne des éléments instables dans un milieu stable, ce qui doit constituer un désavantage par rapport aux espèces forestières.

Pour tester ces hypothèses, un suivi mensuel des fluctuations de populations pourrait permettre de préciser les choses notamment avec un enregistrement des conditions micro-climatiques au niveau du sol. Des manipulations du milieu, du type de celles réalisées par Kaspari (1996c), pourraient permettre de voir l'importance de la disponibilité en micro-habitats favorables (enrichissement et appauvrissement). Les milieux forestiers apparaissant complexes, on peut envisager de réaliser de telles manipulations dans un milieu simplifié, la caféerie familiale traditionnelle. Ce milieu offre non seulement des conditions que l'on peut plus facilement contrôler (couvert au sol ...) mais aussi une biodiversité non négligeable par rapport aux habitats forestiers, du fait de sa stratification, c'est souvent un refuge pour la biodiversité en milieu anthropique (Perfecto et Snelling 1995, Perfecto *et al.* 1997).

Pour expliquer le succès colonisateur de *W. auropunctata* l'unicolonialité doit également jouer un rôle central. Ce type d'organisation sociale permet d'exercer une dominance numérique pour découvrir et recruter plus rapidement vers les ressources à exploiter. De ce fait, elle pourrait aussi fourrager plus longtemps que les natives, à l'image de ce qui a été observé chez *Linepithema humile* (Human et Gordon 1996, Holway 1999). Pour les espèces en compétition avec l'envahisseur, le moindre succès de fourragement peut conduire à l'émigration des espèces natives ou alors à une plus grande mortalité. Cette restriction du fourragement, donc des ressources récoltées, doit se solder par une moindre reproduction de la colonie sauf si elle se tourne vers l'exploitation de zone non envahie. Comme dans le cas de *L. humile* (Human et Gordon 1997), *W. auropunctata* montre toujours dans les pièges au sol un effectif supérieur par rapport à l'espèce native la plus

nombreuse. De plus Meier (1994) a déjà montré, aux Galapagos, la capacité de *W. auropunctata* à dominer des appâts par son recrutement avec l'utilisation d'une substance répulsive. Le même type d'observations a été réalisé par Howard *et al.* (1982). Pour préciser la nature de la compétition et la capacité de monopolisation des ressources par *W. auropunctata*, des expériences avec des appâts (matières grasses, protéines, sucre) sont à entreprendre le long de gradients d'infestation et plus particulièrement au niveau des zones de fronts pour tenter de préciser l'existence de phénomènes d'exclusions.

À l'image de *L. humile* (Suarez *et al.* 1999), le succès de l'envahisseur s'explique différemment selon l'échelle d'appréciation du phénomène : à petite échelle, les compétitions d'exploitation et d'interférence entretenues avec les autres espèces pour les ressources, permettent l'implantation de *W. auropunctata* alors qu'à l'échelle de l'écosystème, ce sont les conditions du milieu qui permettent sa progression.

En tout cas, les variations saisonnières et les différences entre habitats (composition végétale et phénologie) doivent être impliquées pour expliquer les variations. La compréhension du fonctionnement des écosystèmes passe par l'intégration de nombreux paramètres. Notre approche globale ne permet pas d'appréhender les mécanismes précis de l'invasion. Il y a sans doute interactions entre des processus différents comme le montrent la réponse variable de certains groupes taxinomiques (araignées, Formicidae...). Une approche plus analytique des données recueillies reste à entreprendre. Elle suppose d'approfondir l'échantillonnage en augmentant les sites de prélèvement mais aussi une analyse plus fine des composantes de la diversité en se focalisant sur des groupes précis (niveaux taxinomiques du genre ou de l'espèce). Un suivi à plus long terme des milieux s'impose également pour mieux caractériser et préciser les processus, notamment l'équilibre entre interactions biotiques et abiotiques pour expliquer l'implantation avec succès de *W. auropunctata*.

L'étude des phénomènes invasifs contribue à la compréhension des processus dynamiques de la biodiversité : rupture/restauration des équilibres biologiques, maintien de ceux-ci. La compréhension de ces phénomènes et de la dynamique des biocénoses est un outil pour la gestion durable des milieux tant naturels qu'anthropiques. Il s'agit de suivre l'évolution des systèmes sous l'influence d'une perturbation, pour éventuellement contrôler le phénomène. Cela permet aussi d'aborder les notions de réhabilitation et de suivi de la recolonisation des milieux dégradés. Notre démarche concerne les écosystèmes natifs, mais le problème de la fourmi électrique concerne aussi les écosystèmes agricoles et para-agricoles. Ceux-ci sont soumis à plus de perturbations, mais hébergent des biocénoses intéressantes notamment en auxiliaires biologiques. La rupture des équilibres de ces biocénoses associées aux activités agricoles à immédiatement des répercussions sur les populations humaines. Il faut disposer d'éléments diagnostiques permettant d'évaluer les communautés. Dans cette perspective, les fourmis et notamment les *tramp species* apparaissent comme de bons indicateurs de l'environnement. Aussi, dans un objectif de conservation et de gestion de l'environnement, une étude approfondie des communautés de

Formicidae est nécessaire pour établir une classification fonctionnelle précise pour en faire des éléments de diagnostic complémentaires, notamment des données de botanique, en définissant des indicateurs de perturbations adaptés au contexte néo-calédoniens.

Au cours de ce travail, nous avons exploré le compartiment épigé de la litière (interface sol/atmosphère) et celui de la canopée. Pour compléter notre étude, il faudrait également explorer le compartiment hypogé. En effet, les pullulations de certains collemboles en présence de l'envahisseur laissent penser à une interférence avec la faune de ce compartiment, sans doute par une action indirecte comme le relâchement de la pression de prédateurs spécifiques de ces organismes. Pour se faire, il faudrait traiter des volumes connus de litière et de franges supérieures du sol par des berlèses ou par sacs de Winkler selon une grille standard afin de pouvoir réaliser des comparaisons inter-habitats et ainsi évaluer les conséquences de l'invasion sur ce compartiment de l'écosystème.

Notre étude montre l'existence de groupes marqueurs et de phénomène globaux à l'échelle de l'écosystème : *W. auropunctata* oriente l'évolution des communautés même si la structure fonctionnelle semble pour le moment relativement conservée, en particulier en forêt sclérophylle. Dans les autres milieux, la forte saisonnalité de ses effectifs réduits son rôle clé de voûte et les perturbations ne s'expriment pas de façon claire à l'exception du compartiment myrmécologique. Il apparaît nécessaire d'explorer une gamme plus vaste de milieux notamment forestiers pour mieux préciser la part de *W. auropunctata* et de l'effet de bordure. Dans cet objectif, il serait intéressant de comparer des forêts denses sur substrat acide (par exemple les pentes du mont Panié) et sur ultrabasique (par exemple aux Monts Koghis), les compositions végétales et les faunes rencontrées dans ces deux cas étant bien contrastées.

Holway (1999) retient, à partir de l'exemple de *Linepithema humile*, trois causes principales de succès pour les *tramp species* : l'unicolonialité, le surplus en hydrocarbures fournis par leurs capacités mutualistes avec les homoptères et l'échappement aux ennemis naturels. Ces trois caractéristiques sont également réunies chez *W. auropunctata*. Il serait intéressant d'explorer l'implication précise de chacune de ces caractéristiques, en particulier par une comparaison intercontinentale des communautés où l'on rencontre *W. auropunctata* afin de mieux dégager les éléments explicatifs du succès envahisseur.

#### ◆ Perspectives de contrôle de l'envahisseur

Comme tout envahisseur, la transplantation en dehors de sa zone d'origine bénéficie à *W. auropunctata*, elle lui offre un avantage compétitif en lui permettant d'échapper à ses parasites, prédateurs et concurrents naturels. Ainsi elle peut exprimer de façon maximale ses capacités d'exploitation du milieu, comme cela a déjà été suggéré pour *S. invicta* et *L. humile* aux États-Unis (Porter *et al.* 1997, Orr et Seike 1998, Holway et Suarez 1999). À l'image de ces 2 fourmis invasives étudiées de façon plus intensive aux États-Unis, la fourmi électrique tend à détourner à ses seules fins les ressources des milieux qu'elle envahit en évinçant les occupants originels.

Il est donc très légitime de s'inquiéter du devenir de la faune hautement endémique mais largement méconnue de l'archipel néo-calédonien. Celle-ci pourrait être très sérieusement mise en péril par la progression de l'envahisseur. La gamme des milieux envahis et les perturbations déjà perçues justifient d'explorer rapidement les mesures curatives envisageables et de promouvoir des mesures de prévention pour limiter sa dissémination dans des fragments ou des habitats naturels encore indemnes.

On trouvera dans les paragraphes suivants quelques pistes de réflexion pour une recherche de contrôle de l'envahisseur.

◆ *Lutte biologique*

Dans son aire d'origine, aucun ennemi naturel ne semble capable de la contrôler complètement à lui seul.

Mais, à l'image de ce qui a été observé chez *S. invicta*, un cortège de parasites et de pathogènes pourraient travailler de concert en complétant la compétition entretenue avec les autres espèces de fourmis présentes dans les communautés de la litière des forêts néotropicales. Aussi l'introduction de certains de ces parasites pourrait permettre de rétablir, dans les zones d'introduction, un équilibre compétitif avec les fourmis natives (qui elles font face à leurs ennemis et à la compétition des autres espèces de fourmis). Cela pourrait permettre de rétablir la balance écologique et ramener les populations d'envahisseur à un niveau supportable, idéalement proche de ce qui s'observe dans la région d'origine.

Actuellement, on ne connaît pas d'exemple de contrôle biologique efficace pour limiter des populations de fourmis. Certains auteurs, comme Johnson (1988) ou Orr et Seike (1998), considèrent qu'un contrôle biologique impliquant la synergie de plusieurs ennemis naturels devraient se révéler très efficaces pour la lutte contre les fourmis, même si cela demande un effort de recherche non négligeable pour découvrir les ennemis naturels.

Cependant à partir des données trouvées dans la bibliographie (en particulier concernant *Solenopsis invicta*), on peut dresser une liste de pistes à explorer pour trouver d'éventuels parasites ou prédateurs de *W. auropunctata* :

➤ **Des Eucharitidae** (Gahan 1940, Johnson 1988, Heraty 1994)

On recense au moins une espèce (*Orasema minutissima*) capable de se développer sur *Wasmannia auropunctata* et *Wasmannia sigmoides*. Mais, en région néotropical, il existe de très nombreuses espèces non décrites (Heraty 1994) qui sont un réservoir potentiel de parasites.

Le genre *Orasema* offre une caractéristique intéressante : il existe des hôtes alternatifs facultatifs (thrips), ce qui permet la survie des parasites dans l'attente de la rencontre d'un hôte adéquat. Cependant, il n'y a apparemment jamais de développement complet de larves sur thrips.

*Limites à l'utilisation des Eucharitidae* : d'une manière générale, leur spécificité parasitaire est inconnue et l'effet de la mortalité induite par ces parasites sur la longévité et la

vitalité des colonies de fourmis hôtes est inconnue, en particulier pour *Orasema minutissima*. En outre, la ponte a lieu dans des tissus végétaux et c'est le premier stade larvaire (*planidium*) qui doit atteindre le couvain de l'espèce cible (étape risquée). Il existe une certaine spécificité pour la plante hôte ou pour au moins un groupe de plantes hôtes. Ce qui pose un problème si elles sont absentes de la région d'introduction ou qui peut poser des problèmes lorsque cette plante hôte est d'intérêt commercial, par les dégâts occasionnés aux feuilles (Heraty 1994). Les Eucharitidae ont de faibles capacités de dispersion (pas vrai pour tous les genres) ce qui pourrait permettre un contrôle localisé (intérêt par rapport aux problèmes de dégâts sur végétaux et à l'éthique d'introduction d'espèces pour réduire les risques inconsidérés d'invasion biologique) mais par contre cela pourrait poser des problèmes pour une lutte à grande échelle. Avant toute utilisation en lutte biologique, il est nécessaire d'identifier la gamme des espèces-hôtes et la gamme des sites de pontes possibles (voir si ces espèces végétales sont représentées dans la zone potentielle d'introduction).

➤ **Des Phoridae**

Dans cette famille de diptères parasites, on signalera principalement le genre *Pseudoacteon* qui apparaît avoir exclusivement des fourmis pour hôte.

La plupart des travaux concernant ces parasitoïdes ont été réalisés chez *S. invicta*. On recense ainsi 18 espèces de Phoridae sur le complexe des fourmis de feu parmi lesquels certaines pourraient constituer des auxiliaires biologiques (Porter 1998b). L'œuf est pondu dans le corps de la fourmi hôte. En fin de 3<sup>ème</sup> stade larvaire, la larve déclenche la décapitation de l'hôte et utilise la tête pour sa pupation (Feener et Brown 1997, Porter 1998a).

Des études menées au Brésil révèlent que la présence de différents *Pseudoacteon sp.*, au voisinage de colonies, provoque une réponse comportementale de défense des ouvrières de *Solenopsis invicta* avec un arrêt du recrutement vers des appâts, de l'entretien du nid voire même une perturbation du vol nuptial (Orr *et al.* 1995, Porter *et al.* 1995b, Porter 1998a). Les stratégies mises en place pour se défendre des attaques des parasitoïdes interfèrent avec les capacités des ouvrières à récolter la nourriture ou à protéger des espèces compétitrices. Cette réponse comportementale de défense réduit la dominance compétitive de *S. invicta* vis-à-vis du reste de la myrmécofaune. La simple présence de parasitoïdes pourrait être suffisante pour altérer la balance entre les espèces en compétition ou les capacités de *S. invicta* à dominer les interactions écologiques locales (Feener 1981, Orr *et al.* 1995, Orr *et al.* 1997). Il est remarquable de noter que les conséquences au niveau des communautés résultent indirectement de la menace de parasitisme plutôt que de sa fréquence. L'influence des parasitoïdes est amplifiée bien au-delà de leur abondance (faible taux de parasitisme 3 % (Orr *et al.* 1995)). Ces diptères apparaissent alors comme des *keystone species* pour les communautés de fourmis (Orr *et al.* 1997). Leur existence permet de mieux comprendre le succès envahisseur de *S. invicta* hors de sa région d'origine (Porter *et al.* 1997).

La spécificité parasitaire des espèces observées sur *Solenopsis* est plutôt stricte et permet d'envisager une lutte biologique (Porter *et al.* 1995a, Feener et Brown 1997, Porter 1998b) : l'orientation des Phoridae vers leurs hôtes se fait par la reconnaissance soit des phéromones de pistes, soit des phéromones d'alarmes. Les phéromones de piste sont très spécifiques (à la différence de celles d'alarmes où les composés impliqués peuvent être partagés par plusieurs espèces). Dans le cadre d'une lutte biologique, l'introduction de Phoridae pourrait être particulièrement efficace aux marges de l'aire d'extension en réduisant leurs capacités compétitives.

Des observations similaires ont été réalisées au Sud du Brésil pour *Linepithema humile* avec des Phoridae du genre *Pseudoacteon* : la présence de ces Phoridae réduit le fourragement et la récolte de ressources par *L. humile*. Cette réponse comportementale de défense réduit la dominance compétitive de *L. humile* vis-à-vis du reste de la myrmécofaune (Orr et Seike 1998).

Dans cette perspective, la présence de Phoridae dans nos échantillons de forêt sclérophylle envahie est à approfondir. Peut-il s'agir d'une espèce spécifique de *W. auropunctata* ?

#### ➤ Des parasites sociaux (Formicidae)

Ils peuvent être responsable de l'affaiblissement des colonies hôtes en détournant les ressources nécessaires à la reproduction de l'hôte. Dans une perspective de lutte biologique, *Solenopsis daguerrei* est notamment étudiée en vue de lutter contre *Solenopsis invicta* et *Solenopsis richteri* (Briano *et al.* 1997, Calcaterra *et al.* 1999). Mais pour l'instant, on ne connaît pas d'exemple de parasite social chez *Wasmannia auropunctata* (Johnson 1988). Peut-être tout simplement faute de les avoir chercher ?

#### ➤ Des nématodes

On recense un certain nombre de nématodes parasites des Formicidae (CSIRO 1991). Dans la littérature, on trouve quelques tentatives d'évaluation de ce parasitisme comme outil de contrôle de populations de fourmis, en particulier contre le groupe des *fire ants* introduites aux États-Unis. Porter *et al.* (1997) signalent l'existence d'au moins 3 espèces de nématodes parasites pour *S. invicta*. Jouvenaz et Martin (1992) ont réalisé des tests de survie de couvain de *S. invicta*, alors que McInnes et Tschinkel (1996) ont quantifié la mermithisation des sexués.

Des évaluations de ces parasites ont également été conduites dans la tribu des *Attini*, voisine de celle des *Blepharidattini* (Kermarrec *et al.* 1990). Ce qui constitue une piste à explorer compte tenu de la proximité phylogénétique du genre *Wasmannia* avec les *Attini* (Schultz et Meier 1995, Wetterer *et al.* 1998b).

➤ **Des strepsiptères**

On recense un certain nombre de parasites de Formicidae dans cette classe d'insectes (Johnson 1988, Insect Australia 1991). Par exemple chez *Solenopsis invicta*, au Brésil, Porter *et al.* (1997) signalent le cas de *Caenocolax fenyesi*. Mais leur potentiel d'agent de contrôle apparaît réduit. En outre, on ne connaît pas de strepsiptères associés à *W. auropunctata*.

➤ **Les entomopathogènes**

❖ *Existence de souches de champignons pathogènes*

Un certain nombre de champignons entomopathogènes ont été identifiés et font l'objet de tentatives de mise au point de méthodes de lutte (Patterson 1994), notamment *Beauvaria bassiana* contre *S. invicta* (Stimac *et al.* 1990 in Patterson 1994). Le parasite *Burenella dimorpha* spécifique de *Solenopsis geminata* a été testé contre *W. auropunctata* sans lui occasionner de problèmes (Jouvenaz et Lofgren 1984).

❖ *Existence de virus*

On recense des virus entomopathogènes de fourmis, qui pourraient notamment être "vectorisés" par certains Eucharitidae (Johnson 1988), mais on manque de données sur leur existence et leur occurrence pour la quasi-totalité des fourmis.

❖ *Existence de bactéries*

Selon Jouvenaz (1990), on connaît quelques bactéries entomopathogènes mais il n'existe pas de travaux évaluant leur capacité à contrôler des populations.

❖ *Existence de Protozoaires*

Plusieurs espèces de Microsporidies du genre *Thelonia sp.* sont testées contre *S. invicta* et *S. richteri* (Jouvenaz 1990, Patterson 1994, Briano *et al.* 1995, 1997, Briano et Williams 1997).

➤ **Stimuler la compétition avec d'autres fourmis, en particulier avec des *tramp species***

A l'image du remplacement compétitif entre *Linepithema humile* et *Pheidole megacephala* aux Bermudes (Haskins et Haskins 1965, 1988, Fluker et Bearsdley 1970, Liberburg *et al.* 1975) et aussi à Hawaii (Cole *et al.* 1992, Wetterer *et al.* 1998) ou même sur l'île de Madère (Stoll 1898), il peut être possible de favoriser des espèces compétitrices. Par exemple au Costa Rica Tennant (1994) et Alonso (1998) signalent la présence de 2 *Pheidole sp.* (dont *P. annectans*) capables de contenir *W. auropunctata* en forêt primaire (par la mise en jeu d'un recrutement de masse qui serait plus performant). Ces observations ouvrent des perspectives pour la recherche de compétiteurs efficaces. En Nouvelle-Calédonie, on compte 9 espèces de *Pheidole* dont 5 endémiques et 1 introduite (annexe 1).

Promouvoir certaines de ces espèces pourraient offrir une solution pour bloquer ou au moins ralentir la progression de l'envahisseur, même si aujourd'hui, seule

*Pheidole megacephala* semble pouvoir offrir des caractéristiques intéressantes. En effet, si 3 espèces de *Pheidole* natives ont été observées dans notre étude, aucune ne semble capable de résister à l'envahisseur (voir chapitre 3). En tout cas, des observations ponctuelles laissent présager d'une compétition entre *W. auropunctata* par *P. megacephala*, avec un possible remplacement de l'une par l'autre : à Païta (contreforts du Mont Mou, propriété Hannecart), nous avons pu observer dans une savane à niaoulis couvrant les 2 versants d'une colline, dont chaque versant était dominé par l'une des espèces (statu quo entre les 2 myrmicines le long d'un front). Cette association négative (exclusion) entre *W. auropunctata* et *P. megacephala* a été établie dans les habitations au Brésil par Delabie *et al.* (1995). En Nouvelle-Calédonie, on signale des initiatives individuelles ponctuelles de déplacement de colonies de *Pheidole megacephala* pour lutter avec un certain succès contre *Wasmannia auropunctata* (Mont Dore, La Foa (Olthus comm. pers.) ou dans le district de Rô sur l'île de Maré (Corniaux comm. pers.).

Cependant, ce type de lutte n'est envisageable que pour les milieux anthropiques, car *Pheidole megacephala* est également une *tramp species*. Elle présente des sociétés hautement polygynes et unicoloniales en Nouvelle-Calédonie, mais elle offre l'avantage de ne pas piquer. Néanmoins, la plus grande prudence est à adopter, car si elle ne semble pas s'introduire en milieu natif en Nouvelle-Calédonie, il existe des indices inquiétants en provenance d'Australie tropicale indiquant une capacité à s'implanter dans des milieux natifs (Hetterick 1997, Reichel et Andersen 1996, Hoffmann *et al.* 1999).

#### ◆ *Lutte chimique*

Deux types de méthodes peuvent être envisagés :

##### ➤ *Insecticides de contact*

Une série importante de molécules ont une action dépressive sur les populations de *W. auropunctata* (Nickerson 1983). Mais, on se trouve confronté à un problème de coût et de spécificité (spectre large des molécules de contact, difficilement applicable dans des conditions naturelles). En outre, ce type de produit implique pour être efficace le traitement individuel des fourmilières. L'absence de structure identifiable de nidification chez *W. auropunctata* réduit l'intérêt de tels traitements. De plus il s'agit d'une méthode lourde car elle suppose un épandage à grande échelle, ce qui peut poser des problèmes pour l'environnement.

##### ➤ *Appâts empoisonnés*

Deux types de matières actives peuvent être utilisées : les poisons stomacaux et les analogues d'hormones de croissance.

Cependant, il est difficile de trouver des molécules adaptées à la lutte contre les fourmis. Ainsi contre la fourmi de feu (*S. invicta*) plus de 7100 composés ont été testés alors que seulement 6 molécules ont donné lieu à des utilisations commerciales (Collins et

Callcott 1998). Ces molécules développées contre la fourmi de feu sont susceptibles d'être utilisées pour lutter contre *W. auropunctata* (voir liste dans Williams 1994).

Par rapport aux poisons stomacaux, les analogues de l'hormone de croissance sont plus spécifiques, mais ils n'affectent que les reines et le couvain. Ils agissent donc plus lentement que les poisons stomacaux. Mais ces derniers ont comme inconvénient d'être parfois trop rapide et de ne détruire que les fourrageurs sans détruire le potentiel reproductif des colonies.

On trouve principalement 2 analogues de l'hormone de croissance : le Methoprène et le Fenoxycarb. Ces 2 molécules ont été testées sur *W. auropunctata* au laboratoire et dans la nature au moins pour le méthoprène (Ulloa-Chacon 1990, Ulloa et Chérix 1990b, 1994, Williams et Whelan 1992). Le fenoxycarb a été abandonné car il existe un effet répulsif vis-à-vis de *W. auropunctata* (Williams et Whelan 1992). Des résultats encourageant ont été obtenus aux Galapagos avec cette dernière molécule (Ulloa Chacon et Chérix 1994).

Pour améliorer l'efficacité des produits insecticides, notamment pour les utiliser dans la nature, il faut travailler la spécificité attractive des appâts. Il s'agit d'améliorer l'appétence de la substance empoisonnée vis-à-vis de l'espèce cible : il faut que les appâts utilisés soient le plus attractif possible pour la cible, qui compte tenu de la dominance l'exploitera, diminuant les risques de toucher le reste de la faune (Krushelnyky et Reimer 1998). Pour la lutte contre *W. auropunctata*, on peut se référer aux travaux de Williams et Whelan (1992). Des travaux récents menés dans un parc naturel à Hawaii contre *Linepithema humile* (Krushelnyky et Reimer 1998) ouvrent des perspectives pour mener des essais contre *W. auropunctata* en conditions naturelles.

L'utilisation d'appâts empoisonnés n'est envisageable en milieu naturel qu'à l'occasion de campagnes ponctuelles d'éradication, comme par exemple la préservation de sites riches en faune ou d'espèces menacées, voire pour le traitement d'infestation en phase de démarrage (quand le foyer d'invasion est limité et que l'on peut le circonscire). On trouve dans la littérature quelques exemples : élimination de *W. auropunctata* avec des appâts à base d'Hydromethylon sur de l'île de Santa Fe aux Galapagos (Abedabbro 1994), éradication de *Solenopsis xyloni* et *Linepithema humile* en Californie pour préserver des populations de sternes qui nichent au sol avec des appâts granuleux d'hydramethylon (Hooper *et al.* 1998), lutte dans un parc naturel contre *L. humile* à Hawaii (Krushelnyky et Reimer 1998). Dans cette dernière étude, les appâts utilisés (dose faible et aspect de la présentation) réduisent les chances de contact entre les oiseaux à protéger et l'insecticide. De plus, cette matière active se dégrade rapidement à la lumière solaire, ce qui permet de réduire encore les temps d'exposition et les risques pour les animaux à protéger.

Dans le but de réduire les dommages au reste de la faune, des molécules qui agissent à très faibles doses (en particulier le Fipronil), associées à des appâts spécifiques sont actuellement testées pour cibler au mieux l'élimination (Collins et Callcott 1998).

◆ Lutte "Physique"

Les observations réalisées dans le domaine sclérophylle à propos de barrières à la progression de l'envahisseur (voir chapitre 4) permettent d'envisager des méthodes de préventions. On pourrait mettre en place des "corridors inhospitaliers" (zones dénudées, sans couvert végétal) autour de biotopes fragiles à conserver, pour empêcher la progression de *W. auropunctata*, à l'image des "corridors de brûlis" utilisés contre la propagation de l'achatine (*Achatina fullica*) autour des cultures vivrières (Chazeau comm. pers.).

La restauration d'écosystèmes natifs (forêt dense) pourrait également être envisagée comme frein à l'envahissement, avec la mise en place de conditions moins favorables que les zones de maquis par exemple. Cependant cela suppose un important effort de recherche en amont sur la restauration des habitats.

Des mesures de lutte "physiques" en zones cultivées (arboriculture, caféiculture...) peuvent également être envisagées : retrait des pierres et du bois mort (sites potentiels de nidification), coupe de la végétation et feu contrôlé (sites de nidification et de maintien de cochenilles mutualistes)... De telles mesures pourraient être un complément à des campagnes ponctuelles d'éradication (avec des insecticides de contact ou appâts empoisonnés) en créant des conditions non favorables au ré-établissement et au maintien de l'envahisseur, comme dans le cas de la campagne d'éradication de *W. auropunctata* sur l'île de Santa Fe aux Galapagos (Abedabbro 1994). Bien sûr cela ne peut être envisagé que sur des zones parfaitement circonscrites et de petites tailles, compte tenu de la lourdeur du "traitement physique".

De telles mesures de lutte supposent de connaître de façon précise les préférences de l'envahisseur en matière de micro-habitats et de conditions micro-climatiques : il faut être capable de connaître la gamme des milieux susceptibles d'être envahis ainsi que les conditions qui lui sont vraiment défavorables. Toutes ces pistes de lutte restent à explorer en complément d'études sur les mécanismes proximaux expliquant le succès de l'envahisseur tant en Nouvelle-Calédonie qu'en région néotropicale.

Au bout du compte, toutes ces observations soulignent la nécessité de mener des études dans sa région d'origine pour établir la façon dont cette petite myrmicine interagit avec les composantes biotiques et abiotiques des habitats. La comparaison avec les zones d'introduction permettrait de mieux comprendre les facteurs impliqués dans son succès colonisateur. Cette comparaison intercontinentale serait sans doute fructueuse comme le montre les travaux récents concernant *S. invicta* (Porter *et al.* 1997) et *L. humile* (Orr et Seike 1998, Holway et Suarez 1999) tant dans la recherche des ennemis potentiels que dans la recherche des mécanismes en cause dans l'invasion, notamment comportementaux. L'agressivité intraspécifique réduite associé au relâchement des ennemis permet de développer l'unicolonialité donc une domination plus importante des milieux, donc augmentant les chances de rencontre et de mixage des populations de l'envahisseur...

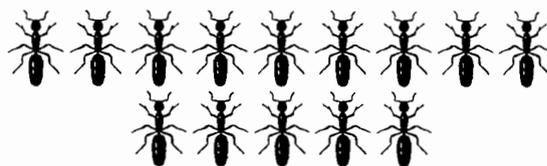
Le suivi à long terme des processus en cours et de l'évolution future des écosystèmes envahis est également à entreprendre, si possible avec une échelle d'évaluation

plus fine pour mieux appréhender les phénomènes de déplacement, remplacement-exclusion de groupes taxinomiques, tout en multipliant les sites observés. Le suivi de la dynamique de l'envahisseur sur une période longue pourrait permettre de préciser l'existence de phénomène d'indigénisation, et dans ce cas de mieux comprendre la nature de ce phénomène. De plus, un suivi à long terme devrait permettre de mieux caractériser les conséquences de l'arrivée massive de l'envahisseur sur le reste de la faune. En effet, il est probable que les processus en cours soit plus lents que dans le cas de la communauté des fourmis, qui correspond à la guildes où s'intègre *W. auropunctata* et qui donc subit immédiatement l'effet de son établissement.

Dans cette perspective, un travail sur les fronts de progression (la progression par bouturage permet d'avoir des fronts discrets dans l'espace : en quelques dizaines de mètres, on passe d'une abondance importante d'envahisseur à aucun individu (Clark *et al.* 1982, Jourdan obs. pers.) est à entreprendre. Ce travail à petite échelle, en utilisant des appâts dans différents contextes, nous permettrait de déterminer les paramètres abiotiques nécessaires tout en explorant la nature des interactions entretenues avec la faune native et d'estimer la dominance comportementale (vérifier les hypothèses de Davidson 1998, Holway 1999, Holway et Suarez 1999 sur la capacité à la monopolisation des ressources par les *tramp species* et le renforcement de l'unicolonialité dans les zones d'invasion). La comparaison précise avec ce qui s'observe dans le succès colonisateur de *S. invicta*, *P. megacephala*, *L. humile* mais aussi *Monomorium pharaonis* et *Anoplolepis gracilipes* pourrait également permettre d'asseoir une définition fonctionnelle des *tramp species* en contribuant à la compréhension des forces évolutives en jeu.

Pour clore ce chapitre, on rappellera les propos de Brown (1989) : « *le processus de banalisation des faunes et des flores est amorcé depuis plusieurs siècles, mais il s'accélère aujourd'hui avec l'accroissement des échanges entre les différentes zones de la planète, associé à une destruction de l'environnement sous la pression croissante des besoins humains* ».

Comprendre les processus dynamiques de la biodiversité et des écosystèmes perturbés est, dans ce contexte, une priorité. Les caractéristiques biologiques et écologiques spécifiques des insectes sociaux offrent un renouvellement de l'approche du phénomène invasif (Moller 1996), notamment pour la compréhension du maintien des communautés et la prédiction des invasions, et plus particulièrement, dans le cas d'une espèce unicoloniale telle que *W. auropunctata*. En effet, l'existence de limites discrètes est un avantage pour explorer les mécanismes permettant la progression de l'envahisseur. Dans une perspective plus vaste, cela pourrait permettre de mieux cerner la dynamique des phénomènes d'invasion biologique et de développer des outils de prévision, dans une perspective de conservation des habitats.





# REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abedrabbo, S.**, 1994. Control of the little fire ant *Wasmannia auropunctata*, on Santa Fe Island in the Galapagos Islands. In : "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species", Williams, D.F (Ed.), Westview Press, Boulder : 219-227.
- Abensperg-Traun, M., Smith, G.T., Arnold, G.W., Steven, D.E.**, 1996. The effects of habitat fragmentation and livestock-grazing on animal communities in remnants of gimlet Eucalyptus salubris woodland in the Western Australian wheatbelt. 1. Arthropods. *Journal of Applied Ecology* 33 (6) : 1281-1301.
- Abensperg-Traun, M., Steven, D.**, 1995. The effects of pitfall trap diameter on ant species richness (Hymenoptera : Formicidae) and species composition of the catch in a semi-arid eucalypt woodland. *Australian Journal of Ecology* 20 : 282-287.
- Adam, P.**, 1992. Australian rainforests. *Oxford Biogeography series, Oxford University Press, Oxford* 6 : 308 pp.
- Adams, J.**, 1985. The definition and interpretation of guild structure in ecological communities. *Journal of Animal Ecology* 54 : 43-59.
- Adis, J.**, 1979. Problems of interpreting arthropods sampling with pitfall traps. *Zoologische Anzeiger* 202 (3/4) : 177-184.
- Adis, J., Lubin, Y.D., Montgomery, G.G.**, 1984. Arthropods from the canopy of inundated and terra firme forests near Manaus, Brazil, with critical considerations on the pyrethrum-fogging technique. *Studies on neotropical faunas and environment* 19 (4) : 223-236.
- Adler, G.H., Austin, C.C., Dudley, R.**, 1995. Dispersal and speciation of skinks among archipelagos in the tropical Pacific Ocean. *Evolutionary Ecology* 9 (5) : 529-541.
- Aho, T., Kuitunen, M., Suhonen, J., Jantti, A., Hakkari, T.**, 1997. Behavioral responses of eurasian treecreepers, *Certhia familiaris*, to competition with ants. *Animal Behaviour* 54 (11) : 1283-1290.
- Aho, T., Kuitunen, M., Suhonen, J., Jantti, A., Hakkari, T.**, 1999. – Reproductive success of eurasian treecreepers, *Certhia familiaris*, lower in

- territories with wood ants. *Ecology* 80 (3) :
- Allen, C.R., Demarais, S., Lutz, R. S.**, 1994. Red imported fire ant impact on wildlife: an overview. *The Texas Journal of Science* 46 (1) : 51-59.
- Allen, C.R., Lutz, R.S., Demarais, S.**, 1995. Red imported fire ant impacts on northern bobwhite populations. *Ecological Application* 5 : 632-638.
- Allen, C.R., Demarais, S., Lutz, R.S.**, 1997. Effects of red imported fire ants on recruitment of white-tailed deer fawns. *Journal of Wildlife Management* 61 (3) : 911-916.
- Alonso, L.E.**, 1998. Spatial and temporal variation in the ant occupants of a facultative ant-plant. *Biotropica* 30 (2) : 201-213.
- Andersen, A.N.**, 1986. Diversity, seasonality and community organization of ants at adjacent heath and woodland sites in south-eastern Australia. *Australian Journal of Zoology* 34 : 53-64.
- Andersen, A.N.**, 1990. The use of ant communities to evaluate change in australian terrestrial ecosystems: a review and recipe. *Proceedings of Ecological Society of Australia* 16 : 347-357.
- Andersen, A.N.**, 1991a. Parallels between ants and plants : implications for community ecology. In : "Ant-Plant Interactions", Huxley, C.R., Cutler, D.F. (eds), Oxford University Press, Oxford : 539-557.
- Andersen, A.N.**, 1991b. Sampling communities of ground-foraging ants: pitfall catches compared with quadrat counts in an australian tropical savanna. *Australian Journal of Ecology* 16 : 273-279.
- Andersen, A.N.**, 1991c. Responses of ground-foraging ant communities to three experimental fire regimes in a savanna forest of Tropical Australia. *Biotropica* 23 (4b) : 575-585.
- Andersen, A.N.**, 1992a. The rainforest ant fauna of the northern Kimberley region of western australia (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Australian entomological Society* 40 : 187-192.
- Andersen, A.N.**, 1992b. Regulation of "momentary" diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of australian seasonal tropics. *The American Naturalist* 140 (3) : 401-420.
- Andersen, A.N.**, 1992c. Canopy ant communities in the semi-arid mallee region of North-western Victoria. *Australian Journal of Zoology* 40 : 205-214.
- Andersen, A.N.**, 1993. Ants as indicators of restoration success at a uranium mine in tropical Australia. *Restoration ecology* : 156-167.
- 998-1007.
- Andersen, A.N.**, 1995a. A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography* 22 (1) : 15-29.
- Andersen, A.N.**, 1995b. Measuring more of biodiversity: genus richness as a surrogate for species richness in australian ant faunas. *Biological Conservation* 73 : 39-43.
- Andersen, A.N.**, 1997a. Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography* 24 : 433-460.
- Andersen, A.N.**, 1997b. Using ants as bioindicators: multiscale issues in ant community ecology. *Conservation Ecology* 1 (1) : 8 pp.
- Andersen, A.N., Patel, A.D.**, 1994. Meat ants as dominant members of Australian ant communities: an experimental test of their influence on the foraging success and forager abundance of other species. *Oecologia* 98 : 15-24.
- Andersen, A.N., Reichel, H.**, 1994. The ant (Hymenoptera: Formicidae) fauna of Holmes jungle, a rainforest patch in the seasonal tropics of Australia's Northern territory. *Journal of Australian entomological Society* 33 : 153-158.
- Andersen, A.N., Sparling, G.P.**, 1997. Ants as indicators of restoration success: Relationship with soil microbial biomass in the Australian seasonal tropics. *Restoration Ecology* 5 (2) : 109-114.
- Anderson, S.**, 1994. Area and endemism. *The Quarterly Review of Biology* 69 (4) : 451-471.
- André, E.**, 1889. Hyménoptères nouveaux appartenant au groupe des Formicides. *Revue d'Entomologie* 8 : 217-231.
- Anonyme**, 1979. Solving problems in the Toronto Zoo. *Pest Control Technology* 7 (10) : 14-15.
- Anonyme**, 1981a. Planche n° 10 : types de temps et cyclones. In : "Atlas de Nouvelle-Calédonie et dépendances", ORSTOM, Paris.
- Anonyme**, 1981b. Planche n° 11 : Eléments généraux du climat. In : "Atlas de Nouvelle-Calédonie et dépendances", ORSTOM, Paris.
- Ashton, P.J., Mitchell, D.S.**, 1989. Aquatic plants: patterns and modes of invasion, attributes of invading species and assessment of control programmes. In : "Biological invasions: A global perspective", Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, K.J., Rejmanek, M., Williamson, M. (Eds), John Wiley & Sons, Chichester : 111-154.

- Atkinson, I.A.E.**, 1977. A reassessment of factors, particularly *Rattus rattus* L., that influenced the decline of endemic forest birds in the Hawaiian islands. *Pacific Science* 31 (2) : 109-133.
- Atkinson, I.A.E., Cameron, E.K.**, 1993. Human influence on the terrestrial biota and biotic communities of New Zealand. *Trends in Ecology and Evolution* 8 (12) : 447-451.
- Ayre, G.L.**, 1977. Exotic ants in Winnipeg Canada. *Manitoba Entomologist* 11 : 41-44.
- Balouet, J.C.**, 1987. Extinctions des vertébrés terrestres de Nouvelle-Calédonie. *Memoires de la société géologique de France N.S.* (150) : 177-183.
- Balouet, J.C.**, 1991. The fossil vertebrate record of New Caledonia. In : "Vertebrate paleontology of Australasia", *Vickers-Rich, P., Monaghan, J.M., Baird, R.F., Rich, T.H. (Eds), Pioneer Design Studio and Monash University Publications, Melbourne* : 1383-1409.
- Balouet, J.C., Olson, S.L.**, 1989. Fossil birds from the late quaternary deposits in New Caledonia. *Smithsonian Contributions to Zoology* 469 : 1-38.
- Barbault, R.**, 1992. Ecologie des peuplements: structure, dynamique et évolution. *Masson, Paris* : 273 pp.
- Barber, E.R.**, 1916. The Argentine ant: distribution and control in the United States. *Bulletin U.S.D.A.* 377 : 1-23.
- Baroni Urbani, C.**, 1974. Compétition et association dans les biocénoses de fourmis insulaires. *Revue Suisse de Zoologie* 81 (1) : 103-135.
- Baroni Urbani, C., Bolton, B., Ward, P.S.**, 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 17 : 301-329.
- Baroni Urbani, C., de Andrale, M.L.**, 1993. *Perissomyrmex monticola* n.sp., from Bhutan: the first natural record for a presumed neotropical genus with discussion of its taxonomic status. *Tropical Zoology* 6 : 89-95.
- Barr, K., Moller, H., Christmas, E., Lyver, P., Beggs, J.**, 1996. Impacts of introduced common wasps (*Vespula vulgaris*) on experimentally placed mealworms in a New-Zealand beech forest. *Oecologia* 105 : 266-270.
- Barrau, J.**, 1956. L'agriculture vivrière autochtone de la Nouvelle-Calédonie. *Commission du Pacifique Sud, Nouméa*, 153 pp.
- Barrau, J.**, 1966. Jardins botaniques et d'essais aux îles françaises de la Mer du Sud. *Cahiers du Pacifique* 9 : 15-27.
- Barrau, J., Devambe, L.**, 1957. Quelques résultats inattendus de l'acclimatation en Nouvelle-Calédonie. *Terre et Vie* 4 : 324-335.
- Basset, Y.**, 1991. The taxonomic composition of the arthropod fauna associated with an australian rainforest tree. *Australian Journal of Zoology* 39 : 171-190.
- Basset, Y., Arthington, A.H.**, 1992. The arthropod community of an australian rainforest tree: abundance of component taxa, species richness and guild structure. *Australian Journal of Ecology* 17 : 89-98.
- Bauer, A.**, 1988. Reptiles and the biogeographic interpretation of New Caledonia. *Tuatara* 30 : 39-50.
- Bauer, A.M., Devaney, K.E.**, 1987. Comparative aspects of diet and habitat in some New Caledonian lizards. *Amphibia-Reptilia* 8 : 349-364.
- Bauer, A.M., Sadlier, R.**, 1992. The use of mouse glue traps to capture lizards. *Herpetological review* 23 (4) : 112-113.
- Bauer, A.M., Sadlier, R.**, 1993. Systematics, biogeography and conservation of the lizards of New Caledonia. *Biodiversity Letters* 1 : 107-122.
- Bauer, A.M., Sadlier, R.**, 1994. The terrestrial herpetofauna of the Ile des Pins, New Caledonia. *Pacific Science* 48 (4) : 353-366.
- Bauer, A.M., Vindum, J.V.**, 1990. A checklist and key to the herpetofauna of New Caledonia, with remarks on biogeography. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 47 (2) : 17-45.
- Bauer, A.M., Whitaker, A.H., Sadlier, R.A.**, 1998. Two new species in the genus *Bavayia* (Reptilia: Squamata: Diplodactylidae) from New Caledonia, southwest Pacific. *Pacific Science* 52 (4) : 342-355.
- Beccaloni, G.W., Gaston, K.J.**, 1995. - Predicting the species richness of neotropical forest butterflies: Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) as indicators. *Biological Conservation* 71 : 77-86.
- Beggs, J.R., Toft, R.J., Malham, J.P., Rees, J.S., Tilley, J.A.V., Moller, H., Alspach, P.**, 1998. The difficulty of reducing introduced wasp (*Vespula vulgaris*) populations for conservation gains. *New Zealand Journal of Ecology* 22 (1) : 55-63.
- Belwood, P.S.**, 1989. The colonization of the Pacific: some current hypotheses. In : "Colonization of the Pacific: a genetic trail", *Hill, A., Serjentson, S. (Eds), Oxford Science Publication, Research Monographs on human Population Biology* 7 : 1-59.
- Benois, A.**, 1973. Incidences des facteurs écologiques sur le cycle annuel et l'activité saisonnière de la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (Hymenoptera, Formicidae) dans la région d'Antibes. *Insectes Sociaux* 20 : 267-296.

- Bequaert, J.**, 1922. The predaceous enemies of ants. *Bulletin American Museum of Natural History* 45 : 271-331.
- Berkelhamer R. C.**, 1984. An electrophoretic analysis of queen number in three species of Dolichoderine ants. *Insectes Soc.* 31 : 132-141.
- Berkman, P.A., Haltuch, M.A., Tichich, E., Garton, D.W., Kennedy, G.W., Gannon, J.E., Mackey, S.D., Fuller, J.A., Liebenthal, D.L.**, 1998. Zebra mussels invade lake Erie muds. *Nature* 393 : 27-28.
- Bernard, F.**, 1951. Super-famille des Formicoidea. in "Traité de Zoologie", Grassé, P.P. (ed.), Masson, Paris T.10, fasc. 2 : 997-1119.
- Bigot, L.**, 1985. Contribution à l'étude des peuplements littoraux et côtiers de la Nouvelle-Calédonie (Grande Terre, île des Pins) et d'une île Loyauté (Ouvéa) : première inventaire entomologique. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* 28 (2) : 113-123.
- Blaize, S., Lacoste, D.**, 1995. Atlas climatique de la Nouvelle-Calédonie. E. Pesin (Ed.), Météo-France, Nouméa : 104 pp.
- Blondel, J.**, 1995. Biogéographie : approche écologique et évolutive. Masson Ed., Paris : 297 pp.
- Blondel, J.**, 1997. Les adaptations du vivant. In : "Iles. Vivre entre ciel et mer", Vigne J.D. (Ed.), Editions Nathan et Museum national d'histoire Naturelles, Paris : 54-72.
- Boecklen, W.J.**, 1997. Nestedness, biogeographic theory and design of nature reserves. *Oecologia* 112 : 123-142.
- Boinski, S., Fowler, N.L.**, 1989. Seasonal patterns in a tropical lowland forest. *Biotropica* 21 (3) : 223-233.
- Bolton, B.**, 1973. The ant genera of West Africa: a synonymic synopsis with keys. *Bulletin of British Museum national History (Entomology series)* 28 : 283-369.
- Bolton, B.**, 1994. Identification guide to ant genera of the World. *Harvard University Press, Cambridge, USA* : 223 pp.
- Bolton, B.**, 1995a. A new general catalogue of the ants of the World (Hymenoptera: Formicidae). *Harvard University Press, Cambridge* : 804 pp.
- Bolton, B.**, 1995b. A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 29 : 1037-1056.
- Bond, W.J.**, 1994. Keystone species. In : "Biodiversity and ecosystem function", Schulze, E.D. & Mooney, H.A. (Eds), Springer Verlag, Berlin : 237-254.
- Bond, W.J.**, 1995. Assessing the risk of plant extinction due to pollinator and disperser failure. In : "Extinction rates", Lawton, J.H. et May, R.M. (Eds), Oxford University press, Oxford : 131-146.
- Bond, W., Slingsby, P.**, 1984. Collapse of an ant-plant mutualism: the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous Protaceae. *Ecology* 65 : 1031-1037.
- Boomsma, J.J., Ratnieks, F.L.W.**, 1996. Paternity in eusocial Hymenoptera. *Philosophical Transactions of Royal Society of London [Biol]* 351 : 947-975.
- Boomsma, J.J., Brouwer, A.H., Van Loon, A.J.**, 1990. A new polygynous *Lasius* species (Hymenoptera; Formicidae) from central Europe. II. Allozymatic confirmation of species status and social structure. *Insectes Sociaux* 37 : 363-375.
- Boomsma, J.J., Wright, P.J., Brouwer, A.H.**, 1993. Social structure in the ant *Lasius flavus*: multi-queen nests or multi-nest mounds ? *Ecological Entomology* 18 : 47-53.
- Borgmeier, T.**, 1928. Einige neue Ameisen aus Brasilien. *Zoologische Anzeiger* 75 : 32-39.
- Borsa, P., Gingerich, D.P.**, 1995. Allozyme variation and an estimate of the inbreeding coefficient in the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Bulletin of Entomological Research* 85 (1) : 21-28.
- Bouchet, P., Jaffré, T., Veillon, J.M.**, 1995. Plant extinction in New Caledonia: protection of sclerophyll forests urgently needed. *Biodiversity and Conservation* 4 : 415-428.
- Bourke, A.F.G., Franks, N.R.**, 1995. Social evolution in ants. *Princeton University Press, Princeton* : 529 pp.
- Bourret, D.**, 1981. Planche n° 17 : Ethnobotanique. In : "Atlas de Nouvelle-Calédonie et dépendances", ORSTOM, Paris.
- Bradley, G.A.**, 1972. Transplanting *Formica obscuripes* and *Dolichoderus taschenbergi* (Hymenoptera: Formicidae) colonies in Jack Pine stands of southeastern Manitoba. *Canadian Entomologist* 104 : 245-249.
- Brandao, C.R.F.**, 1991. Adendos ao catalogo abreviado das formigas da regio neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Revista brasileira Entomologia* 35 (2) : 319-412.
- Brandao, C.R.F., Paiva, R.V.S.**, 1994. The Galapagos ant fauna and the attributes of colonizing ant species. In : "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species", Williams, D.F. (Ed.), Westview Press, Boulder : 1-10.
- Bratton, S.P.**, 1975. The effects of the European wild boar (*Sus scrofa*) on grey beech forest in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 56 (6) : 1356-1366.
- Brewer, S.W., Rejmanek, M., Johnstone, E.E., Caro, T.M.**, 1997.

- Top-down control in tropical forests. *Biotropica* 29 (3) : 364-367.
- Briano, J.A., Jouvenaz, D.P., Wojcik, D.S., Cordo, H.A., Patterson, R.S.**, 1995. Protozoan and fungal diseases in *Solenopsis richteri* and *S. quinquecupis* (Hymenoptera: Formicidae) in Buenos Aires Province, Argentina. *Florida Entomologist* 78 (3) : 531-537.
- Briano, J.A., Williams, D.F.**, 1997. Effect of the microsporidium *Thelohania solenopsae* (Microsporidia: Thelohaniidae) on the longevity and survival of *Solenopsis richteri* (Hymenoptera: Formicidae) in the laboratory. *Florida Entomologist* 80 : 366-376.
- Briano, J.A., Calcaterra, L.A., Wojcik, D.P., Williams, D.F., Banks, W.A., Patterson, R.S.**, 1997. Abundance of the parasitic ant *Solenopsis daguerrei* (Hymenoptera: Formicidae) in South America, a potential candidate for the biological control of the red imported fire ant in the United States. *Environmental Entomology* 26 (5) : 1143-1148.
- Brockie, R.E., Loope, L.L., Usher, M., Hamman, O.**, 1988. Biological invasions of island nature reserves. *Biological Conservation* 44 : 9-36.
- Brown, J.H.**, 1989. Patterns, modes and extents of invasions by vertebrates. In : "Biological invasions: A global perspective", Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, K.J., Rejmanek, M., Williamson, M. (Eds), John Wiley & Sons, Chichester : 85-110.
- Brown, W.L.** 1948. A new *Discothyrea* from New Caledonia (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 55 : 38-40.
- Brown, W.L.**, 1954. Some tramp ants of Old World origin collected in tropical Brazil. *Entomological News* 75 : 14-15.
- Brown, W.L.** 1957. Is the genus *Tetramorium* native in North America ? *Breviora* 72 : 1-8.
- Brown, W.L.** 1958. A review of the ants of New Zealand (Hymenoptera). *Acta Hymenopterologica* 1 (1) : 1-50.
- Brown, W.L.** 1973. A comparison of the hylean and Congo-West african rain forest ant fauna. In "Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review", Meggers, B.J., Ayensu, E.S. and Duckworth, W.D. (Eds), Smithsonian Institution Press, Washington : 161-185.
- Brues, C.T., Melander, A.L., Carpenter, F.M.**, 1954. Classification of insects: keys to living and extinct families of insects and to living families of other terrestrial arthropods. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 108 : 1-954.
- Bruhl, C.A., Gunsalam, G., Linsenmair, K.E.**, 1998. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 14 (Part 3) : 285-297.
- Brun, L.O., Chazeau, J.**, 1986. Catalogue des ravageurs d'intérêt agricole de Nouvelle-Calédonie. *ORSTOM, Nouméa, 2<sup>ème</sup> Edition* : 141 pp.
- 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, O.C., Fowler, H.G.**, 1994. Exotic ants and native ant fauna of Brazilian Hospitals. In : "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species", Williams, D.F. (Ed.), Westview Press, Boulder : 191-198.
- Butterfield, J., Luff, M.L., Baines, M., Eyre, M.D.**, 1995. Carabid beetles communities as indicators of conservation potential in upland forests. *Forest Ecology and Management* 79 : 63-77
- Bustos, X., Cherix, D.**, 1998. Contribution à la biologie de *Tapinoma melanocephalum* (Fabricius) (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Colloque Insectes Sociaux* 11 : 95-101.
- Buys, B.**, 1987. Competition for nectar between Argentine ants *Iridomyrmex humilis* and honeybees *Apis mellifera* on black ironbark (*Eucalyptus sideroxylon*). *South African Journal of Zoology* 22 : 173-174.
- Buys, B.**, 1990. Relationships between Argentine ants and honeybees in South Africa. In : "Applied Myrmecology: a World Perspective", Vander Meer, R.K., Jaffe, K., Cedeno, A. (Eds), Westview Press, Boulder : 519-524.
- Byrne, M.M.**, 1994. Ecology of twig-dwelling ants in a wet lowland tropical forest. *Biotropica* 26 (1) : 61-72.
- Cabioch, G.**, 1988. Récifs frangeants de Nouvelle-Calédonie (Pacifique Sud Ouest). Structure interne et influences de l'eustatisme et de la néotectonique. *Publications Université de Provence, Aix en Provence, ORSTOM, Paris* : 341 pp.
- Cabrera, M., Jaffe, K.**, 1994. Ant succession in forests and savanna in tropical South America. In : "Les Insectes Sociaux", 12th Congress of IUSSI, Lenoir, A., Arnold, G. et Lepage, M. (eds), Université Paris-Nord, Villetaneuse : 113.
- Calcaterra, L.A., Briano, J.A., Williams, D.F.**, 1999. Field studies of the parasitic ant *Solenopsis daguerrei* (Hymenoptera: Formicidae) on fire ants in

- Argentina. *Environmental Entomology* 28 (1) : 88-95.
- Callcott, A.M.A., Collins, H.L.**, 1996. Invasion and range expansion of imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in North America from 1918-1995. *Florida Entomologist* 79 (2) : 240-251.
- Camilo, G.R., Philips, S.A. jr.**, 1990. Evolution of ant communities in response to invasion by the fire ant *Solenopsis invicta*. In : "Applied Myrmecology: a world perspective", Vander Meer, R.K., Jaffe, K., Cedeno, A. (Eds.), Westview Press, Boulder : 190-198.
- Carlquist, S.**, 1974. Island Biology. Columbia University Press, New York.
- Carlton, J.T.**, 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Ecological Modeling* 78 (12) : 97-106.
- Chalcraft, D.R., Andrews, R.A.**, 1999. Predation on lizard eggs by ants: species interactions in a variable physical environment. *Oecologia* 119 : 285-292.
- Chapuisat, M., Goudet, J., Keller, L.**, 1997. Microsatellites reveal high population viscosity and limited dispersal in the ant *Formica paralugubris*. *Evolution* 51 : 475-482.
- Chapuisat, M., Keller, L.**, 1997. Les fourmis sont-elles encore en froid avec Darwin ? *La recherche* 297 : 90-93.
- Chardonnet, P.**, 1988. Etude de faisabilité technique et économique de l'élevage du cerf en Nouvelle-Calédonie. Rapport préliminaire : Eléments d'étude économique. IEMVT-CIRAD / ADRAF, Nouméa : 119 pp.
- Chazeau, J.**, 1987. Le psylle du faux mimosa en Asie du Sud Est et dans le Pacifique : état du problème et perspectives de lutte (*Leucena leucocephala* de Wit - *Heterospylla cubana* Crawford). *Revue d'Elevage et de Médecine Vétérinaire de Nouvelle-Calédonie* 9 : 23-27.
- Chazeau, J.**, 1993. Research on new caledonian terrestrial fauna: achievements and prospects. *Biodiversity letters* 1 : 123-129.
- Chazeau, J.**, 1995. Bibliographie indexée de la faune terrestre de la Nouvelle-Calédonie. systématique, écologie et biogéographie. ORSTOM Editions, Paris : 95 pp.
- Chazeau, J.**, 1997. Caractères de la faune de quelques milieux naturels sur sols ultramaïques en Nouvelle-Calédonie. In : "Proceedings of the 2<sup>nd</sup> International Conference on Serpentine Ecology", Jaffré, T., Reeves, R.D., Becquer, T. (Eds), Documents Scientifiques et Techniques, Vol. 3 (2), ORSTOM, Nouméa : 95-106.
- Clark, D. B., Guayasamin, C., Pazmino, O., Donoso, C., Paez de Villacis, Y.**, 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica* 14 (3) : 196-207.
- Chazeau, J., Chevillon, C., Garrigue, C., Jaffré, T., Richer de Forges, B., Veillon, J.M.**, 1994. Biodiversité et conservation en Nouvelle-Calédonie. *Rapport de synthèse Sciences de la Vie, Biodiversité, ORSTOM Nouméa* 1 : 22 pp.
- 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", Rapport CORDET-ORSTOM, Nouméa : 1-23.
- Clark, J.**, 1941. Notes on the Argentine ant and other exotic species introduced in Australia. *Mem. natn Mus. Vict.* 12 : 59-70.
- Clarke, B., Murray, J., Johnson, M.S.**, 1984. The extinction of endemic species by a program of biological control. *Pacific Science* 38 (2) : 97-104.
- Cochereau, P., Potiaroa, T.**, 1994. Caféculture et *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera, Formicidae) en Nouvelle-Calédonie. *Rapport multigr., Orstom, Nouméa* : 20 pp.
- Cohic, F.**, 1950. Activité saisonnière de la faune économique néo-calédonienne. *Revue Française d'Entomologie* 17 (1) : 81-87.
- Cole, F.R., Meideros, A.C., Loope, L.L., Zuehlke, W.W.**, 1992. Effects of the argentine ant on arthropod fauna of hawaiian high elevation shrubland. *Ecology* 73 (4) : 1313-1322.
- Collingwood, C.A., Tigar, B.J., Agosti, D.**, 1997. Introduced ants in the United Arab Emirates. *Journal of Arid Environments* 37 : 505-512.
- Conant, S., Fleischer, R.C., Morin, M.P., Tarr, C.L.**, 1992. When endangered species are aliens: some thoughts on the conservation of rare species. *Pacific Science* 46 (3) : 401-402.
- Cousins, S.H.**, 1991. Species diversity measurement: choosing the right index. *Trends in Ecology and Evolution* 6 (6) : 190-192.
- Cowie, R.H.**, 1992. The impact of Alien species on island ecosystems: extended abstracts of a symposium, 30 may 1991, Honolulu, Hawaii, XVII Pacific Science Congress. *Pacific Science* 46 (3) : 383-404.
- Cowie, R.H.**, 1998. Patterns of introduction of non-indigenous non-marine snails and slugs in the Hawaiian Islands. *Biodiversity and Conservation* 7 (3) : 349-368.
- Cox, P.A.** 1983. Extinction of the Hawaiian avifauna resulted in a change of pollinators

- for the ieie, *Freycinetia arborea*. *Oikos* 41 : 195-199.
- Cox, P.A., Elmquist, T., Pierson, E.D., Rainey, W.E.**, 1991. Flying foxes as strong interactors in South Pacific island ecosystem: a conservation hypothesis. *Conservation Biology* 5 : 448-454.
- Crawley, M.J.**, 1989. Chance and timing in biological invasions. In : "Biological invasions: A global perspective", Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, K.J., Rejmanek, M., Williamson, M. (Eds), John Wiley & Sons, Chichester : 407-424.
- Creighton, W.S.**, 1950. The Ants of North America. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 104 : 1-585.
- Crémière, L., Ehrhart, Y.**, 1990. 30 ans d'introduction d'espèces de pins en Nouvelle-Calédonie. *Bois et Forêts des Tropiques* 223 : 3-23.
- Collins, H.L., Callcott, A.M.A.**, 1998. Fipronil : an ultra-low dose bait toxicant control of the red imported fire ants (Hymenoptera : Formicidae). *Florida Entomologist* 81 (3) : 407-415.
- Cronk, Q.C.B.**, 1997. Islands: Stability, diversity, conservation. *Biodivers Conserv* 6 (3) : 477-493.
- Crook, I.G.**, 1973. The tuatara *Sphenodon punctatus* Gray, on islands with and without populations of the Polynesian rat *Rattus exulans* (Peale). *Proceedings of New Zealand Ecological Society* 20 : 115-120.
- Crosby, A.W.**, 1986. Ecological imperialism: the biological expansion of Europe 900-1900. *Cambridge University Press, Cambridge* : 368 pp.
- Crozier, R.H.**, 1980. Genetical structure of social insect population. in "Evolution of Social Behavior: Hypothesis and Empirical Tests", Markl, H. (ed.), Verlag Chemie, Weinheim : 129-146.
- Crozier, R.H., Pamilo, P.**, 1996. Evolution of social insect colonies: sex allocation and kin selection. *Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, Oxford* : 306 pp.
- CSIRO Division of Entomology (ed.)**, 1991. The insects of Australia. A textbook for students and research workers. *Melbourne University Press, Carlton Vol. 1 & 2* : 1137 pp.
- Cushman, J.H.**, 1995. Ecosystem-level consequences of species additions and deletions on islands. in : "Islands. Biological diversity and ecosystem function", Vitousek, P.M., Loope, L.L. & Adersen, H. (Eds), *Ecological Studies* 115 : 135-147.
- D'Antonio, C.M., Dudley, T.L.**, 1995. Biological invasions as agents of change on islands Versus Mainlands. in : "Islands. Biological diversity and ecosystem function", Vitousek, P.M., Loope, L.L. & Adersen, H. (Eds), *Ecological Studies* 115 : 103-121.
- D'Antonio, C.M., Vitousek, P.M.**, 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23 : 63-68.
- Darwin, C. S.**, 1992. - L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la préservation des races favorisées dans la lutte pour la vie (traduction 1<sup>ème</sup> édition). Flammarion, Paris, 605 pp.
- Davidson, D.W.**, 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of Linnean Society* 61 (2) : 153-181.
- Davidson, D.W.**, 1998. - Resource discovery versus resource domination in ants : a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology* (23) : 484-490.
- De Kock, A.E., Giliomee, J.H.**, 1989. A survey of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr), (Hymenoptera: Formicidae) in South African fynbos. *Journal of entomological Society of South Africa* 52 : 157-164.
- de la Fuente MAS, Marquis RJ**, 1999. The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a Neotropical rainforest tree. *Oecologia* 118 (2) : 192-202.
- de Souza, A.L.B., Delabie, J.H.C., Fowler, H.G.**, 1998. *Wasmannia* spp. (Hym., Formicidae) and insect damages to cocoa in Brazilian farms. *Journal of Applied Entomology - Zeitschrift Fur Angewandte Entomologie* 122 : 339-341.
- Dejean, A., Akoa, A., Djiteo-Lordon, C., Lenoir, A.**, 1994. Mosaic ant territories in an African secondary rain forest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 23 (3) : 275-292.
- Dejean, A., Olmsted, I.**, 1997. Ecological studies on *Aechmea bracteata* (Swartz) (Bromeliaceae). *Journal of Natural History* 31 (9) : 1313-1334.
- Dejean, A., Olmsted, I., Snelling, R.R.**, 1995. Tree-epiphyte-ant relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an Biosphere reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica* 27 (1) : 57-70.
- Delabie, J.H.**, 1990. The ant problems of cocoa farms in Brazil. In : "Applied Myrmecology: a world perspective", Vander Meer, R.K., Jaffe, K., Cedeno, A. (Eds.), Westview Press, Boulder : 555-569.
- Delabie, J.H., Fowler, H.G.**, 1993. Physical and biotic correlates of population fluctuations of dominant soil and litter ant species (Hymenoptera: Formicidae) in

- Brazilian cocoa plantations. *Journal of New York Entomological Society* 101 : 135-140.
- Delabie, J.H.C., da Encarnaçao, A.V.M., Cazorla, I.M.,** 1994. Relations between *Wasmannia auropunctata* and its associated mealybug, *Planococcus citri* in Brazilian cocoa farms. In : "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species", Williams, D.F (Ed.), Westview Press, Boulder : 91-103.
- Delabie, J.H.C., Do Nascimento, I.C., Pacheco, P., Casimiro, A.B.,** 1995. Community structure of house-infesting ants (Hymenoptera: Formicidae) in southern Bahia, Brazil. *Florida Entomologist* 78 (2) : 264-270.
- Delacour, J.,** 1966. Guide des oiseaux de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances. Editions Delachaux et Niestlé, Lausanne.
- Deloumeau, S.,** 1995. Etude des systèmes de production de café de la Grande-terre (Nouvelle-calédonie). *Mémoire fin d'études Ingénieur Agronome, ENSA, Toulouse* : 125 pp.
- Delvare, G., Arbelenc, H.P.,** 1989. Les insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale. Clés pour la reconnaissance des familles. CIRAD-PRIFAS, Montpellier : 302 pp.
- Demedeiros, M.A., Fowler, H.G., Bueno, O.C.,** 1995. Ant (Hym. Formicidae) mosaic stability in Bahian cocoa plantations: Implications for management. *Journal of Applied Entomology* 119 (6) : 411-414.
- Deyrup, M.A.,** 1988. First record of *Epitritus* from North America (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist* 71 (2) : 217-218.
- Deyrup, M.A.,** 1997. Dacetine ants of the Bahamas (Hymenoptera: Formicidae). *Bahamas Journal of Science* : 2-6.
- Deyrup, M., Trager, J.,** 1986. Ants of the Archbold Biological Station, Highlands County, Florida (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist* 69 (1) : 206-228.
- Deyrup, M.A., Carlin, N., Trager, J., Umphrey, G.,** 1988. A review of the ants of the Florida Keys. *Florida Entomologist* 71 (2) : 163-176.
- Deyrup, M.A., Johnson, C., Davis, L.,** 1997. Notes on the ant *Eurhopalothrix floridana*, with a description of the male (Hymenoptera: Formicidae). *Entomological news* 108 (3) : 183-189.
- Di Castri, F.,** 1989. History of biological invasions with special emphasis on the Old world. In : "Biological invasions: A global perspective", Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, K.J., Rejmanek, M., Williamson, M. (Eds), John Wiley & Sons, Chichester : 1-30.
- Dial, R., Roughgarden, J.,** 1995. Experimental removal of insectivores from rain forest canopy: direct and indirect effects. *Ecology* 76 (6) : 1821-1834.
- Diamond, J.,** 1984. Biogeographic mosaics in the Pacific. In : "Biogeography of the tropical Pacific" F.J. Radovsky, P.H. Raven & S.H. Sohmer (eds), Special Publication, 72, Bishop Museum, Honolulu : 1-14.
- Didham, R.K., Lawton, J.H.,** 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31 (1) : 17-30.
- Didham, R.K., Ghazoul, J., Stork, N.E., Davis, A.J.,** 1996. Insects in fragmented forests: A functional approach. *Trends Ecology and Evolution* 11 (6) : 255-260.
- Diniz, J.L.M., Brandao, C.R.F., Yamamoto, C.I.,** 1998b. Biology of *Blepharidatta* ants, the sister group of the Attini: A possible origin of fungus-ant symbiosis. *Naturwissenschaften* 85 : 270-274.
- Dippenaar-Schoeman, A., Jocqué, R.,** 1997. African spiders: an introduction manual. *Plant Protection Research Institute Handbook, 9, ARC/Plant Protection Research Institute, Pretoria* : 392 pp.
- Donisthorpe, J.K.,** 1927a. British ants. Their life-history and classification. 2<sup>nd</sup> edition, George Routledge and sons, Londres : 436 pp.
- Donisthorpe, J.K.,** 1927b. Guests of British ants: their habits and life-histories. 2<sup>nd</sup> edition, George Routledge and sons, Londres : 244 pp.
- Doumenge, F.,** 1966. L'homme dans le Pacifique Sud. *Publications de la Société des Océanistes, Musée de l'Homme, Paris* 19 : 634 pp.
- Dufrene, M., Legendre, P.,** 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67 (3) : 345-366.
- Dukes, J.S., Mooney, H.A.,** 1999. Does global change increase the success of biological invaders ? *Trends in Ecology and Evolution* 14 (4) : 135-139.
- Dunson, W.A., Travis, J.,** 1991. The role of abiotic factors in community organization. *The American Naturalist* 138 (5) : 1067-1091.
- Ehrlich, P.R.,** 1986. Which animal will invade ? In : "Ecology of biological invasions of North America and Hawaii", Mooney, H.A., Drake, J.A. (Eds), Springer Verlag, New York, *Ecological Studies* 58 : 79-95.
- Ehrlich, P.R.,** 1989. Attributes of invaders and the invading processes: Vertebrates. In : "Ecology of biological invasions of North

- America and Hawaii*", Mooney, H.A., Drake, J.A. (Eds), Springer Verlag, New York, *Ecological Studies* 58 : 315-328.
- Ehrlich, P.R.**, 1995. The scale of human enterprise and biodiversity loss. In : "Extinction rates", Lawton, J.H. & May, R.M. (Eds), Oxford University press, Oxford : 214-226.
- Elmqvist, T., Cox, P.A., Rainey, W.E., Pierson, E.D.**, 1992. Restricted pollination on oceanic islands: pollination of *Ceiba pentandra* by flying foxes in Samoa. *Biotropica* 24 (1) : 15-23.
- Elton, C.S.**, 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, Londres : 181 pp.
- Emery, C.**, 1883. Alcune formiche della nuova caledonia. *Bolletino della Società Entomologica Italianna* 15 : 145-151.
- Emery, C.**, 1897. Formiche raccolte nella nuova Guinea. *Annali del Museo civico di Storia Naturale di Genova* 38 : 546-594.
- Emery, C.**, 1914a. Les fourmis de la Nouvelle Calédonie et des Iles Loyalty. In : "Nova caledonica, Zool. I", Sarasin, F., Roux, J. (Eds.), C.W. Kreidels Verlag, Wiesbaden : 393-437.
- Emery, C.**, 1914b. Formiche d'Australia e di Samoa raccolte dal Prof. Silvestri nel 1913. *Bolletino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria, Portici* 8 : 179-186.
- Emlen, J.T.**, 1938. Fire ants attacking California quail chicks. *Condor* 40 : 85-86.
- Erneberg, M.**, 1999. Effects of herbivory and competition on an introduced plant in decline. *Oecologia* 118 : 203-209.
- Ervin, R.T., Tennant, W.T. Jr**, 1990. Red imported fire ants (*Solenopsis invicta*) impact on Texas outdoor recreation. In : "Applied Myrmecology: a world perspective" R.K. Vander Meer, K. Jaffe & A. Cedeno Eds., Westview Press : 504-510.
- Erwin, T.L.**, 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropods species. *Coleopt. Bull.* 36 : 74-75.
- Erwin, T.L.**, 1988. The tropical forest canopy: the heart of biotic diversity. In : "Biodiversity", Wilson, E.O. (Ed.), National Academic Press, Washington : 123-129.
- Erwin, T.L.**, 1989. Canopy arthropod biodiversity: a chronology of sampling techniques and results. *Revue per Entomologia* 32 : 71-77.
- Etesse, L.**, 1976. La ferme-école de Yahoué. *Etudes Mélanésiennes* : 49-59.
- Ewel, J.J.**, 1986. Invasibility: lessons from south Florida. In : "Ecology of Biological invasions of North America and Hawaii", Mooney, H.A. & Drake, J.A. (eds), Springer, New York.
- Fabres, G., Brown, W.L.** 1978. The recent introduction of the pest ant *Wasmannia auropunctata* into New Caledonia. *Journal of Australian entomological Society* 17 : 139-142.
- Feener, D.H. Jr**, 1981. - Competition between ant species : outcomes control by parasitic flies. *Science* 214 : 815-817.
- Feener, D.H. Jr, Brown, B.V.**, 1997. Diptera as parasitoids. *Annual Review Entomology* 42 : 73-97.
- Feener, D.H., Schupp, E.W.**, 1998. Effect of treefall gaps on the patchiness and species richness of Neotropical ant assemblages. *Oecologia* 116 : 191-201.
- Fellers, J.H., Fellers, G.M.**, 1982. Status and distribution of ants in the crater district of Haleakala National Park. *Pacific Science* 36 (3) : 427-437.
- Fernald, H. T.**, 1947. The little fire ant as a house pest. *Journal of Economic Entomology* 40 (1) : 428.
- Ferris, D.K., Killion, M.J., Ferris, K.P., Grant, W.E., Vinson, S.B.**, 1998. Influence of relative abundance of red imported fire ants (*Solenopsis invicta*) on small mammal captures. *Southwestern Naturalist* 43 (1) : 97-100.
- Finnegan, R.J.**, 1975. Introduction of a predacious red wood ant, *Formica lugubris* (Hymenoptera: Formicidae), from Italy to eastern Canada. *Canadian Entomologist* 107 : 1271-1274.
- Fittkau, E.J., Klinge, H.**, 1973. On the biomass and trophic structure of the central amazonian rain forest. *Biotropica* 5 : 2-15.
- Flannery, T.**, 1995. Mammals of the South West Pacific and Moluccan islands. *Australian Museum et Reed Books, Chastwood* : 464 pp.
- Fleetwood, S.C., Teel, P.D., Thompson, G.**, 1984. Impact of imported fire ant on lone star tick mortality in open and canopied pasture habitats of East central Texas. *Southwestern Entomologist* 9 (2) : 158-163.
- Flitters, N. E.**, 1970. Hurricane Beulah. A report in retrospect on the hurricane and its effect on biological processes in the Rio Grande Valley, Texas. *International Journal Biometeorology* 14 : 219-226.
- Folgarait, P.J.**, 1998. - Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning : a review. *Biodiversity and Conservation* 7 : 1221-1244.
- Forel, A.**, 1886. Etudes myrmécologiques en 1886. *Annales de la Société entomologique de Belgique* 10 : 131-215.
- Forel, A.**, 1894. Quelques fourmis de Madagascar, de Nouvelle-Zélande, de Nouvelle-Calédonie, de Queensland et de Perth. *Annales de la société entomologique de Belgique* 38 : 226-237.

- Forel, A.**, 1902a. Fourmis nouvelles d'Australie. *Revue Suisse de Zoologie* 10 : 405-548.
- Forel, A.**, 1902b. Quatres notices myrmécologiques : 2-Fourmis de l'île de Coco. *Annales de la Société entomologique de Belgique* 46 (6) : 170-182.
- Forel, A.**, 1911. Aperçu sur la distribution géographique et la phylogénie des fourmis. *Mémoires du 1er congrès international Entomologie, Bruxelles (1910)* : 81-100.
- Fosberg, F.R.**, 1963. Plant dispersal in the Pacific. In : "*Pacific basin biogeography - a Symposium*", Gressitt, J.L. (ed.), Bishop Museum Press, Honolulu : 273-281.
- Fowler, H.G., Schlindwein, M.N., de Medeiros, M.A.**, 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*", Williams, D.F. (Ed.), Westview Press, Boulder : 151-161.
- Fownes, J.H.**, 1995. Effects of diversity on productivity: quantitative distributions of traits. In : "*Islands. Biological diversity and ecosystem function*", Vitousek, P.M., Loope, L.L. & Adersen, H. (Eds), *Ecological Studies* 115 : 177-186.
- Fox, M.D., Fox, B. J.**, 1982. Evidence for interspecific competition influencing ant species diversity in a regenerating heathland. In : "*Ant plant interactions in Australia*", Buckley, R.C. (Ed.), Dr Junk Publisher, The Hague : 99-110.
- Frank, H., McCoy, E.D.**, 1993. The introduction of insects into Florida. *Florida Entomologist* 76 : 1-53.
- Frankham, R.**, 1996. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology* 10 (6) : 1500-1508.
- Frankham, R.**, 1997. Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity* 78 (3) : 311-327.
- Frith, D., Frith, C.**, 1990. Seasonality of litter invertebrate populations in an australian upland tropical rain forest. *Biotropica* 22 (2) : 181-190.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D.**, 1991. Ecosystèmes : structure, fonctionnement et évolution. *Masson Ed., Paris* : 392 pp.
- Frost, S.W.**, 1964. Insects taken in light traps at the Archbold biological station, Highlands county, florida. *Florida Entomologist* 47 (2) : 129-161.
- Gahan, A.B.**, 1940. A contribution to the knowledge of the Eucharidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Proc. U.S. Natl. Mus.* 88 : 425-458.
- Gargominy, O.**, 1993. Les introductions d'espèces animales et végétales en Nouvelle-Calédonie. *Mémoire fin d'études Ingénieur Agronome, ENSA, Rennes* : 77 pp.
- Gargominy, O., Bouchet, P., Pascal, M., Jaffre, T., Tourneur, J.C.**, 1996. Consequences for biodiversity of plant and animal species introductions in New Caledonia. *Terre et Vie* 51 (4) : 375-402.
- Gaston, K.J.**, 1992. Regional numbers of insect and plant species. *Functional Ecology* 6 : 243-247.
- Gaston, K.J., Williams, P.H.**, 1993. Mapping the world's species - the higher taxon approach. *Biodiversity letters* 1 : 2-8.
- Gaston, K.J., Williams, P.H.**, 1996. Spatial patterns in taxonomic diversity. In : "*Biodiversity. A biology of numbers and difference*", Gaston, K.J. (Ed.), Blackwell Sciences, Oxford : 202-229.
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M., Spicer, J.I.**, 1998. Rapoport's rule: time for an epitaph. *Trends in Evolution and Ecology* 13 (2) : 70-75.
- Gentle, C.B., Duggin, J.A.**, 1997. *Lantana camara* L. invasions in dry rainforest open forest ecotones: The role of disturbances associated with fire and cattle grazing. *Australian Journal of Ecology* 22 (3) : 298-306.
- Gilomee, J.H.**, 1986. - Seed dispersal by ants in the Cape flora threatened by *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera : Formicidae). *Entomologia Generalis* 11 (3/4) : 217-219.
- Gillepsie, R.G., Reimer, N.**, 1993. The effect of alien predatory ants (Hymenoptera: Formicidae) on hawaian endemic spiders (Araneae: Tetragnathidae). *Pacific Science* 47 (1) : 21-33.
- Giuliano, W.M., Allen, C.R., Lutz, R.S., Demarais, S.**, 1996. Effects of red imported fire ants on northern bobwhite chicks. *Journal of Wildlife Management* 60 (2) : 309-313.
- Glancey, B.M., Stringer, C.E., Craig, C.H., Bishop, P.M.**, 1974. - An extraordinary case of polygyny in the red imported fire ant. *Annals of entomological Society of America* 68 (1) : 922.
- Glancey, M. B., Nickerson, J. C. E., Wojcik, D.P., Trager, J., Banks, W. A., Adams, C. T.**, 1987. The increasing incidence of the polygynous form of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) in Florida. *Florida Entomologist* 70 (3) : 400-402.
- Goitia, W., Cerda, H.**, 1998. Hormigas y otros insectos asociados a musaceas y su relacion con *Cosmopolites sordidus* Germar (Coleoptera: Curculionidae). *Agronomia tropical* 48 (2) : 209-224.
- Goombridge, B.**, 1992. Global Biodiversity. Status of the earth's living resources. *Chapman & Hall, Londres* : p.

- Gorode, D.**, 1985. Sous les cendres des conques. Recueil de poèmes. *Nouméa, Les Éditions Populaires, [EDIPOP]* : 130 pp.
- Gotwald, W.H. jr**, 1995. Army ants: the biology of social predation. *Cornell Series in Arthropod biology, Comstock Publishing associates, Ithaca* : 302 pp.
- Goulet, H., Huber, J.T. (eds)**, 1993. Hymenoptera of the World. An identification guide to Families. *Centre for Land and Biological Resources research, Agriculture Canada, Ottawa* : 668 pp.
- Gradwohl, J., Greenberg, R.**, 1982. The effect of a single species of avian predator on the arthropods of aerial leaf litter. *Ecology* 63 (2) : 581-583.
- Grant, S., Moran, V.C.**, 1986. The effects of foraging ants on arboreal insect herbivores in an undisturbed woodland savanna. *Ecological Entomology* 11 : 83-93.
- Graur, D.**, 1985. Gene diversity in Hymenoptera. *Evolution* 39 (1) : 190-199.
- Greenslade, P., Greenslade, P.J.M.**, 1971. The use of baits and preservatives in pitfall traps. *Journal of Australian entomological Society* 10 : 253-260.
- Greenslade, P.J.M.**, 1973. Sampling ants with pitfall traps: digging-in effects. *Insectes Sociaux* 20 : 373-383.
- Greenslade, P.J.M., Greenslade, P.**, 1977. Some effects of vegetation cover and disturbance on a tropical ant fauna. *Insectes Sociaux* 24 : 163-182.
- Gressitt, J.L.**, 1971. Relative faunal disharmony of insects on Pacific islands. In : "Entomological essays to commemorate the retirement of professor K. Yasumatsu", *Hokuryukan Publishing Co, Tokyo* : 15-24.
- Griffiths, J.R.**, 1971. Reconstruction of the South-West Pacific margin of Gondwanaland. *Nature* 234 : 203-207.
- Guilbert, E.**, 1994. Biodiversité des arthropodes de la canopée dans deux forêts primaires en Nouvelle-Calédonie. *Thèse Doctorat, Ecologie Tropicale, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris* : 189 pp.
- Guilbert, E.**, 1998. Studying canopy arthropods in New Caledonia: how to obtain a representative sample. *Journal of Tropical Ecology* 14 (5) : 665-672.
- Guilbert, E., Casevitz-Weulersse, J.**, 1997. Analyse de la myrmécofaune de la canopée des forêts primaires de Nouvelle-Calédonie échantillonnée par fogging. In : "Zoologica Neocaledonica", Vol. 4, *Najt, J. et Matile, L. (eds), Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 171 : 357-368.
- Guilbert, E., Chazeau, J., Bonnet de Larbogne, L.**, 1994. Canopy arthropod diversity of New Caledonian forests sampled by fogging: preliminary results. *Memoirs of the Queensland Museum* 36 (1) : 77-85.
- Hadfield, M.G., Miller, S.E.**, 1992. Aliens predators and decimation of endemic Hawaiian tree snails. *Pacific Science* 46 (3) : 395-396.
- Haemig, P.D.**, 1992. Competition between ants and birds in a Swedish forest. *Oikos* 65 (3) : 479-483.
- Haemig, P.D.**, 1994. Effects of ants on the foraging of birds in spruce trees. *Oecologia* 97 : 35-40.
- Haemig, P.D.**, 1996. Interference from ants alters foraging ecology of great tits. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38 : 25-29.
- Haines, I.H., Haines, J.B.**, 1978a. Colony structure, seasonality and food requirements of the crazy ant *Anoplolepis longipes* (Jerd.) in the Seychelles. *Ecological Entomology* 3 : 109-118.
- Haines, I.H., Haines, J.B.**, 1978b. Pest status of the crazy ant, *Anoplolepis longipes* (Jerdon) (Hymenoptera: Formicidae) in the Seychelles. *Bulletin of Entomological Research* 68 : 627-638.
- Haines, I.H., Haines, J.B., Cherrett, J.M.**, 1994. The impact and control of the crazy ant *Anoplolepis longipes* (Jerd.) in the Seychelles. In : "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species", *Williams, D.F (Ed.), Westview Press, Boulder* : 206-218.
- Hearing, R., Fox, B. J.**, 1987. Short-term coexistence and long-term competitive displacement of two dominant species of Iridomyrmex: the successional response of ants to regenerating habitats. *Journal of Animal Ecology* : 495-508.
- Halliday, R.B.**, 1981. Heterozygosity and genetic distance in sibling species of meat ants (*Iridomyrmex purpureus* group). *Evolution* 35 (2) : 234-242.
- Hamilton, W.D.**, 1964a. The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology* 7 : 1-16.
- Hamilton, W.D.**, 1964b. The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology* 7 : 17-52.
- Hamilton, W.D.**, 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156 : 477-488.
- Hannecart, F., Letocart, Y.**, 1980. Oiseaux de Nouvelle-Calédonie et des Loyauté. Vol. 1. *Ed. Cardinalis, Nouméa* : 150 p.
- Hannecart, F., Letocart, Y.**, 1983. Oiseaux de Nouvelle-Calédonie et des Loyauté. Vol. 2. *Ed. Cardinalis, Nouméa* : 136 pp.
- Hanski, I., Gilpin, M.**, 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of Linnean Society* 42 : 3-16.

- Harada, A.Y., Adis, J.**, 1997. The ant fauna of tree canopies in Central Amazonia: A first assessment. In : "*Canopy Arthropods*", Stork, N.E., Adis, J. and Didham, R.K. (Eds), Chapman et Hall, Londres : 382-400.
- Hawkins, C.P., MacMahon, J.A.**, 1989. Guilds: the multiple meanings of a concept. *Annual Review of Entomology* 34 : 423-451.
- Heer, O.**, 1856. On the house ant of Madeira. *Annals and magazine of Natural history* 2 (17) : 209-224, 322-334.
- Heinze, J.**, 1994. Genetic colony and population structure in the ant *Leptothorax cf canadensis*. *Canadian Journal of Zoology* 72 : 1477-1480.
- Heinze, J.**, 1995. Reproductive skew and genetic relatedness in *Leptothorax* ants. *Proceedings of Royal society of London B* 261 : 375-379.
- Heinze, J., Tsuji, K.**, 1995. Ant reproductive strategies. *Research in Population Ecology* 37 (2) : 135-149.
- Heinze, J., Hölldobler, B., Peeters, C.**, 1994. Conflict and cooperation in ant societies. *Naturwissenschaften* 81 : 489-497.
- Heinze, J., Lipski, N., Hölldobler, B., Bourke, A.F.G.**, 1995. Geographical variation in the social and genetic structure of the ant, *Leptothorax acervorum*. *Zoology* 98 : 127-135.
- Heraty, J.M.**, 1994. Biology and Importance of two Eucharitid parasites of *Wasmannia* and *Solenopsis*. In : "*Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species*", Williams, D.F (Ed.), Westview Press, Boulder : 104-120.
- Herbers, J.M.**, 1993. Ecological determinants of queen number in ants. In : "*Queen number and sociality in insects*", Keller, L. (Ed.), Oxford University Press, Oxford : 262-293.
- Herbers, J.M., Mouser, R.L.**, 1998. - Microsatellite DNA markers reveal details of social structure in forest ant. *Molecular Ecology* 7 : 299-306.
- Heterick, B.**, 1997. The interaction between the coastal brown ant, *Pheidole megacephala* (Fabricius), and other invertebrate fauna of Mt Coot-tha (Brisbane, Australia). *Australian Journal of Ecology* 22 (2) : 218-221.
- Heywood, V.H.**, 1989. Patterns, extents and modes of invasion by terrestrial plants. In : "*Biological invasions: A global perspective*", Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, K.J., Rejmanek, M., Williamson, M. (Eds), John Wiley & Sons, Chichester : 31-60.
- Higgs, A.J., Usher, M.B.**, 1980. Should nature reserves be large or small. *Nature* 285 : 568-569.
- Hilburn, D.J., Marsh, P.M., Schauff, M.E.**, 1990. Hymenoptera of Bermuda. *Florida Entomologist* 73 (1) : 161-176.
- Hoffmann, B.D., Andersen, A.N., Hill, G.J.**, 1999. Impact of an introduced ant on native rain forest invertebrates: Pheidole megacephala in moonsonal Australia. *Oecologia* 120 : 595-604.
- Hogue, C.L., Miller, S.E.**, 1981. Entomofauna of Cocos Islands, Costa Rica. *Atoll Research* 250 : 1-29.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O.**, 1990. The ants. *Springer-Verlag, Berlin* : 732 pp.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O.**, 1994. Journey to the ants. *Harvard University Press, Cambridge, USA* : 238 pp.
- Holloway, J.D.**, 1993. Lepidoptera in New Caledonia: diversity and endemism in a plant-feeding insect group. *Biodiversity letters* 1 : 92-101.
- Holloway, J.D., Peters, J.V.**, 1976. The butterflies of New Caledonia and the Loyalty islands. *Journal of natural History* 10 : 273-318.
- Holtcamp, W.N., Grant, W.E., Vinson, S.B.**, 1997. Patch use under predation hazard: Effect of the red imported fire ant on deer mouse foraging behavior. *Ecology* 78 (1) : 308-317.
- Holway, D.A.**, 1998a. Factors governing rate of invasion: a natural experiment using Argentine ants. *Oecologia* 115 : 206-212.
- Holway, D.A.**, 1998b. Effect of Argentina ant invasions on ground-dwelling arthropods in northern California riparian woodlands. *Oecologia* 116 : 252-258.
- Holway, D.A.**, 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology* 80 (1) : 238-251.
- Holway, D.A., Suarez, A.V., Case, T.J.**, 1998. Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. *Science* 282 : 949-952.
- Holway, D.A., Suarez, A.V.**, 1999. Animal behavior: an essential component of invasion biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 14 : 328-330.
- Hooper, L.M., Rust, M.K., Reiersen, D.A.**, 1998. Using bait to suppress the southern fire ant on an ecologically sensitive site (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 31 (3) : 283-289.
- Horvitz, C.C., Schemske, D. W.**, 1984. Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. *Ecology* 65 : 1369-1378.
- Horvitz, C.C., Schemske, D.W.**, 1990. Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. *Ecology* 71 (3) : 1085-1097.
- Howard, D.F., Blum, M.S.D., Jones, T.H. Tomaski, M.D.**, 1982. Behavioral

- responses to an alkylpyrazine from the mandibular gland of the ant *Wasmannia auropunctata*. *Insectes Sociaux* 29 : 369-374.
- Hu, G.Y., Frank, J.H.**, 1996. Effect of the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) on dung-inhabiting arthropods in Florida. *Environ Entomol* 25 (6) : 1290-1296.
- Hübner, G., Völk, W.**, 1996. – Behavioral strategies of aphids hyperparasitoids to escape aggressions by honeydew-collecting ants. *Journal of Insect Behaviour* 9 (1) : 143-157.
- Human, K.G., Gordon, D.M.**, 1996. Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant *Linepithema humile*, and native ant species. *Oecologia* 105 (3) : 405-412.
- Human, K.G., Gordon, D.M.**, 1997. Effects of Argentine ants on invertebrate biodiversity in northern California. *Conservation Biology* 11 : 1242-1248.
- Human, K.G., Weiss, S., Weiss, A., Sandler, B., Gordon, D.M.**, 1997. Effects of abiotic factors on the distribution and activity of the invasive Argentine ant (Hymenoptera: Formicidae). *Environmental Entomology* 27 : 822-833.
- Human, K.G., Gordon, D.M.**, 1999. Behavioral interactions of the invasive Argentine ant with native ant species. *Insectes Sociaux* 46 (3) : 159-163.
- Humphries, C.J., Williams, P.H., Vane-Wright, R.I.**, 1995. Measuring biodiversity value for conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26 : 93-111.
- Hunter, M.D., Varley, G.C., Gradwell, G.R.**, 1997. Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations. A classic study revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94 (17) : 9176-9181.
- IUCN**, 1988. IUCN red list of threatened animals. *IUCN, Gland*.
- IUCN**, 1996. IUCN red list of threatened animals. *IUCN, Gland*.
- Jackson, G.P., Fox, B.J.**, 1996. Comparison of regeneration following burning, clearing or mineral sand mining at Tomago, NSW .2. Succession of ant assemblages in a coastal forest. *Australian Journal of Ecology* 21 (2) : 200-216.
- Jaffe, K.**, 1993. Surfing ants. *Florida Entomologist* 76 (2) : 182-183.
- Jaffe, K., Lattke, J.**, 1994. Ant fauna of the French and Venezuelan Islands in the Caribbean. In : "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species", Williams, D.F (Ed.), Westview Press, Boulder : 181-190.
- Jaffe, K., Pavis, C., Vansuyt, G., Kermarrec, A.**, 1989. Ants visit extrafloral nectaries of the orchid *Spathoglottis plicata* Blume. *Biotropica* 21 (3) : 278-279.
- Jaffe, K., Mauleon, H., Kermarrec, A.**, 1991. Qualitative evaluation of ants as biological control agents with special reference to predators on *Diaprepes* spp. (Coleoptera Curculionidae) on citrus groves in Martinique and Guadeloupe. In : "Rencontres Caraïbes en lutte biologique", Pavis, C. et Kermarrec, A. (eds), INRA, Paris Coll. INRA (58) : 405-416.
- Jaffe, K., Ramos, C., Issa, S.**, 1995. Trophic interactions between ants and termites that share common nests. *Annals of the Entomological Society of America* 88 (3) : 328-333.
- Jaffré, T.**, 1993. The relationship between ecological diversity and floristic diversity in New Caledonia. *Biodiversity Letters* 1 : 82-87.
- Jaffré, T.**, 1996. Etude comparative des formations végétales et des flores des roches ultramafiques de Nouvelle-Calédonie et d'autres régions tropicales du monde. In : "Actes du colloque international de Phytogéographie tropicale", Guillaumet, J.L., Belin, M., Puig, H. (eds), ORSTOM éditions, Paris : 137-149.
- Jaffré, T., Veillon, J.M.**, 1990. Etude floristique et structurale de deux forêts denses humides sur roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. *Bull. Mus. natl. Hist. nat., 4 ser., Section B, Adansonia* 12 (3/4) : 243-273.
- Jaffré, T., Veillon, J.M.**, 1991. La forêt sclérophylle de la province Sud de la Nouvelle-Calédonie. *Convention Science de la Vie: Botanique, ORSTOM, Nouméa* 6 : 93 pp.
- Jaffré, T., Veillon, J.M.**, 1994. Les principales formations végétales autochtones en Nouvelle-Calédonie : caractéristiques, vulnérabilité, mesures de sauvegarde. *Rapport de synthèse Sciences de la Vie, Biodiversité, ORSTOM, Nouméa* 2 : 12 pp.
- Jaffré, T., Veillon, J.M.**, 1995. A structural and floristic characteristics of rain forest on schist in New Caledonia: a comparison with an ultramafic rain forest. *Bulletin du Muséum national Histoire naturelle, 4 ser., Section B, Adansonia* 17 (3/4) : 201-226.
- Jaffré, T., Morat, Ph., Veillon, J.M., MacKee, H.S.**, 1987. Changements dans la végétation de la Nouvelle-Calédonie au cours du tertiaire : la végétation et la flore des roches ultrabasiques. *Bulletin du Muséum national Histoire naturelle, 4 ser., Section B, Adansonia* 9 (4) : 365-391.

- Jaffré, T., Morat, Ph., Veillon, J.M.**, 1993. Etude floristique et phytogéographique de la forêt sclérophylle de Nouvelle-Calédonie. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, 4 ser., Section B, Adansonia* 15 (1/4) : 107-146.
- Jaffré, T., Morat, Ph., Veillon, J.M.**, 1994. Dossier Nouvelle-Calédonie : La flore. Caractéristiques et composition floristique des principales formations végétales. *Bois et Forêts des Tropiques* 242 : 7-21.
- Jaffré, T., Veillon, J.M., Rigault, F., Dagostini, G.**, 1997. Impact des feux de brousse sur la flore et les groupements végétaux. In : "*Impact des feux de brousse sur le milieu naturel en Nouvelle-Calédonie*", Rapport CORDET- ORSTOM, Nouméa : 1-47.
- James, H.F.**, 1995. Prehistoric extinctions and ecological changes on oceanic islands. in : "*Islands. Biological diversity and ecosystem function*", Vitousek, P.M., Loope, L.L. & Adersen, H. (Eds), *Ecological Studies* 115 : 87-102.
- Jansen, M.J.W., Metz, J.A.J.**, 1979. How many victims will a pitfall make ? *Acta Biotheoretica* 28 (2) : 98-122.
- Janzen, D.H.**, 1988. Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. In : "*Biodiversity*", Wilson, E.O. (Ed.), National Academic Press, Washington : 130-137.
- Jarne, P., Lagoda, P.J.L.**, 1996. Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends in Ecology and Evolution* 11 (10) : 424-429.
- Jemal, A., Hugh-Jones, M.**, 1993. A review of the red imported fire ant (*Solenopsis invicta* Buren) and its impacts on plant, animal and human health. *Preventive Veterinary Medicine* 17 : 19-32.
- Johnson, D.W.**, 1988. Eucharitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea): biology and potential for biological control. *Florida Entomologist* 71 (4) : 528-537.
- Jolivet, P.**, 1986. Les fourmis et les plantes. Un exemple de coévolution. *Boubée Ed.*, Paris, 224p.
- Jolivet, P.**, 1986. Les fourmis et la télévision. *L'Entomologiste* 42: 321-323.
- Jourdan, H.**, 1997. Are serpentine biota free from successful biological invasions ? Southern New Caledonian ant community example. In : "*Proceedings of the 2<sup>nd</sup> International Conference on Serpentine Ecology*", Jaffré, T., Reeves, R.D., Becquer, T. (Eds), *Documents Scientifiques et Techniques, Vol. 3 (2)*, ORSTOM, Nouméa : 107-108.
- 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*", Rapport CORDET- ORSTOM, Nouméa : 24-50.
- Jourdan, H., Chazeau, J.**, 1999 - Les fourmis comme bio-indicateurs : l'exemple de la myrmécofaune néo-calédonienne. *Actes Colloque Insectes Sociaux* (12) : 165-170.
- Jouvenaz, D.P.**, 1990. Approaches to biological control of fire ants in the United States. In "*Applied Myrmecology: a World Perspective*", Vander Meer, R.K., Jaffe, K., Cedeno, A. (Eds), Westview Press, Boulder : 620-627.
- Jouvenaz, D.P., Lofgren, C.S.**, 1984. Host specificity of *Burunella dimorpha* (Microspora: Microsporida). *Journal of Invertebrate Pathology* 43 : 441-442.
- Jouvenaz, D.P., Martin, W.R.**, 1992. Evaluation of the nematode *Steinernema carpocapsae* to control fire ants in nursery stock. *Florida Entomologist* 75 (1) : 148-151.
- Judson, O.P., Bennett, A.T.D.**, 1992. "Anting" as food preparation: formic acid is worse on an empty stomach. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31 : 437-439.
- Jusino-Atresino, R., Sherman, A.P.**, 1994. Impact of red imported fire ants on the ant fauna of Central Texas. In : "*Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species*", Williams, D.F. (Ed.), Westview Press, Boulder : 259-268.
- Kaneshiro, K. Y.**, 1995. Evolution, speciation and the genetic structure of islands populations. in : "*Islands. Biological diversity and ecosystem function*", Vitousek, P.M., Loope, L.L. & Adersen, H. (Eds), *Ecological Studies* 115 : 23-33.
- Kareiva, P., Parker, I.M., Pascual, M.**, 1996. Can we use experiments and models in predicting the invasiveness of genetically engineered organisms ? *Ecology* 77 (6) : 1670-1675.
- Kaspari, M.**, 1993. Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia* 96 : 500-507.
- Kaspari, M.**, 1996a. Testing resource-based models of patchiness in four Neotropical litter ant assemblages. *Oikos* 76 (3) : 443-454.
- Kaspari, M.**, 1996b. Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia* 105 : 397-404.
- Kaspari, M.**, 1996c. Litter ant patchiness at the 1-m(2) scale: Disturbance dynamics in three Neotropical forests. *Oecologia* 107 (2) : 265-273.
- Kaspari, M., Vargo, E.L.**, 1995. Colony size as a buffer against seasonality: Bergmann's rule in social insects. *The American Naturalist* 145 (4) : 610-632.

- Kaufman, L.**, 1992. Catastrophic change in species-rich fresh-water ecosystems: the lessons of lake Victoria. *Bioscience* 42 : 846-858.
- Kaufmann, B.**, 1996. Organisation socio-génétique de la fourmi d'argentine *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae). *Thèse doctorat, Biologie des Populations, Université Paul Sabatier, Toulouse* : 193 pp.
- Kaufmann, B., Boomsma, J.J., Passera, L., Petersen K.N.**, 1992. Relatedness and inbreeding in a French population of the unicolonial ant *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Insectes Sociaux* 39 : 195-213.
- Keall, J.B.**, 1980a. Some arthropods recently intercepted entering New Zealand in orchids from Honduras. *New Zealand Entomologist* 7 (2) : 127-129.
- Keall, J.B.**, 1980b. Some ants recently intercepted entering New Zealand (Hymenoptera: Formicidae). *New Zealand Entomologist* 7 (2) : 119-121.
- Keddy, P.A.**, 1989. Competition. *Population and Community Biology Series, Chapman et Hall, Londres* : 202 pp.
- Keller, L.**, 1995. Social life: the paradox of multiple-queen colonies. *Trends in Ecology and Evolution* 10 (9) : 355-360.
- Keller, L., Passera, L.**, 1988. Energy investment in gynes of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr) in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera: Formicidae). *International Journal of Invertebrate Reproduction* 13 : 31-38.
- Keller, L., Passera, L.**, 1989. Size and fat content of gynes in relation with the mode of colony founding in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia* 80 : 236-240.
- Keller, L., Passera, L.**, 1990. Fecundity of ant queens in relation to their age and the mode of colony founding. *Insectes Sociaux* 37 (2) : 116-130.
- Keller, L., Passera, L.**, 1993. Incest avoidance, fluctuating asymmetry and the consequences of inbreeding in *Iridomyrmex humile*, an ant with multiple queen colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33 : 191-199.
- Keller, L., Cherix, D., Ulloa-Chacon, P.**, 1989. Description of a new artificial diet for rearing ant colonies as *Iridomyrmex humilis*, *Monomorium pharaonis* and *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 36 : 348-352.
- Kempf, W.W.**, 1972. Catalogo abreviado das formigas da Regiao Neotropicais (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica (N.S.)* 15 (1/4) : 3-344.
- Kempf, W.W.**, 1975. Miscellaneous studies on neotropical ants. 6. *Studia Entomologica (N.S.)* 18 : 341-380.
- Kennedy, T.A.**, 1998. - Patterns of an invasion by argentine ants (*Linepithema humile*) in a riparian corridor and its effects on ant diversity. *American Midland naturalist* 140 (2) : 343-350.
- Kermarrec, A., Mauleon, H., Marival, D.**, 1990. Comparison of susceptibility of *Acromyrmex octospinosus* Reich (Attini, Formicidae) to two Insect parasitic Nematodes of the genera *Heterorhabditis* and *Neoaplectana* (Rhabditina, Nematoda). In "Applied Myrmecology: a World Perspective", *Vander Meer, R.K., Jaffe, K. & Cedeno, A. (Eds), Westview Press, Boulder* : 638-644.
- King, J.R., Andersen, A.N., Cutter, A.D.**, 1998. Ants as bioindicators of habitat disturbance: validation of the functional group model for Australia's humid tropics. *Biodiversity & Conservation* 7 (12) : 1627-1638.
- Klimetzek, D., Pelz, D.R.**, 1992. Nest counts versus trapping in ant surveys: influence on diversity. In : "Biology and Evolution of Social Insects", *Billen, J. (ed.), Leuven University Press, Leuven* : 171-179.
- Klotz, J.H., Mangold, J.R., Vail, K.M., Davis, L.R. Jr, Patterson, R.S.**, 1995. A survey of the urban pest ants (Hymenoptera: Formicidae) of Peninsular Florida. *Florida Entomologist* 78 (1) : 109-118.
- Kohler, J.M.**, 1984. Pour ou contre le Pinus : les Mélanésien face aux projets de développement. *Coll. "Sillon d'igname", Institut Culturel Mélanésien (Ed.), Nouméa* : 130 pp.
- Krieger, M.J.B., Keller, L.**, 1999. Low polymorphism at 19 microsatellite loci in a French population of Argentine ants (*Linepithema humile*). *Molecular Ecology* 8 : 1078-1080.
- Krushelnycky, P.D., Reimer, N.J.**, 1998. Efficacy of maxforce bait for control of the Argentine ant (Hymenoptera : Formicidae) in Haleakala National Park, Maui, Hawaii. *Environmental Entomology* 27 (6) : 1473-1481.
- Kugler, C.**, 1978. A comparative study of the myrmicine sting apparatus (Hymenoptera, Formicidae). *Studia Entomologica (N.S.)* 20 (14) : 413-548.
- Kusnezov, N.**, 1951. El genero *Wasmannia* en la Argentina. *Acta Zoologica Lilloana* 10 : 173-182.
- Lack, D.**, 1969. Population changes in the land birds of small islands. *Journal of Animal Ecology* 38 : 211-218.

- Lack, D.**, 1976. Island biology illustrated by the land bird of Jamaica. *Blackwell, Oxford*.
- Latham, M.**, 1981. Planche n° 14 : Pédologie. In : "Atlas de Nouvelle-Calédonie et dépendances", ORSTOM, Paris.
- Lawton, J.H., Brown, V.K.**, 1994. Redundancy in ecosystems. In : "Biodiversity and ecosystem function", Schulze, E.D. & Mooney, H.A. (Eds), Springer Verlag, Berlin : 255-270.
- Lawton, J.H., Bignell, D.E., Bolton, B., Bloemers, G.F., Eggleton, P., Hammond, P.M., Hodda, M., Holt, R.D., Larsen, T.B., Mawdsley, N.A., Stork, N.E.**, 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* 391 : 72-76.
- Lechner, K.A., Ribble, D.O.**, 1996. Behavioral interactions between red imported fire ants (*Solenopsis invicta*) and three rodent species of South Texas. *Southwestern Naturalist* 41 (2) : 123-128.
- Ledoux, J.C., Canard, A.**, 1991. Initiation à l'étude systématique des araignées. *J.C. Ledoux, Imprimeur et éditeur, Aramon* : 66 pp.
- 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, Université d'Orléans* : 81 pp.
- Leston, D.**, 1973. The ant mosaic - tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *Pest. Art. News Summary* 19 (3) : 311-341.
- Leston, D.**, 1978. A neotropical ant mosaic. *Annals of the Entomological Society of America* 71 (4) : 649-653.
- Letourneau, D.K., Dyer, L.A.**, 1998. Density patterns of Piper ant-plants and associated arthropods: Top-predator trophic cascades in a terrestrial system ? *Biotropica* 30 : 162-169.
- Lévieux, J.**, 1969. L'échantillonnage des peuplements de fourmis terricoles. in "Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux de milieux terrestres", Lamotte, M. et Bourlière, F. (Eds), Masson, Paris : 289-300.
- Lévieux, J.**, 1983. The soil fauna of tropical savannas. IV. The ants. In : "Tropical Savannas", F. Bourlière (ed.), Elsevier, Amsterdam : 525-540.
- Lévieux, J., Diomande, T.**, 1985. Evolution of the populations of ants living in the soil as a function of the age of vegetation in a dense tropical rain forest of the Ivory Coast and in several old fields. *Insectes Sociaux* 32 (2) : 128-139.
- Levings, S. C.**, 1983. Seasonal, annual, and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest: some causes of patchy species distributions. *Ecological Monographs* 53 (4) : 435-455.
- Levings, S.C., Traniello, J.F.A.**, 1981. territoriality, nest dispersion and community structure in ants. *Psyche* 88 : 265-319.
- Levings, S. C., Franks, N.R.**, 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology* 63 (6) : 338-344.
- Lieberburg, I. P., Kranz, P. M., Seip, A.**, 1975. Bermudian ants revisited: the status and interaction of *Pheidole megacephala* and *Iridomyrmex humilis*. *Ecology* 56 : 473-478.
- Little, E. C. S.**, 1984. Ants in electric switches: Note. *New Zealand Entomologist* 8 : 47.
- Lockley, T.C.**, 1995. Effect of imported fire ant predation on a population of the least tern - An endangered species. *Southwest Entomologist* 20 (4) : 517-519.
- Lodge, D.M.**, 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 8 (4) : 133-137.
- Longino, J.T., Colwell, R.K.**, 1997. Biodiversity assessment using structured inventory: capturing the ant fauna of a tropical rain forest. *Ecological Applications* 7 : 1263-1277.
- Longino, J.T., Nadkarni, N.M.**, 1990. A comparison of ground and canopy leaf litter ants (hymenoptera: formicidae) in a neotropical montane forest. *Psyche* 97 : 81-93.
- Loope, L.L., Mueller-Dombois, D.**, 1989. Characteristics of invaded islands, with special references to Hawaii. In : "Biological invasions: A global perspective", Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, K.J., Rejmanek, M., Williamson, M. (Eds), John Wiley & Sons, Chichester : 257-280.
- Lopez, F., Serrano, J.M., Acosta, F.J.**, 1994. Parallels between the foraging strategies of ants and plants. *Trends in Ecology and Evolution* 9 (4) : 150-153.
- Lovejoy, T.E.**, 1997. Biodiversity: What is it ? In : "Biodiversity II", Reaka-Kudla, M.L., Wilson, D.E., Wilson, E.O. (Eds), Joseph Henry Press, Washington : 7-14.
- Lowman, M.D.**, 1982. Seasonal variation in insect abundance among three Australian rain forests, with particular reference to phytophagous types. *Australian Journal of Ecology* 7 : 353-361.
- Lowman, M.D., Moffett, M.**, 1993. The ecology of tropical rain forest canopies.

- Trends in Ecology and Evolution* 8 (3) : 104-107.
- Lowman, M.D., Wittman, P.K.**, 1996. Forest canopies: Methods, hypotheses, and future directions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27 : 55-81.
- Lubin, Y. D.**, 1984. Changes in the native fauna of the Galapagos Islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biological Journal of Linnean Society* 21 : 229-242.
- Luff, M.L.**, 1975. Some features influencing the efficiency of pitfall traps. *Oecologia* 19 : 345-357.
- Lugo, A.E.**, 1992. More on exotic species. *Conservation Biology* 6 (1) : 6.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O.**, 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17 (4) : 373-387.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O.**, 1967. The theory of island Biogeography. *Princeton University Press, Princeton* : 209 pp.
- MacDonald, I.A.W., Loope, L.L., Usher, M.B., Hamann, O.**, 1989. Wildlife conservation and the invasion of nature reserves by introduced species: a global perspective. In : "*Biological invasions: A global perspective*", Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, K.J., Rejmanek, M., Williamson, M. (Eds), *John Wiley & Sons, Chichester* : 215-256.
- MacDonald, I.A.W., Cooper, J.**, 1995. Insular lessons for global biodiversity conservation with particular reference to alien invasions. in : "*Islands. Biological diversity and ecosystem function*", Vitousek, P.M., Loope, L.L. & Adersen, H. (Eds), *Ecological Studies* 115 : 189-203.
- Mack, M.C., D'Antonio, C.M.**, 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology & Evolution* 13 (5) : 195-198.
- Mack, R.N.**, 1996. Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biological Conservation* 78 (12) : 107-121.
- MacKay, W.P.**, 1993. Succession of ant species (Hymenoptera: Formicidae) on low level nuclear waste sites in Northern New Mexico. *Sociobiology* 23 (1) : 1-11.
- MacKee, H.S.**, 1994. Les plantes introduites et cultivées en Nouvelle-Calédonie. *Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances HS, 2<sup>ème</sup> édition*.
- Magurran, A.E.**, 1988. Ecological diversity and its measurement. *Princeton University Press, Princeton* : 179 pp.
- Majer, J.D.**, 1983. Ants: bio-indicators of minesite rehabilitation, land-use and land conservation. *Environmental Management* 7 (4) : 375-383.
- Majer, J.D.**, 1989. Long-term colonization of fauna in reclaimed land. In : "*The Role of fauna in reclaimed lands*", Majer, J.D. (Ed.), *Cambridge University Press, Cambridge* : 143-174.
- Majer, J.D.**, 1990. The abundance and diversity of arboreal ants in northern Australia. *Biotropica* 22 (2) : 191-199.
- Majer, J.D.**, 1993. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia - its structure and influence on arthropod diversity. In : "*Hymenoptera and Biodiversity*", La Salle and Gauld (Eds), *CAB International, Wallingford* : 115-142.
- Majer, J.D., Camer-Pesci, P.**, 1991. Ant species in tropical Australian tree crops and native ecosystems - Is there a mosaic ? *Biotropica* 23 (2) : 173-181.
- Majer, J. D., Delabie J.H.C.**, 1993. An evaluation of Brazilian cocoa farms ants as potential biological control agents. *Journal of Plant Protection in the Tropics* 10 (1) : 43-49.
- Majer, J.D., Recher, H.F., Postle, A.C.**, 1994. Comparison of arthropod species richness in eastern and western Australian canopies: a contribution to the species number debate. *Memoirs of the Queensland Museum* 36 (1) : 121-131.
- Majer, J.D., Beeston, G.**, 1996. The biodiversity integrity index: An illustration using ants in Western Australia. *Conservation Biology* 10 (1) : 65-73.
- Majer, J.D., Delabie, J.H.C., McKenzie, N.L.**, 1997. Ant litter fauna of forest, forest edges and adjacent grassland in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Insectes Sociaux* 44 (3) : 255-266.
- Majer, J.D., Nichols, O.G.**, 1998. Long-term recolonization patterns of ants in Western Australian rehabilitated bauxite mines with reference to their use as indicators of restoration success. *Journal of Applied Ecology* 35 (1) : 161-182.
- Manly, B.J.F.**, 1993. Multivariate statistical methods. *Chapman et Hall, Londres, 2<sup>nd</sup> Edition* : 215 pp.
- Mann, W.M.**, 1919. The ants of the British Solomon islands. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard university* 63 (7) : 274-396.
- Mann, W.M.**, 1921. The ants of the Fiji islands. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard university* 64 (5) : 401-499.
- Markin, G.P.**, 1968. Nest relationship of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Kansas Entomological Society* 41 : 511-516.
- Markin, G.P.**, 1970. The seasonal life cycle of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*

- (Hymenoptera: Formicidae), in southern California. *Annals of Entomological Society of America* 63 : 1238-1242.
- Marquet, G., Séret, B., Lecomte-Finiger, R.**, 1997. Inventaire comparée des poissons des eaux intérieures de trois îles océaniques tropicales de l'indo-Pacifique (la réunion, La Nouvelle-Calédonie et Tahiti). *Cybium* 21 (1) : 27-34.
- Marquis, R.J., Whelan, C.J.**, 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75 (7) : 2007-2014.
- Masser, M.P., Grant, W.E.**, 1986. Fire ant-induced trap mortality of small mammals in east-central Texas. *Southwestern Naturalist* 31 : 540-542.
- May, R.M.**, 1988. How many species are there on earth ? *Science* 241 : 1441-1449.
- Mayr, E.**, 1963. Animal species and evolution. *Harvard University Press, Cambridge* : 569 pp.
- McInnes, D.A., Tschinkel, W.R.**, 1996. Mermithid nematode parasitism of Solenopsis ants (Hymenoptera: Formicidae) of Northern Florida. *Annals of Entomological Society of America* 89 (2) : 231-237.
- Meier, R.E.**, 1985a. Coexisting patterns and foraging of ants on giant cacti on three Galapagos Islands, Ecuador. *Experientia* 41 : 1228.
- Meier, R.E.**, 1985b. Interference behavior of two tramp ants at protein baits on the Galapagos Islands, Ecuador. *Experientia* 41 : 1228-1229.
- Meier, R.E.**, 1994. Coexisting patterns and foraging behavior of introduced and native ants (Hymenoptera: Formicidae) in the Galapagos Islands (Ecuador). In : "*Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species*", Williams, D.F (Ed.), Westview Press, Boulder : 44-62.
- Menozi, C., Russo, G.**, 1929-31. Contributo alla conoscenza della mirmecofauna della Repubblica Dominicana (Antille). *Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria, Portici* 24 : 148-173.
- Metcalf, R.A., Marlin, J.C., Whitt, G.S.**, 1975. Low levels of genetic heterozygosity in Hymenoptera. *Nature* 257 : 792-794.
- Meyer, J.Y.**, 1994. Mécanismes d'invasion de *Miconia calvescens* DC. en Polynésie Française. *Thèse doctorat, Biologie des Populations et Ecologie, Université Montpellier 2, Montpellier* : 126 pp.
- Moffett, M.**, 1995. Le monde des cimes. *Arthaud, Paris* : 191 pp.
- Moller, H.**, 1996. Lessons for invasion theory from social insects. *Biological Conservation* 78 (12) : 125-142.
- Monzier, M.**, 1993. Un modèle de collision arc insulaire-ride océanique : évolution sismo-tectonique et pétrologie des volcanites de la zone d'affrontement arc des Nouvelles-Hébrides-ride des Loyauté. *Thèse de doctorat de l'Université Française du Pacifique, Nouméa* : 322 pp.
- Mooney, H.A., Drake, J.A.**, 1989. Biological invasions: a SCOPE program overview. In : "*Biological invasions: A global perspective*", Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, K.J., Rejmanek, M., Williamson, M. (Eds), John Wiley & Sons, Chichester : 491-508.
- Moran, V.C., Southwood, T.R.E.**, 1982. The guild composition of arthropods communities in trees. *Journal of Animal Ecology* 51 (1) : 289-306.
- Morat, P.**, 1993. The terrestrial biota of New Caledonia. *Biodiversity Letters* 1 : 69-71.
- Morat, P., Jaffré, T., Veillon, J.M., MacKee, H.S.**, 1986. Affinités floristique et considérations sur l'origine des maquis miniers de la Nouvelle-Calédonie. *Bull. Mus. natl. Hist. nat., 4 ser., Section B, Adansonia* 8 (2) : 133-182.
- Morat, P., Jaffré, T., Veillon, J.M.**, 1995. Grande terre, New Caledonia, France. In : "*Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation*", Davis, S.D., Heywood, V.H., Hamilton, A.C. (Eds), Vol. 2: Asia, Australasia and the Pacific., WWF, IUCN, Londres : 69-71.
- Morrill, W. L.**, 1974. Dispersal of red imported fire ants by water. *Florida Entomologist* 57 : 39-42.
- Morrison, J.E., Williams, D.F., Oi, D.H.**, 1999. Effect of crop seed water content on the rate of seed damage by red imported fire ants (Hymenoptera : Formicidae). *Journal of Economic Entomology* 92 (1) : 215-219.
- Morrison, L.W.**, 1996a. The ants (Hymenoptera: Formicidae) of Polynesia revisited: Species numbers and the importance of sampling intensity. *Ecography* 19 (1) : 73-84.
- Morrison, L.W.**, 1996b. Community organization in a recently assembled fauna: The case of Polynesian ants. *Oecologia* 107 (2) : 243-256.
- Morrison, L.W.**, 1997. Polynesian ant (Hymenoptera: Formicidae) species richness and distribution: a regional survey. *Acta Oecologica - International Journal of Ecology* 18 (6) : 685-695.
- Morrison, L.W.**, 1998. A review of Bahamian ant (Hymenoptera : Formicidae) biogeography. *Journal of Biogeography* 25 (3) : 561-571.
- Morrison, L.W., Kawazoe, E.A., Guerra, R., Gilbert, L.E.**, 1999. Phenology and dispersal in *Pseudacteon* flies

- (Diptera : Phoridae), parasitoids of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera : Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 92 (2) : 198-207.
- Mount, R.H.**, 1981. The red imported fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae), as possible serious predator on some native southeastern vertebrates: direct observations and subjective impressions. *Journal of the Alabama Academy of Science* 52 (2) : 71-78.
- Mount, R.H., Trauth, S.E., Mason, W.H.**, 1981. Predation by red imported fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae), on eggs of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus* (Squamata: Teiidae). *Journal of the Alabama Academy of Science* 52 (2) : 66-70.
- Moutinho, P.R.S., Nepstad, D.C., Araujo, K., Uhl, C.**, 1993. Formigas e floresta. Estudo para a recuperacao de areas de pastagem. *Ciencia Hoje* 15 (88) : 59-60.
- Mueller-Dombois, D.**, 1995. Biological diversity and disturbance regimes in island ecosystems. in : "*Islands. Biological diversity and ecosystem function*", Vitousek, P.M., Loope, L.L. & Adersen, H. (Eds), *Ecological Studies* 115 : 163-175.
- Muller, R.A., 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. *multigraphié IFCC, Yaoundé* : 5 pp.
- Murcia, C.**, 1995. Edge effects in fragmented forests: implication for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10 (2) : 58-62.
- Murray, J., Murray, E., Johnson, M.S., Clarke, B.**, 1988. The extinction of *Partula* on Moorea. *Pacific Science* 42 (34) : 150-153.
- Myers, N.**, 1988. Threatened biotas : "hot spots" in tropical forests. *The Environmentalist* 8 (3) : 187-208.
- Myers, N.**, 1997. The rich diversity of biodiversity issues. In : "*Biodiversity II*", Reaka-Kudla, M.L., Wilson, D.E., Wilson, E.O. (Eds), *Joseph Henry Press, Washington* : 125-138.
- Nadkarni, N.M., Longino, J.T.**, 1990. Invertebrates in canopy and ground organic matter in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 22 (3) : 286-289.
- Naeem, S., Li, S.B.**, 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390 : 507-509.
- Nakata, S.**, 1961. Some notes on the occurrence of *Phasmatodea* in Oceania. *Pacific Insects Monography* 2 : 107-121.
- Naylor, R.**, 1996. Invasions in agriculture: Assessing the cost of the golden apple snail in Asia. *Ambio* 25 (7) : 443-448.
- New, T.R.**, 1994. Exotic insects in Australia. *Gleneagles Publishing, Adelaide* : 138 pp.
- Newell, W., Barber, T.C.**, 1913. The Argentine ant. *USDA Bur. Entomological Bulletin* 122 : 98 pp.
- Nickerson, J. C.**, 1983. The little fire ant, *Ochetomyrmex auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae). *Entomology Circular* 248 : 2 pp.
- Nielsson, R.J., Bhatkar, A.P., Denmark, H.A.**, 1971. A preliminary list of ants associated with aphids in Florida. *Florida Entomologist* 54 (3) : 245-247.
- Noble, I.A.**, 1989. Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants. In : "*Biological invasions: A global perspective*", Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, K.J., Rejmanek, M., Williamson, M. (Eds), *John Wiley & Sons, Chichester* : 301-314.
- Ogata, K.**, 1991. - Ants of the genus *Myrmecia* Fabricius : a review of the species groups and their phylogenetic relationships (Hymenoptera : Formicidae : Myrmeciinae). *Systematic Entomology* 16 : 353-381.
- Oliveira, P.S., Brandao, C.R.F.**, 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. In : "*Ant-Plant Interactions*", Huxley, C.R., Cutler, D.F. (eds), *Oxford University Press, Oxford* : 198-212.
- Oliveira, P.S., Da Silva, F., Martins, A.B.**, 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea graniflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants and potential antiherbivore agents. *Oecologia* 74 : 228-230.
- Oliver, I., Beattie, A.J.**, 1996a - Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity. *Ecological Applications* 6 (2) : 594-607.
- Olson, D.M.**, 1991. A comparison of the efficacy of litter sifting and pitfall traps for sampling leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a tropical wet forest, Costa Rica. *Biotropica* 23 : 166-172.
- Olson, S.L.**, 1989. Extinction on islands: man as a catastrophe. In : "*Conservation for the twenty first century*", Western, D. & Pearl, M. (Eds), *Oxford University Press, oxford* : 50-53.
- Oniki, Y.**, 1979. Is nesting success of birds low in the tropics ? *Biotropica* 11 (1) : 60-69.
- Orr, M.R., Seike, S.H.**, 1998. Parasitoids deter foraging by Argentine ants (*Linepithema humile*) in their native habitat in Brazil. *Oecologia* 117 (3) : 420-425.

- Orr, M.R., Seike, S.H., Benson, W.W., Gilbert, L.E., 1995. Flies suppress fire ants. *Nature* 373 : 292-293.
- Orr, M.R., Seike, S.H., Gilbert, L.E., 1997. Foraging ecology and patterns of diversification in dipteran parasitoids of fire ants in south Brazil. *Ecological Entomology* 22 : 305-314.
- Osborn, F., Goitia, W., Cabrera, M., Jaffe, K., 1999. Ants, plants and butterflies as diversity indicators: Comparisons between strata at six forest sites in Venezuela. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 34 : 59-64.
- Osburn, M.R., 1948. Comparison of DDT, chlordane, and chlorinated camphene for control of the little fire ant. *Florida Entomologist* 31 : 11-15.
- Pamilo, P., 1989. Estimating relatedness in social groups. *Trends in Ecology and Evolution* 4 (11) : 353-355.
- Pamilo, P., Rosengren, R., Vepsäläinen, K., Varvia-Aho, S., Pisarski, B. 1978. Population genetics of *Formica* ants. I Patterns of enzyme gene variation. *Hereditas*. 89 (2) : 233-248.
- Pamilo, P., Gertsch, P., Thoren, P., Seppä, P., 1997. Molecular population genetics of social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28 : 1-25.
- Papineau, C., 1994. Le périmètre de Pindaï : 20 ans d'action forestière. *DDRP-Province Nord; Section Forêts Nord Ouest* : 43 pp.
- Paris, J.P., 1981a. Géologie de la Nouvelle-Calédonie : un essai de synthèse. *Mémoires du B.R.G.M.* 113 : 1-279.
- Paris, J.P., 1981b. Planche n° 9 : Géologie. In : "Atlas de Nouvelle-Calédonie et dépendances", ORSTOM, Paris.
- Pascal, M., Siorat, F., Cosson, J.F., Burin des Rozières, H., 1996. L'éradication de populations insulaires de surmulot (*Rattus norvegicus*) archipel des sept îles - archipel de Cancale, Bretagne-France. *Vie et Milieu* 46 (3/4) : 267-283.
- Passera, L., 1994. Characteristics of tramp species. In : "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species", Williams, D.F (Ed.), Westview Press, Boulder : 23-43.
- Passera, L., Aron, S., 1993. Factors controlling dealation and egg laying in virgin queens of the Argentine ant *Linepithema humile* (Mayr) (= *Iridomyrmex humilis*). *Psyche* 100 (1/2) : 51-63.
- Passera, L., Aron, S., 1996. Early sex discrimination and male brood elimination by workers of the Argentine ant. *Proceedings of the Royal Society of London, ser. B* 263 : 1041-1046.
- Passera, L., Keller, L., 1990. Loss of mating flight and shift in the pattern of carbohydrate storage in sexuals of ants (Hymenoptera; Formicidae). *Journal of Comparative Physiology B*. 160 : 207-211.
- Passera, L., Keller, L., 1992. The period of sexual maturation and the age at mating in *Iridomyrmex humilis*, an ant with intranidal mating. *Journal of Zoology London* 228 : 141-153.
- Passera, L., Keller, L., 1994. Mate availability and male dispersal in the Argentine ant *Linepithema humile* (Mayr) (= *Iridomyrmex humilis*). *Animal Behaviour* 48 (2) : 361-369.
- Passera, L., Keller, L., Suzzoni, J.P., 1988. Queen replacement in dequeened colonies of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Psyche* 95 (1/2) : 59-66.
- Pasteur, N., Pasteur, G., Bonhomme, F., Catalan, J., Britton-Davidan, J., 1987. Manuel technique de génétique par électrophorèse des protéines. *Techniques et Documentation, Lavoisier, Paris* : 217 pp.
- Patterson, R.S., 1994. Biological control of introduced ant species. In : "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species", Williams, D.F (Ed.), Westview Press, Boulder : 293-308.
- Paulson, G.S., Akre, R.D., 1991. Role of predaceous ants in pear *Psylla* (Homoptera: Psyllidae) management: estimating colony size and foraging range of *Formica neoclara* (Hymenoptera: Formicidae) through a mark-recapture technique. *Journal of Economic Entomology* 84 : 1437-1440.
- Peck, S.L., McQuaid, B., Campbell, C.L., 1998. Using ant species (Hymenoptera: Formicidae) as a biological indicator of agroecosystem condition. *Environmental Entomology* 27 (5) : 1102-1110.
- Pedersen, E.K., Grant, W.E., Longnecker, M.T., 1996. Effects of red imported fire ants on newly-hatched northern bobwhite. *Journal of Wildlife Management* 60 (1) : 164-169.
- Peeters, C., 1997. Morphologically 'primitive' ants: Comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. In: "Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids", J.C. Choe & B.J. Crespi (eds), Cambridge University Press, Cambridge : 372-391.
- Perfecto, I., Snelling, R., 1995. Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem: Ants in coffee plantations. *Ecological Applications* 5 (4) : 1084-1097.
- Perfecto, I., Vandermeer, J., 1996. Microclimatic changes and the indirect loss of ant diversity in a tropical agroecosystem. *Oecologia* 108 (3) : 577-582.
- Perfecto, I., Vandermeer, J., Hanson, P., Cartin, V., 1997. Arthropod biodiversity loss and the transformation of a

- tropical agro-ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 6 (7) : 935-945.
- Pezzatti, B., Irzan, T., Cherix, D.**, 1998. Ants (Hymenoptera, Formicidae) of Floreana: lost paradise ? *Noticias de Galapagos* 59 : 11-20.
- Pimm, S.L.**, 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307 : 321-326.
- Pimm, S.L.**, 1991. The balance of nature ? Ecological issues in the conservation of species and communities. *The University of Chicago Press, Chicago* : 434 pp.
- Pimm, S.L.**, 1994. Biodiversity and the balance of nature. In : "*Biodiversity and ecosystem function*", Schulze, E.D. & Mooney, H.A. (Eds), Springer Verlag, Berlin : 347-360.
- Pimm, S.L.**, 1996. Lessons from a kill. *Biodiversity & Conservation* 5 (9) : 1059-1067.
- Pimm, S.L., Moulton, M.P., Justice, L.J.**, 1995. Birds extinctions in the central Pacific ? In : "*Extinction rates*", Lawton, J.H. & May, R.M. (Eds), Oxford University press, Oxford : 75-87.
- Pisier, G.**, 1974. La découverte de la Nouvelle-Calédonie. *Publications de la Société des études Historique de la Nouvelle-Calédonie* 5 : 195 pp.
- Pivello, V.R., Carvalho, V.M.C., Lopes, P.F., Peccinini, A.A., Rosso, S.**, 1999. Abundance and distribution of native and alien grasses in a "Cerrado" (Brazilian savanna) biological reserve. *Biotropica* 31 (1) : 71-82.
- Platnick, N.I.**, 1993. The araneomorph spider fauna of New Caledonia. *Biodiversity letters* 1 : 102-106.
- Pollard, G.V., Persad, A.B.**, 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*. In : "*Rencontres Caraïbes en lutte biologique*", Pavis, C. et Kermarrec, A. (eds), INRA, Paris Coll. INRA (58) : 391-403.
- Porter, S.D.**, 1998a. Biology and behavior of Pseudacteon decapitating flies (Diptera: Phoridae) that parasitize Solenopsis fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist* 81 (3) : 292-309.
- Porter, S.D.**, 1998b. Host-specific attraction of Pseudacteon flies (Diptera : Phoridae) to fire ant colonies in Brazil. *Florida Entomologist* 81 (3) : 423-429.
- Porter, S.D., Savignano, D.A.**, 1990. Invasion of polygyne fire ant decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology* 71 (6) : 2095-2106.
- Porter, S. D., Van Eimeren, B., Gilbert, L. E.**, 1988. Invasion of red imported fire ants (Hymenoptera, Formicidae): microgeography and competitive replacement. *Annals of Entomological Society of America* 81 (6) : 913-918.
- Porter, S., Fowler, H.G., Campiolo, S., Pesquero, M.A.**, 1995. Host specificity of several *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) parasites of fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in south America. *Florida Entomologist* 78 (1) : 70-75.
- Porter, S.D., Williams, D.F., Patterson, R.S., Fowler, H.G.**, 1997. Intercontinental differences in the abundance of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae): Escape from natural enemies ? *Environmental Entomology* 26 (2) : 373-384.
- Prance, G.T.**, 1994. A comparison of the efficacy of higher taxa and species numbers in the assessment of biodiversity in the neotropics. 345 : 89-99.
- Prins, A.J., Robertson, H.G., Prins, A.**, 1990. Pest ants in urban and agricultural areas of Southern Africa. In : "*Applied Myrmecology: a world perspective*" Vander Meer, R.K., Jaffe, K., Cedeno, A. (Eds.), Westview Press, Boulder : 25-33.
- Proctor, M., Lack, A., Yeo, P.**, 1996. The natural history of pollination. *New Naturalist Series, Harper Collins* (83) : 479 pp.
- Queller, D.C., Strassmann, J.E., Hugues, C.R.**, 1993. Microsatellites and kinship. *Trends in Ecology and Evolution* 8 : 285-288.
- Quiroz-Robledo, L., Valenzuela-Gonzalez, J.**, 1995. A comparison of ground ant communities in a tropical rainforest and adjacent grassland in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Southwestern Entomologist* 20 (2) : 203-213.
- Ramakrishnan, P.S., Vitousek, P.M.**, 1989. Ecosystem-level processes and the consequences of biological invasions. In : "*Biological invasions: A global perspective*", Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, K.J., Rejmanek, M., Williamson, M. (Eds), John Wiley & Sons, Chichester : 281-300.
- Raven, R.J.**, 1991. A revision of the mygalomorph spider family Dipluridae in New Caledonia (Araneae). In : "*Zoologica Neocaledonia*", Vol. 2, J. Chazeau & S. Tillier (Eds), Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle 149 : 87-117.
- Raven, R.J.**, 1994. Mygalomorph spiders of the Barychelidae in Australia and the Western Pacific. *Memoirs of the Queensland Museum* 35 (2) : 291-706.
- Read, J.L.**, 1996. Use of ants to monitor environmental impacts of salt spray from a

- mine in arid Australia. *Biodiversity & Conservation* 5 (12) : 1533-1543.
- Ready, C.C., Vinson, S.B.**, 1995. Seed selection by the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) in the laboratory. *Environmental Entomology* 24 : 1422-1431.
- Recher, H.F., Majer, J.D., Ganesh, S.**, 1996. Seasonality of canopy invertebrate communities in eucalypt forests of eastern and western Australia. *Australian Journal of Ecology* 21 : 64-80.
- Récy, J., Dupont, J.**, 1982. Le Sud Ouest Pacifique : données structurales. *ORSTOM, Paris, Coll. Notice explicative* 97 : 1-25.
- Reichel, H., Andersen, A.N.**, 1996. The rainforest ant fauna of Australia's Northern Territory. *Australian Journal of Zoology* 44 (1) : 81-95.
- Reid, W.V., Miller, K.R.**, 1989. Keeping options alive: the scientific basis for conserving biodiversity. *World Resources Institute, Washington*.
- Reimer, N.J.**, 1994. Distribution and impact of alien ants in vulnerable Hawaiian ecosystems. In : "*Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species*", Williams, D.F (Ed.), Westview Press, Boulder : 11-22.
- Reimer, N.J., Beardsley, J.W., Jahn, G.**, 1990. Pest ants in the Hawaiian islands. In : "*Applied Myrmecology: a world perspective*", Vander Meer, R.K., Jaffe, K., Cedeno, A. (Eds.), Westview Press, Boulder : 40-50.
- Rejmanek, M., Richardson, D.M.**, 1996. What attributes make some plant species more invasive ? *Ecology* 77 (6) : 1655-1661.
- Richardson, B.J., Baverstock, P.R., Adams, M.**, 1986. Allozyme electrophoresis. A handbook for animal systematics and population studies. *Academic Press, San Diego* : 410 pp.
- Roberts, M.**, 1991. Origin, dispersal routes and geographic distribution of *Rattus exulans*, with special reference to New Zealand. *Pacific Science* 45 (2) : 123-130.
- Rodda, G.H.**, 1992. Loss of native reptiles associated with introductions of exotics in the Mariana Islands. *Pacific Science* 46 (3) : 399-400.
- Rodriguez, J.P., Pearson, D.L., Barrera, R.**, 1998. A test for the adequacy of bioindicator taxa: Are tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) appropriate indicators for monitoring the degradation of tropical forests in Venezuela ? *Biological Conservation* 83 (1) : 69-76.
- Roger, J.**, 1863. Die neu aufgeführten gattungen und arten meines Formicidenverzeichnisses. *Berliner Entzeiger Zeitung* 7 : 131-214.
- Rohde, K.**, 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65 (3) : 514-527.
- Rohde, K.**, 1998. Latitudinal gradients in species diversity. Area matters, but how much ? *Oikos* 82 (1) : 184-190.
- Rojas Fernandez, P., Fragoso, C.**, 1994. The ant fauna (Hymenoptera: Formicidae) of the Mapimi biosphere reserve, Durango, Mexico. *Sociobiology* 24 (1) : 47-75.
- Romero, H., Jaffe, K.**, 1989. A comparison of methods sampling ants (Hymenoptera, Formicidae) in savannas. *Biotropica* 21 (4) : 348-352.
- Room, P.M.**, 1975. Diversity and organization of the ground foraging ant faunas of forest, grassland and tree crops in Papua new Guinea. *Australian Journal of Zoology* 23 : 71-89.
- Ross, K.G., Keller, L.**, 1995. Ecology and evolution of social organization: Insights from fire ants and other highly eusocial insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26 : 631-656.
- Ross, K.G., Fletcher, D.J.C., May, B.**, 1985. Enzyme polymorphisms in the fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Biochemical Systematics and Ecology* 13 (1) : 29-33.
- Ross, K.G., Vargo, E.L., Keller, L.**, 1996. - Social evolution in a new environment: the case of introduced fire ants. *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 93 : 3021-3025.
- Roth, D.S., Perfecto, I., Rathcke, B.**, 1994. The effects of management systems on ground-foraging ant diversity in Costa Rica. *Ecological Applications* 4 (3) : 423-436.
- Roughgarden, J.**, 1995. Vertebrate patterns on islands. in : "*Islands. Biological diversity and ecosystem function*", Vitousek, P.M., Loope, L.L. & Adersen, H. (Eds), *Ecological Studies* 115 : 51-56.
- Roux, M.**, 1991. La Nouvelle-Calédonie et ses alentours. Cadre géologique et océanographique du programme ENVIMARGES et de la campagne CALSUB. In : "*L'environnement carbonaté bathyal de la Nouvelle-Calédonie*", Lambert, B. et Roux, M. (Eds), *Documents et Travaux Institut Géologique Albert Lapparent* 15 : 22-36.
- Rust, M.K., Haagsma, K., Reiersen, D.A.**, 1996. Barrier sprays to control Argentine ants (Hymenoptera : Formicidae). *Journal of Economic Entomology* 89 (1) : 134-137.
- Ryti, R. T., Case, T.J.**, 1988. Field experiments on desert ants: testing for competition between colonies. *Ecology* 69 : 1993-2003.

- Sadlier, R.A., Bauer., A.M.**, 1997. A new genus and species of lizard (Reptilia: Scincidae) from New Caledonia. *Pacific Science* 51 : 91-96.
- Sadlier, R.A., Shea, G.M., Bauer, A.M.**, 1997. A New Genus and species of lizard (Squamata, Scincidae) from New Caledonia, South West Pacific. In : "Zoologica Neocaledonica", Vol. 4, Najt, J., Matile, L. (eds), *Mém. Mus. natn. Hist. nat.* 171 : 379-385.
- Sadlier, R.A., Whitaker, A.H., Bauer, A.M.**, 1998. *Lioscincus maruia*, a new species of lizard (Reptilia: Scincidae) from New Caledonia, southwest Pacific. *Pacific Science* 52 (4) : 334-341.
- Sadlier, R.A., Bauer, A. M., Colgan, D.J.**, 1999. The scincid lizard genus *Caledoniscincus* (Reptilia : Scincidae) from New Caledonia in the southwest Pacific: a review of *Caledoniscincus austrocaledonicus* (Bavay) and description of six new species from Province Nord. *Records of the Australian Museum* 51 (1) : 57-82.
- Samuels, C.L., Drake, J.A.**, 1997. Divergent perspectives on community convergence. *Trends Ecology and Evolution* 12 (11) : 427-432.
- Sanetra, M., Heinze, J., Buschinger, A.**, 1994. Enzyme polymorphism in the ant genus *Tetramorium* Mayr and its social parasites (Hymenoptera, Formicidae). *Biochemical Systematics and Ecology* 22 : 753-759.
- Santschi, F.**, 1915. Descriptions de fourmis nouvelles d'Afrique et d'Amérique. *Annales de la Société Entomologique de France* 84 : 497-513.
- Santschi, F.**, 1920. Cinq nouvelles notes sur les fourmis. *Bulletin de la société Vaudoise de Sciences Naturelles* 53 : 163-186.
- Santschi, F.**, 1923. Revue des fourmis du genre "*Brachymyrmex*" Mayr. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 31 : 650-678.
- Santschi, F.**, 1928. Insects of Samoa and others samoan terrestrial arthropoda. 5. Hymenoptera Formicidae. *British Museum, Londres* : 41-58.
- Santschi, F.**, 1931. Fourmis de Cuba et de Panama. *Revista de Entomologia (Rio de J.)* 1 : 265-282.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J., Margules, C.R.**, 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5 (1) : 18-32.
- Savolainen, R., Vespäläinen, K.**, 1988. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* 51 : 135-155.
- Schemske, D. W.**, 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): an experimental analysis of ant protection. *Journal of Ecology* 68 : 959-967.
- Scherrer, B.**, 1984. Biostatistiques. *Gaëtan Morin Editeur, Québec* : 850 pp.
- Schmidt, J.O.**, 1986. Chemistry, pharmacology and chemical ecology of ant venoms. In : "Venoms of the Hymenoptera. Biochemical, Pharmacological, and Behavioural Aspects", T. Piek (Ed.), *Academic Press, Londres* : 425-508.
- Schoener, T.W., Spiller, D.A.**, 1987. Effects of lizards on spiders populations: manipulative reconstruction of a natural experiment. *Science* 236 : 949-952.
- Schoener, T.W., Spiller, D.A.**, 1995. Effect of predators and area on invasion success: a field experiment with spiders. *Science* 267 : 1811-1813.
- Schoener, T.W., Spiller, D.A.**, 1996. Devastation of prey diversity by experimentally introduced predators in the field. *Nature* 381 : 691-694.
- Schreiner, I.H., Nafus, D.M.**, 1992. Impact of mealybugs on an endangered tree, *Serianthes nelsonii*, in Guam and Roda. *Pacific Science* 46 (3) : 393-394.
- Schultz, T.R., Meier, R.**, 1995. A phylogenetic analysis of fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. *Systematic Entomology* 20 : 337-370.
- Schulze, E.D., Mooney, H.A.**, 1994. Ecosystem function of biodiversity: a summary. In : "Biodiversity and ecosystem function", Schulze, E.D. & Mooney, H.A. (Eds), *Springer Verlag, Berlin* : 497-510.
- Seifert, B.**, 1990- Wie wissenschaftlich wetlose fangzahlen entstehen - auswirkungen artspezifischen verhaltens von ameisen an barberfallen direkt beobachtet. *Entomologische Nachrichten und Berichte*, 34 : 21-27.
- Semah, F., Semah, A.M., Forestier, H.**, 1995. New data About the ancient human settlements in New Caledonia - The Koumac valley (Grande-Terre). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Sér. II* 320 (6) : 539-545.
- Seppä, P.**, 1992. Genetic relatedness of worker nestmates in *Myrmica ruginodis* (Hymenoptera: Formicidae) populations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30 : 253-260.
- Seppä, P.**, 1994. Sociogenetic organization of the ants *Myrmica ruginodis* and *Myrmica lobicornis*: number, relatedness and longevity of reproducing individuals. *Journal of evolutionary Biology* 7 : 71-95.
- Seret, B.**, 1997. Freshwater fishes of New Caledonia: Biogeographic implications of recent discoveries. *Zoologica Neocaledonica, Vol 4* 171 : 369-378.

- Séret, B., Dingerkus, G.**, 1992. Poissons d'eau douce du "Caillou". *ORSTOM actualités* 37 : 2-7.
- Shattuck, S.O.**, 1993. Revision of the *Iridomyrmex calvus* species-group (Hymenoptera: Formicidae). *Invertebrate Taxonomy* 7 : 1303-1325.
- Sherman, P.W., Lacey, E.A., Reeve, H.K., Keller, L.**, 1995. The eusociality continuum. *Behavioral Ecology* 6 : 102-108.
- Shigesada, N., Kawasaki, K.**, 1997. Biological invasions: theory and practice. *Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press* : 205 pp.
- Shoemaker, D.D., Costa, J.T., Ross, K.G.**, 1992. Estimates of heterozygosity in two social insects using a large number of electrophoretic markers. *Heridity* 69 : 573-582.
- Siegel, S., Castellan, N.J.**, 1988. Nonparametric statistics for behavioral sciences. *McGraw-Hill international Editions, New York* : 399 pp.
- Siemann, E., Haarstad, J., Tilman, D.**, 1997. Short-term and long-term effects of burning on oak savanna arthropods. *Amer Midland Naturalist* 137 (2) : 349-361.
- Sikes, P.J., Arnold, K.A.**, 1986. Red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) predation on cliff swallow (*Hirundo pyrrhonota*) nestlings in east-central Texas. *Southwestern Naturalist* 31 : 105-106.
- Silberglied, R.**, 1972. The little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, a serious pest in the Galapagos Islands. *Noticias de Galapagos* 19 : 13-15.
- Stiles, JH, Jones, RH**, 1998. Distribution of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*, in road and powerline habitats. *Landscape Ecology* 13 : 335-346.
- Silver, W.L., Brown, S., Lugo, A.E.**, 1996. Effects of changes in biodiversity on ecosystem function in tropical forests. *Conservation Biology* 10 (1) : 17-24.
- Simberloff, D.**, 1989. Which insect introduction succeed and which fail ? In : "Biological invasions: A global perspective", Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, K.J., Rejmanek, M., Williamson, M. (Eds), John Wiley & Sons, Chichester : 61-76.
- Simberloff, D.**, 1995. Why do introduced species appear to devastate island more than mainland areas ? *Pacific Science* 49 (1) : 87-97.
- Simberloff, D., Dayan, T.**, 1991. The Guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematic* 22 : 115-143.
- Simberloff, D.S., Stiling, P.**, 1996. How risky is biological control ? *Ecology* 77 (7) : 1965-1974.
- Simberloff, D.S., Wilson, E.O.**, 1969. Experimental zoogeography of islands. The colonization of empty islands. *Ecology* 50 : 278-296.
- Simberloff, D.S., Wilson, E.O.**, 1970. Experimental zoogeography of islands. A two year record of colonization. *Ecology* 51 : 934-937.
- Singer, F.J., Swank, W.T., Clebsch, E.E.C.**, 1984. Effects of wild pig rooting in a deciduous forest. *Journal of Wildlife Management* 48 : 464-473.
- Smallwood, J.**, 1982. Nest relocation in ants. *Insectes Sociaux* 29 : 138-147.
- Smith, F.D.M., May, R.M., Pellew, R., Johnson, T.H., Walter, K.R.**, 1993. How much do we know about the current extinction rate ? *Trends in Ecology and Evolution* 8 (10) : 375-378.
- Smith, M.R.**, 1936. The Ants of Puerto Rico. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico* 20 (4) : 819-875.
- Smith, M.R.**, 1965. House infesting ants of the eastern United States. Their recognition, biology and economic importance. *USDA Technical Bulletin* 1326 : 105 pp.
- Smith, T.S., Smith, S.A., Schmidley, D.J.**, 1990. Impact of fire ant (*Solenopsis invicta*) density on northern pigmy mice (*Baiomys taylori*). *Southwestern Naturalist* 35 : 158-162.
- Snelling, R.R.**, 1981. Systematics of social Hymenoptera. In : "Social insects", Vol.2, Hermann, H.R. (Eds), New York : 369-453.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J.**, 1995. Biometry. The principles and practice of statistics in Biological research. 3rd Edition, W.H. Freeman and Company, New York : 887 pp.
- Solem, A.**, 1964. New records of New Caledonian nonmarine mollusks and an analysis of the introduced mollusks. *Pacific Science* 18 : 130-137.
- Soulé, M.E.**, 1991. Conservation: tatics for a constant crisis. *Science* 253 : 744-750.
- Southwood, T.R.E.**, 1978. Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. 2<sup>nd</sup> edition, Chapman & Hall, Londres : 524 pp.
- Southwood, T.R.E.**, 1988. Tactics, strategies and templets. *Oikos* 52 (1) : 3-18.
- Southwood, T.R.E., Moran, V.C., Kennedy, C.E.J.**, 1982. The richness, abundance and biomass of the arthropod communities on trees. *Journal of Animal Ecology* 51 (2) : 635-650.
- Spencer, H.**, 1941. The small fire ant *Wasmannia* in citrus groves a preliminary report. *Florida Entomologist* 24 (1) : 6-14.
- Spiller, D.A., Schoener, T.W.**, 1994. Effects of top and intermediate predators in a

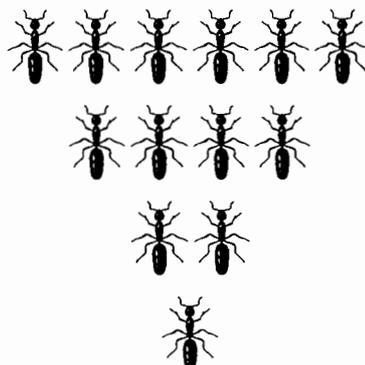
- terrestrial food web. *Ecology* 75 (1) : 182-196.
- Spiller, D.A., Schoener, T.W.**, 1997. Folivory on islands with and without insectivorous lizards: an eight-year study. *Oikos* 78 (1) : 15-22.
- Spiller, D.A., Schoener, T.W.**, 1998. Lizards reduce spider species richness by excluding rare species. *Ecology* 79 (2) : 503-516.
- Stapley, J.H.**, 1976. Check list of insect pests in the British Solomon islands. *Technical Document, Food and Agriculture organization Plant Protection committee for South East Asia and Pacific region 102* : 5 pp.
- Steadman, D.W.**, 1997. Human-caused extinction of birds. In : "*Biodiversity II*", Reaka-Kudla, M.L., Wilson, D.E., Wilson, E.O. (Eds), Joseph Henry Press, Washington : 139-162.
- Stevens, G.**, 1985. Lands in collision. Discovering New Zealand's past geography. *Science Information Publishing Centre, Wellington* : 235 pp.
- Stoker, R.L., Grant, W.E., Vinson, S.B.**, 1995. *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) effect on invertebrate decomposers of carrion in Central Texas. *Environmental Entomology* 24 (4) : 817-822.
- Stoll, O.**, 1898. Zur Kenntniss der geographischen Verbreitung der Ameisen. *Mitteilungen Schweizern Entomologische Gesellschaft* 10 : 120-126.
- Stork, N.E.**, 1987a. Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. *Ecological Entomology* 12 : 69-90.
- Stork, N.E.**, 1987b. Arthropod faunal similarity of bornean rain forest trees. *Ecological Entomology* 12 : 219-226.
- Stork, N.E.**, 1988. Insect diversity : facts, fiction and speculation. *Biological Journal of Linnean Society* 35 : 321-337.
- Suarez, A.V., Bolger, D.T., Case, T.J.**, 1998. Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. *Ecology* 79 (6) : 2041-2056.
- Symstad, A.J., Tilman, D., Wilson, J., Knops, J.M.H.**, 1998. Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition. *Oikos* 81 (2) : 389-397.
- Szathmary, E., Maynard Smith, J.**, 1995. The major evolutionary transitions. *Nature* 374 : 227-231.
- Taylor, R.W.**, 1961. Notes and records of exotic ants introduced into New Zealand. *New Zealand Entomologist* 2 (6) : 1-10.
- Taylor, R.W.**, 1976. The ants of Renell and Bellona Islands. In : "*The natural History of Renell Islands, British Solomon Islands*" 7 : 73-90.
- Taylor, R.W.**, 1978. Nothomyrmecia macrops: a living-fossil ant rediscover. *Science* 201 : 979-985.
- Taylor, R.W.**, 1987. A checklist of the ants of Australia, New Caledonia and New Zealand (Hymenoptera: Formicidae). *CSIRO, Div. Entomology Report 41* : 1-92.
- Tennant, L.E.**, 1994. The ecology of *Wasmannia auropunctata* in primary tropical rainforest in Costa Rica and Panama. In : "*Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species*", Williams, D.F. (Ed.), Westview Press, Boulder : 80-90.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Doledec, S., Olivier, J.M.**, 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* 7 (1) : 75-83.
- Thorne, R.F.**, 1963. Biotic distribution patterns in the tropical Pacific. In : "*Pacific basin biogeography - a Symposium*", Gressitt, J.L. (ed.), Bishop Museum Press, Honolulu : 311-354.
- Thornton, I.W.B., New, T.R., Zann, R.A., Rawlinson, R.W.**, 1990. Colonization of the Krakatau islands by animals: a perspective from the 1980's. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 328 : 131-165.
- Tillier, S.**, 1992. Introduced land snails in New Caledonia: a limited impact in the past, a potential disaster in the future. *Pacific Science* 46 (3) : 396-397.
- Tobin, J.E.**, 1991. A neotropical rainforest canopy, ant community: some ecological considerations. In : "*Ant-Plant Interactions*", Huxley, C.R., Cutler, D.F. (eds), Oxford University Press, Oxford : 536-538.
- Tobin, J.E.**, 1994. Ants as primary consumers: diet and abundance in the Formicidae. in "*Nourishment and evolution in insect societies*", Hunt, J.H., Nalepa, C.A. (Eds), Westview press, Boulder: 279-307.
- Tobin, J.E.**, 1995. Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. in "*Forest canopies*", Lowmann, M.D., Nadkarni, N.M. (Eds), Academic press, Londres : 129-147.
- Tobin, J.E.**, 1997. Competition and coexistence of ants in a small patch of rainforest canopy in Peruvian Amazonia. *Journal of the New York Entomological Society* 105 : 105-112.
- Todd Davies, V.**, 1986. Australian spiders, Araneae: Collection, preservation and identification. *Queensland Museum Booklet, 14, Brisbane* : 60 pp.
- Torres, J.A.**, 1984a. Niches and Coexistence of ants communities in Puerto Rico:

- repeated patterns. *Biotropica* 16 (4) : 284-295.
- Torres, J.A.**, 1984b. Diversity and distribution of ant communities in Puerto Rico. *Biotropica* 16 (4) : 296-303.
- Tourneur, J. C.**, 1994. Modalités usceptibles de permettre une réhabilitation écologique de l'îlot Le Prédour et une restauration de sa flore par des mesures de gestion de sa faune sauvage. *Mémoire fin d'études Ingénieur Agronome, ENSA, Rennes* : 33 pp.
- Tsuji, K., Tsuji, N.**, 1996. Evolution of life history strategies in ants: Variation in queen number and mode of colony founding. *Oikos* 76 (1) : 83-92.
- Turner, I.M.**, 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* 33 : 200-219.
- Turner, I.M., Corlett, R.T.**, 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* 11 (8) : 330-333.
- Turner, I.M., Tan, H.T.W., Wee, Y.C., Ibrahim, A.B., Chew, P.T., Corlett, R.T.**, 1994. A study of plant species extinction in Singapore: lessons for the conservation of tropical biodiversity. *Conservation Biology* 8 (3) : 705-712.
- 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, Lausanne* : 161 pp.
- Ulloa-Chacon, P., Cherix, D.**, 1988. Quelques aspects de la biologie de *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Colloque Insectes Sociaux* 4 : 177-184.
- Ulloa-Chacon, P., Cherix, D.**, 1989. Etude de quelques facteurs influençant la fécondité des reines de *Wasmannia auropunctata* R. (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Colloque Insectes Sociaux* 5 : 121-129.
- Ulloa-Chacon, P., Cherix, D.**, 1990a. The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (R.) (Hymenoptera: Formicidae). In : "Applied Myrmecology: a World Perspective", *Vander Meer, R.K., Jaffe, K., Cedeno, A. (eds), Westview Press, Boulder* : 281-289.
- Ulloa-Chacon, P., Cherix, D.**, 1990b. Perspectives de contrôle chimique de la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* au moyen d'analogues de l'hormone juvénile. *Actes Colloque Insectes Sociaux* 6 : 187-194.
- Ulloa-Chacon, P., Cherix, D.**, 1994. Perspectives on control of the little fire ant (*Wasmannia auropunctata*) on the Galapagos Islands (Ecuador). In : "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species", *Williams, D.F. (Ed.), Westview Press, Boulder* : 63-72.
- Usher, M.**, 1988. Biological invasions of nature reserves: a search for generalisations. *Biological Conservation* 44 : 119-135.
- Vail, K.M., Williams, D.F.**, 1994. Foraging of the Pharaoh ant, *Monomorium pharaonis*: an exotic in the urban environment. In : "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species", *Williams, D.F. (Ed.), Westview Press, Boulder* : 228-239.
- Van Balgooy, M.M.J.**, 1960. Preliminary plant geographical analysis of the Pacific. *Blumea* 10 (2) : 385-430.
- Van Loon, A.J., Boomsma, J.J., Andrasfalvy, A.**, 1990. A new polygynous *Lasius* species (Hymenoptera; Formicidae) from central Europe. I. Description and general biology. *Insectes Sociaux* 37 : 348-362.
- Vanderwoude, C., Andersen, A.N., House, P.N.**, 1997a. Community organisation, biogeography and seasonality of ants in an open forest of South-Eastern Queensland. *Australian Journal of Zoology* 45 (5) : 523-537.
- Vargo, E.L., Porter, S.D.**, 1989. Colony reproduction by budding in the polygyne form of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 82 (3) : 307-313.
- Veeresh, G.K.**, 1990. Pest ants in India. In : "Applied Myrmecology: a world perspective", *Vander Meer, R.K., Jaffe, K., Cedeno, A. (Eds.), Westview Press, Boulder* : 15-24.
- de la Vega, I.**, 1994. Food searching behavior and competition between *Wasmannia auropunctata* and native ants on Santa Cruz and Isabela, Galapagos Islands. In : "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species", *Williams, D.F. (Ed.), Westview Press, Boulder* : 73-79.
- Vepsäläinen, K., Savolainen, R.**, 1990. The effect of interference by formicine ants on the foraging of *Myrmica*. *Journal of Animal Ecology* 59 : 643-654.
- Vermeij, G.J.**, 1991a. When biotas meet: understanding biotic interchange. *Science* 233 : 1099-1104.
- Vermeij, G.J.**, 1991b. Anatomy of an invasion: the trans-arctic interchange. *Paleobiology* 17 : 281-307.
- Viehmeyer, H.**, 1924. Formiciden der australischen Faunenregion. *Entomologische Mitteilungen* 13 (4/5) : 219-229.
- Vigne, J.D.**, 1997. L'emprise de l'homme depuis la préhistoire. In : "Iles. Vivre entre ciel et mer", *Vigne J.D. (Ed.), Editions*

- Nathan et *Museum national d'histoire Naturelles, Paris* : 89-104.
- Vinson, S.B.**, 1991. Effects of the red imported fire ant on a small plant decomposing arthropod community. *Environmental Entomology* 20 (2) : 98-103.
- Vinson, S.B.**, 1994. Impact of the invasion of *Solenopsis invicta* (Buren) on native food webs. In : "*Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species*", Williams, D.F. (Ed.), Westview Press, Boulder : 240-258.
- Vinson, S.B.**, 1997. Invasion of the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae). *American Entomologist* : 23-39.
- Vinson, S.B., MacKay, W.P.**, 1990. Effects of the fire ant, *Solenopsis invicta*, on electrical circuits and equipment. In : "*Applied Myrmecology: a world perspective*" R.K. Vander Meer, K. Jaffe & A. Cedeno Eds., Westview Press : 497-503.
- Vinson, S.B., Scarborough, T.A.**, 1991. Interactions between *Solenopsis invicta* (Hymenoptera Formicidae), *Rhopalosiphum maidis* (Homoptera Aphididae) and the parasitoid *Lysiphlebus testaceipes* Cresson (Hymenoptera, Aphidiidae). *Annals of Entomological Society of America* 84 : 158-164.
- Visser, D., Wright, M.G., Giliomee, J.H.**, 1996. The effect of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae), on flower-visiting insects of *Protea nitida* Mill (Proteaceae). *African Entomology* 4 : 285-287.
- Vitousek, P.M.**, 1988. Diversity and Biological invasions of Oceanic Islands. In : "*Biodiversity*", Wilson, E.O. (Ed.), National Academic Press, Washington : 181-189.
- Vitousek, P., Walker, L.**, 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monograph* 59 (3) : 247-265.
- Vitousek, P., Walker, L., Whiteaker, L., Mueller-Dombois, D., Matson, P.**, 1987. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* 238 : 802-804.
- Vitousek, P.M., Adersen, H., Loope, L.L.**, 1995. Introduction - Why focus on islands ? in : "*Islands. Biological diversity and ecosystem function*", Vitousek, P.M., Loope, L.L. & Adersen, H. (Eds), *Ecological Studies* 115 : 1-4.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Westbrook, R.**, 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84 (5) : 468-478.
- Volkl, W.**, 1997. Interactions between ants and aphid parasitoids: Patterns and consequences for resource utilization. In : "*Vertical Food Web Interactions*", Dettner et al. (Eds), *Ecological Studies*, 130 : 225-240.
- von Broembsen, S.L.**, 1989. Invasion of natural ecosystems by plant pathogens. In : "*Biological invasions: A global perspective*", Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, K.J., Rejmanek, M., Williamson, M. (Eds), John Wiley & Sons, Chichester : 77-84.
- Walker, B.H.**, 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6 (1) : 18-23.
- Wallace, A.R.**, 1880. Island life. MacMillan, Londres.
- Ward, P.S.**, 1980. Genetic variation and population differentiation in the *Rhytidoponera impressa* group, a species complex of ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Evolution* 34 (6) : 1060-1076.
- Ward, P.S.**, 1984. A revision of the ant genus *Rhytidoponera* (Hymenoptera : Formicidae) in New Caledonia. *Australian Journal of Zoology* 32 : 131-175.
- Ward, P.S.**, 1985. Taxonomic congruence and disparity in an insular ant fauna: *Rhytidoponera* in New Caledonia. *Systematic Zoology* 34 (2) : 140-151.
- Ward, P.S.**, 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.
- Ward, P.S., Taylor, R.W.**, 1981. Allozyme variation, colony structure and genetic relatedness in the primitive ant *Nothomyrmecia macrops* Clark (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Australian entomological Society* 20 (3) : 77-183.
- Wasmann, E.**, 1897. Beutetiere von *Polybia scutellaris* (White) Sauss. *Zoologische Anzeiger* 20 : 276-279.
- Waterhouse, D.F., Norris, K.P.**, 1989. Biological control: Pacific prospects supplement 1. *ACIAR Monographs* 12, ACIAR ed., Canberra : 125 pp.
- Watt, W.B.**, 1994. Allozymes in evolutionary genetics: self-imposed burden or extraordinary tool ? *Genetics* 136 : 11-16.
- Way, M. J.**, 1963. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera. *Annual Review of Entomology* 8 : 307-344.
- Way, M.J., Bolton, B.**, 1997. Competition between ants for coconut palm nesting sites. *Journal of Natural History* 31 (3) : 439-455.
- Way, M.J., Cammell, M.E., Paiva, M.R., Collingwood, C.A.**, 1997.

- Distribution and dynamics of the Argentine ant *Linepithema (Iridomyrmex) humile* (Mayr) in relation to vegetation, soil conditions, topography and native competitor ants in Portugal. *Insectes Sociaux* 44 (4) : 415-433.
- Weaver, J.C.**, 1995. Indicator species and scale of observation. *Conservation Biology* 9 (4) : 939-942.
- Wetterer, J.K.**, 1997a. Ants on *Cecropia* in Hawaii. *Biotropica* 29 (1) : 128-132.
- Wetterer, J.K.**, 1997b. Alien ants of the Pacific islands. *Aliens* (3) : 3-4.
- Wetterer, J.K., Banko, P.C., Laniawe, L.P., Slotterback, J.W., Brenner, G.J.**, 1998a. Nonindigenous ants associated with geothermal and human disturbance in Hawai'i volcanoes national park. *Pacific Science* 52 (1) : 40-50.
- Wetterer, J.K., Schultz, T.R., Meier, R.**, 1998b. Phylogeny of fungus-growing ants (Tribe Attini) based on mtDNA sequence and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9 : 42-47.
- Whelan, R.J.**, 1995. The ecology of fire. *Cambridge University Press, Cambridge* : 345 pp.
- Wheeler, G.C., Wheeler, J.**, 1954. The ant larvae of the Myrmicine tribes Meranoplini, Ochetyomyrmicini and Tetramoriini. *The American Midland Naturalist* 52 (2) : 443-452.
- Wheeler, W.M.**, 1901. Notices biologiques sur les fourmis mexicaines. *Annales de la Société entomologique de Belgique* 45 (6) : 199-205.
- Wheeler, W.M.**, 1906. On certain tropical ants introduced into the United States. *Entomological News* : 23-26.
- Wheeler, W.M.**, 1908. A European ant (*Myrmica levinodis*) introduced into Massachusetts. *Journal of Economic Entomology* 1 : 337-339.
- Wheeler, W.M.**, 1910. Ants: their structure, development and behavior. *Columbia University Press* : 663 pp.
- Wheeler, W.M.**, 1916. Ants carried in a floating log from the Brazilian mainland to San Sebastian island. *Psyche* 33 : 180-183.
- Wheeler, W.M.**, 1922. Ants of the Belgian Congo. *Bulletin American Museum of Natural History* 45 : 1-1139.
- Wheeler, W.M.**, 1929. Two neotropical ants established in the United States. *Psyche* 36 : 89-90.
- Whitcomb, W.H., Denmark, H.A., Buren, W.F., Carroll, J.F.**, 1972. Habits and present distribution in Florida of the exotic ant, *Pseudomyrmex mexicanus* (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist* 55 : 31-34.
- Whitfield, J.B., Cameron, S.A.** 1998. Hierarchical analysis of variation in the mitochondrial 16S rRNA gene among hymenoptera. *Molecular Biology & Evolution* 15 (12) : 1728-1743.
- Whittaker, R.H.**, 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21 : 213-251.
- Williams, D.F.**, 1994. Control of the introduced pest *Solenopsis invicta* in the United States. In : "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species", Williams, D.F (Ed.), Westview Press, Boulder : 282-292.
- Williams, D.F., Whelan, P.M.**, 1992. Bait attraction of the introduced pest ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae) in the Galapagos Islands. *Journal of Entomological Science* 27 : 29-34.
- Williams, F.X.**, 1945. The aculeate wasps of New Caledonia with natural history notes. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 12 (2) : 407-452.
- Williams, P.H., Gaston, K.J., Humphries, C.J.**, 1997. Mapping biodiversity value worldwide, combining higher-taxon richness from different groups. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 264 (1378) : 141-148.
- Williamson, M.**, 1981. Island Populations. *Oxford University Press, Oxford* : 286 pp.
- Williamson, M.**, 1996. Biological invasions. *Population and Community Biology series* (15), Chapman & Hall, Londres : 244 pp.
- Wilson, E. O.**, 1957. The discovery of cerapachyine ants on New Caledonia, with description of new species of *Phyracaces* and *Sphinctomyrmex*. *Brevoria* 74 : 1-9.
- Wilson, E. O.**, 1958a. Studies on the ant fauna of Melanesia: 1-the tribe Leptogenyini, 2-the tribe Amblyopini and Platythyreini. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University* 118 (3) : 101-153.
- Wilson, E. O.**, 1958b. Studies on the ant fauna of Melanesia: 3- *Rhytidoponera* in western Melanesia and the Mollucas, 4-the tribe Ponerini. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University* 119 (4) : 303-371.
- Wilson, E. O.**, 1958c. Observations on the behavior of the Cerapachyine ants. *Insectes Sociaux* 5 (1) : 129-140.
- Wilson, E. O.**, 1959a. Adaptive shift and dispersal in a tropical ant fauna. *Evolution* 13 (1) : 122-144.
- Wilson, E. O.**, 1959b. Studies on the ant fauna of Melanesia: 5-the tribe Odontomachini. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University* 120 (5) : 483-510.

- Wilson, E. O.**, 1959c. Studies on the ant fauna of Melanesia: 6-the tribe Cerapachyini. *Pacific insect 1* (1) : 39-57.
- Wilson, E. O.**, 1961. The nature of the taxon cycle in the melanesian ant fauna. *The American Naturalist 95* (882) : 169-193.
- Wilson, E. O.**, 1964. The true army ants of the indo-australian area (Hymenoptera: Formicidae: Dorylinae). *Pacific insect 6* (3) : 427-483.
- Wilson, E. O.**, 1971. Insect societies. *Harvard University Press, Cambridge* : 548 pp.
- Wilson, E. O.**, 1976. Which are the most prevalent ant genera. *Studia Entomologica (N.S.) 19* : 187-200.
- Wilson, E. O.**, 1987a. Causes of ecological success: the case of the ants. *Journal of Animal Ecology 56* (3) : 1-9.
- Wilson, E.O.**, 1987b. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: a first assessment. *Biotropica 19* (3) : 245-251.
- Wilson, E.O.**, 1992. The diversity of life. *Harvard university Press, Cambridge* : 496 pp.
- Wilson, E.O.**, 1994. Naturalist. *Harvard University Press, Cambridge* : 371 pp.
- Wilson, E.O.**, 1997. Introduction. In : "Biodiversity II", *Reaka-Kudla, M.L., Wilson, D.E., Wilson, E.O. (Eds), Joseph Henry Press, Washington* : 1-3.
- Wilson, E.O., Bossert, W.H.**, 1971. A primer of population biology. *Sinauer Associates Inc., Sunderland* : 180 pp.
- Wilson, E.O., Taylor, R.W.**, 1967a. The ants of Polynesia (Hymenoptera: Formicidae). *Pacific Insects Monography 14* : 109 pp.
- Wilson, E.O., Taylor, R.W.**, 1967b. An estimate of the potential evolutionary increase in species density in the Polynesian ant fauna. *Evolution 21* (1) : 1-10.
- Wojcik, D.P.**, 1994. Impact of red imported fire ant on native ant species in Florida. In : "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species", *Williams, D.F (Ed.), Westview Press, Boulder* : 269-281.
- Wolfenbarger, D.O.**, 1947. Tests of some newer insecticides for control of subtropical fruit and truck crop pests. *Florida Entomologist 29* : 37-44.
- Yamauchi, K., Ogata, K.**, 1995. Social structure and reproductive systems of tramp versus endemic ants (Hymenoptera : Formicidae) Ryukyu islands. *Pacific Science 49* (1) : 55-68.
- York, A.**, 1994. The long term effects of fire on forest ant communities: management implications for the conservation of biodiversity. *Memoirs of the Queensland Museum 36* (1) : 231-239.
- Young, B.E., Kaspari, M., Martin, T.E.**, 1990. Species-specific nest site selection by birds in ant-acacia trees. *Biotropica 22* (3) : 310-315.
- Zenner-Polonia, I.**, 1990. Biological aspects of the "Hormiga Loca", *Paratrechina (Nylanderia) fulva* (Mayr), in Colombia. In : "Applied Myrmecology: a World Perspective", *Vander Meer, R.K., Jaffe, K., Cedeno, A. (Eds), Westview Press, Boulder* : 290-297.
- Zenner-Polonia, I.**, 1994. Impact of *Paratrechina fulva* on other ant species. In : "Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species", *Williams, D.F (Ed.), Westview Press, Boulder* : 121-132.





# **ANNEXES**



## Liste des annexes

- ❖ **Annexe 1 : Composition de la myrmécofaune néo-calédonienne**
- ❖ **Annexe 2 : Inventaire des espèces de Formicidae déplacées par les activités humaines**
- ❖ **Annexe 3 : Inventaire des zones d'introduction de *W. auropunctata* à travers le monde**
- ❖ **Annexe 4 : Composition des guildes trophiques**
- ❖ **Annexe 5 : Données brutes des captures réalisées au sol**
- ❖ **Annexe 6 : Données brutes des captures réalisées en *fogging***
- ❖ **Annexe 7 : Guildes des micro-hyménoptères récoltés en *fogging***
- ❖ **Annexe 8 : Questionnaire oiseaux et données brutes des observations ornithologiques**
- ❖ **Annexe 9 : Paramètres des AFC réalisées**



# **ANNEXE 1**



LISTE DES ESPECES DE FORMICIDAE RENCONTREES EN NOUVELLE-CALEDONIE  
HYMENOPTERA : FORMICIDAE

**Sous-Famille des Cerapachyinae**

- Cerapachys cohici* (Wilson), 1957 / Endémique  
*Cerapachys dumbletoni* (Wilson), 1957 / Endémique  
*Sphinctomyrmex caledonicus* Wilson, 1957 / Endémique

**Sous-Famille des Dolichoderinae**

- Dolichoderus tricolor* Emery, 1914 / Endémique  
*Iridomyrmex anceps* (Roger), 1863 / Indigène  
*Iridomyrmex calvus* Emery, 1914 / Endémique  
*Iridomyrmex obsidianus* Emery, 1914 / Endémique  
*Leptomyrmex pallens* Emery, 1883 / Indigène  
*Leptomyrmex pallens geniculatus* Emery, 1914 / Endémique  
*Leptomyrmex pallens nigriceps* Emery, 1914 / Endémique  
*Ochetellus glaber* (Mayr), 1862 / Indigène  
*Tapinoma melanocephalum* (Fabricius), 1793 / Introduite  
*Technomyrmex albipes* (Smith, F.), 1861 / Introduite

**Sous-Famille des Formicinae**

- Anoplolepis gracilipes* (Smith, F.), 1857 / Introduite  
*Brachymyrmex obscurior* Forel, 1893 / Introduite  
*Camponotus camelus* Emery, 1883 / Endémique  
*Camponotus chloroticus* Emery, 1897 / Indigène  
*Camponotus gambeyi* Emery, 1883 / Endémique  
*Camponotus gambeyi marthae* Forel, 1894 / Endémique  
*Camponotus hoplites* Emery, 1914 / Endémique  
*Camponotus irritans croceomaculatus* Emery, 1914/Endémique  
*Camponotus novaehollandiae* Mayr, 1870 / Indigène  
*Camponotus pulchellus* Forel, 1894 / Endémique  
*Camponotus rufifrons leucopus* Emery, 1914 / Indigène  
*Camponotus sommeri* Forel, 1894 / Endémique  
*Paratrechina caledonica* (Forel), 1902 / Endémique  
*Paratrechina foreli* (Emery), 1914 / Endémique  
*Paratrechina foreli nigriventris* (Emery), 1914 / Endémique  
*Paratrechina longicornis* (Latreille), 1802 / Introduite  
*Paratrechina minutula* (Forel), 1901 / Introduite  
*Paratrechina obscura* (Mayr), 1862 / Introduite (?)  
*Paratrechina vaga* (Forel), 1901 / Indigène (?)  
*Plagiolepis alluaudi* Emery, 1894 / Introduite  
*Polyrhachis guerini* Roger, 1863 / Indigène

**Sous-Famille des Myrmecilinae**

- Myrmecia apicalis* Emery, 1883 / Endémique

**Sous-Famille des Myrmicinae**

- Adelomyrmex hirsutus* Mann, 1921 / Indigène (?)  
*Cardiocondyla emeryi* Forel, 1881 / Introduite  
*Cardiocondyla wroughtoni* (Forel), 1890 / Introduite  
*Eurhopalothrix caledonica* Brown et Kempf, 1960 / Endémique  
*Lordomyrma caledonica* (André), 1889 / Endémique  
*Lordomyrma rouxi* (Emery), 1914 / Endémique  
*Lordomyrma sarasini* (Emery), 1914 / Endémique  
*Meranoplus leveillei* Emery, 1883 / Endémique  
*Monomorium aper* (Emery), 1914 / Endémique  
*Monomorium aper dubia* (Emery), 1914 / Endémique  
*Monomorium croceiventre* (Emery), 1914 / Endémique  
*Monomorium floricola* (Jerdon), 1851 / Introduite  
*Monomorium forcipatum* (Emery), 1914 / Endémique  
*Monomorium longipes* (Emery), 1914 / Endémique  
*Monomorium melleum* (Emery), 1914 / Endémique  
*Monomorium tricolor* (Emery), 1914 / Endémique  
*Oligomyrmex sodalis* (Emery), 1914 / Endémique  
*Orectognathus sarasini* (Emery), 1914 / Endémique  
*Pheidole fervens* Smith, F., 1858 / Indigène (?)  
*Pheidole luteipes* (Emery), 1914 / Endémique  
*Pheidole luteipes obvia* (Emery), 1914 / Endémique  
*Pheidole megacephala* (Fabricius), 1793 / Introduite  
*Pheidole oceanica* Mayr, 1866 / Indigène  
*Pheidole unbonata* Mayr, 1870 / Indigène  
*Pheidole variabilis aliena* Emery, 1914 / Endémique  
*Pheidole variabilis croceithorax* Emery, 1914 / Endémique  
*Pheidole xanthocnemis* Emery, 1914 / Endémique  
*Quadristruma emmae* (Emery), 1890 / Introduite  
*Rogeria sublevinodis* Emery, 1914 / Endémique  
 (uniquement connue des Loyautés)  
*Solenopsis geminata* (Fabricius), 1804 / Introduite  
*Solenopsis papuana* Emery, 1900 / Introduite  
*Strumigenys godeffroyi* Mayr, 1866 / Indigène  
*Tetramorium bicarinatum* (Nylander), 1846 / Introduite

*Tetramorium insolens* (Smith, F.), 1861 / Indigène (?)  
*Tetramorium pacificum* Mayr, 1870 / Introduite  
*Tetramorium simillimum* (Smith, F.), 1851 / Introduite  
*Tetramorium tenuicrinis* (Emery), 1914 / Indigène  
*Vollenhovia denticulata* (Emery), 1914 / Endémique  
*Vollenhovia oblonga pedestris* (Smith, F.), 1861 / Indigène  
*Wasmannia auropunctata* (Roger), 1863 / Introduite

#### Sous-Famille des Ponerinae

*Amblyopone australis* Erichson, 1842 / Indigène (?)  
*Anochetus graeffei* Mayr, 1870 / Indigène (?)  
*Cryptopone rotundiceps* (Emery), 1914 / Indigène  
*Discothyrea remingtoni* Brown, 1948 / Endémique  
*Hypoconera elliptica* (Forel), 1900 / Introduite (?)  
*Hypoconera opaciceps* (Mayr), 1887 / Introduite  
*Hypoconera punctatissima* (Roger), 1859 / Introduite  
*Leptogenys acutangula* (Emery), 1914 / Endémique  
*Leptogenys punctata* (Emery), 1914 / Endémique  
*Leptogenys rouxi* (Emery), 1914 / Endémique  
*Leptogenys sagaris* (Emery), 1914 / Endémique  
*Odontomachus simillimus* Smith, F., 1858 / Indigène  
*Ponera lae* Forel, 1913 / Introduite  
*Prionopelta brocha* Wilson, 1958 / Endémique  
*Prionopelta opaca* Emery, 1897 / Indigène (?)  
*Rhytidoponera acanthoponeroides* Viehmeyer, 1924 / Endémique  
*Rhytidoponera aquila* Ward, 1984 / Endémique  
*Rhytidoponera arborea* Ward, 1984 / Endémique  
*Rhytidoponera atropurpurea* (Emery), 1914 / Endémique  
*Rhytidoponera depilis* Ward, 1984 / Endémique  
*Rhytidoponera fulgens* (Emery), 1883 / Endémique  
*Rhytidoponera insularis* Ward, 1984 / Endémique  
*Rhytidoponera koumensis* Ward, 1984 / Endémique  
*Rhytidoponera litoralis* Ward, 1984 / Endémique  
*Rhytidoponera luteipes* Ward, 1984 / Endémique  
*Rhytidoponera mimica* Ward, 1984 / Endémique  
*Rhytidoponera nitidiventris* Ward, 1984 / Endémique  
*Rhytidoponera numeensis* (André), 1889 / Endémique  
*Rhytidoponera opaciventris* Ward, 1984 / Endémique  
*Rhytidoponera pulchella* (Emery), 1883 / Endémique  
*Rhytidoponera terrestris* Ward, 1984 / Endémique  
*Rhytidoponera versicolor* Brown, 1958 / Endémique  
*Rhytidoponera wilsoni* Brown, 1958 / Endémique

#### Espèces nouvelles

##### Cerapachyinae :

*Cerapachys* n. spp. (5 espèces)

##### Formicinae :

*Acropyga* n. sp.  
*Paratrechina* n. sp. (cf foreli)  
*Paratrechina* n. sp. (cf caledonica)

##### Myrmicinae :

*Adelomyrmex* n. sp.  
*Calyptomyrmex* n. sp.  
*Crematogaster* n. sp. (?)  
*Lordomyrma* n. spp. (16 espèces)  
*Vollenhovia* n. sp.  
*Tetramorium* n. sp. (cf tenuicrinis)

##### Ponerinae

*Discothyrea* n. spp. (au moins 5 espèces)  
*Proceratium* n. spp. (3 espèces)

#### Espèces non identifiées

##### Dolichoderinae :

*Iridomyrmex* sp. (cf bicknelli)  
*Tapinoma* sp. (cf minutum)  
*Technomyrmex* sp. (cf albipes)

##### Formicinae :

*Camponotus* spp. (au moins 4 espèces)

##### Myrmicinae :

*Monomorium* spp. (au moins 2 espèces)  
*Strumigenys* sp. (cf mailei)

#### Espèces dont l'occurrence est douteuse

**Formicinae :** *Paratrechina bourbonica* (Forel), 1886 / mentionné par Cohic (1950) mais sans aucune localité. Il s'agit sans doute d'une mauvaise identification de *P. longicornis*. En effet, cette dernière espèce n'est pas citée par Cohic dans son catalogue des ravageurs présents en Nouvelle-Calédonie, alors qu'elle est mentionnée par Emery en 1914. En outre Cohic a été en poste à la Réunion avant de venir en Nouvelle-Calédonie, or *P. bourbonica* y est très abondante. Ce fait renforce l'idée d'une confusion dans l'identification de l'espèce en Nouvelle-Calédonie

**Leptanillinae :** *Leptanilla* sp. Frank 1970 / uniquement mention Nouvelle-Calédonie, aucune localité précise et tube vide dans la collection du CSIRO

**Myrmicinae :** *Adelomyrmex biroi* Emery, 1897 / mentionné par Wilson et Taylor (1967) mais identification douteuse selon Taylor (1987)

**Sources bibliographiques :** Bigot (1985), Emery (1883, 1914), Forel (1894), Jourdan et Chazeau (1997), Taylor (1987), Ward (1984), Wilson (1976), Wilson et Taylor (1967a)

<p>Liste des Formicidae introduites en Nouvelle-Calédonie</p>
---

**Sous-Famille des Dolichoderinae**

- Tapinoma melanocephalum* (Fabricius) 1793 \*
- Technomyrmex albipes* (Smith, F.), 1861 \*

**Sous-Famille des Formicinae**

- Anoplolepis gracilipes* (Smith, F.), 1857 \*
- Brachymyrmex obscurior* Forel, 1893 \*
- Paratrechina longicornis* (Latreille), 1802 \*
- Paratrechina minutula* (Forel), 1901
- Paratrechina obscura* (Mayr), 1862
- Plagiolepis alluaudi* Emery, 1894 \*

**Sous-Famille des Myrmicinae**

- Cardiocondyla emeryi* Forel, 1881 \*
- Cardiocondyla wroughtoni* (Forel), 1890 \*
- Monomorium floricola* (Jerdon), 1851 \*
- Pheidole megacephala* (Fabricius), 1793 \*
- Quadristruma emmae* (Emery), 1890
- Solenopsis geminata* (Fabricius), 1804 \*
- Solenopsis papuana* Emery, 1900
- Tetramorium bicarinatum* (Nylander), 1846 \*
- Tetramorium pacificum* Mayr, 1870
- Tetramorium simillimum* (Smith, F.), 1851 \*
- Wasmannia auropunctata* (Roger), 1863 \*

**Sous-Famille des Ponerinae**

- Hypoponera elliptica* (Forel), 1900
- Hypoponera opaciceps* (Mayr), 1887
- Hypoponera punctatissima* (Roger), 1859
- Ponera leae* Forel, 1913

\* "Tramp species" selon les critères de Passera (1994)



# **ANNEXE 2**



## Inventaire des espèces de Formicidae déplacées par les activités humaines

Espèces qui se sont  
établies durablement en  
dehors de leur aire  
d'origine

Espèces qui se sont  
établies au moins  
temporairement hors de  
leur aire ou interceptées  
par les services de  
quarantaine

### Sous-Famille des Dolichoderinae

<i>Iridomyrmex anceps</i>	<i>Dolichoderus bituberculata</i> *
<i>Iridomyrmex darwinianus</i>	<i>Dolichoderus quadripunctatus</i> *
<i>Iridomyrmex iniquus</i>	<i>Dolichoderus taschenbergi</i> †
<i>Linepithema humile</i>	<i>Iridomyrmex purpureus</i>
<i>Ochetellus glaber</i>	
<i>Tapinoma melanocephalum</i>	
<i>Tapinoma sessile</i>	
<i>Tapinoma smirothi</i>	
<i>Technomyrmex albipes</i>	

### Sous-Famille des Formicinae

<i>Anoplolepis gracilipes</i>	<i>Camponotus abdominalis</i> *
<i>Brachymyrmex cordemoyi</i>	<i>Camponotus cylindricus</i> ?
<i>Brachymyrmex heeri</i>	<i>Camponotus exiguoguttatus</i> *
<i>Brachymyrmex obscurior</i>	<i>Camponotus herculeanus</i>
<i>Camponotus compressus</i>	<i>Camponotus obscuripes</i> *
<i>Camponotus planatus</i>	<i>Camponotus pennsylvanicus</i>
<i>Camponotus variegatus</i>	<i>Camponotus senex</i>
<i>Formica integra</i>	<i>Formica neoclara</i> †
<i>Formica lugubris</i> †	<i>Formica obscuripes</i> †
<i>Lasius alienus</i>	<i>Formica podzolica</i> †
<i>Lasius neglectus</i>	<i>Formica subpolita</i> *
<i>Oecophylla smaradigma</i> †	<i>Lasius flavus</i> ? *
<i>Paratrechina bourbonica</i>	<i>Lasius niger</i>
<i>Paratrechina flavipes</i>	<i>Paratrechina parva</i> *
<i>Paratrechina fulva</i> †	<i>Paratrechina sharpi</i> *
<i>Paratrechina guatemalensis</i>	<i>Paratrechina steinheili</i> ?
<i>Paratrechina jaegerskioeldi</i>	<i>Plagiolepis melanogaster</i> *
<i>Paratrechina longicornis</i>	<i>Plagiolepis pigmea</i>
<i>Paratrechina minutula</i>	<i>Polyrhachis argentea</i> *
<i>Paratrechina obscura</i>	
<i>Paratrechina vaga</i>	
<i>Paratrechina vividula</i>	
<i>Plagiolepis alluaudi</i>	
<i>Plagiolepis exigua</i>	
<i>Prenolepis nitens</i>	

### Sous-Famille des Myrmicinae

<i>Acromyrmex octospinosus</i>	<i>Crematogaster laboriosa</i> *
<i>Anergates atratulus</i>	<i>Crematogaster lineolata</i> *
<i>Cardiocondyla ectopia</i>	<i>Cyphomyrmex rimosus</i> ?
<i>Cardiocondyla emeryi</i>	<i>Eurhopalothrix floridana</i> ?
<i>Cardiocondyla nuda</i>	<i>Leptothorax cf subditivus</i> ?

*Cardiocondyla venustula*  
*Cardiocondyla wroughtonii*  
*Cyphomyrmex fuscus*  
*Leptothorax acervorum*  
*Mayriella abstinens*  
*Monomorium destructor*  
*Monomorium floricola*  
*Monomorium fossulatum*  
*Monomorium gracillimum*  
*Monomorium indicum*  
*Monomorium latinode*  
*Monomorium minutum*  
*Monomorium orientale*  
*Monomorium pharaonis*  
*Monomorium salomonis*  
*Monomorium sechellense*  
*Monomorium subcoecum*  
*Monomorium subopacum*  
*Myrmica laevinodis*  
*Myrmica rubra*  
*Orectognathus antennatus*  
*Pheidole anastasioi*  
*Pheidole dentata*  
*Pheidole fervens*  
*Pheidole megacephala*  
*Pheidole moerens*  
*Pheidole oceanica*  
*Pheidole subarmata*  
*Pheidole teneriffana*  
*Pheidole umbonata*  
*Pheidole variabilis*  
*Pheidole vigilans*  
*Quadristruma emmae*  
*Serrastruma simoni*  
*Solenopsis daguerrei*  
*Solenopsis geminata*  
*Solenopsis invicta* =  
*S. wagneri*  
*Solenopsis laevipes*  
*Solenopsis papuana*  
*Solenopsis richteri*  
*Solenopsis saevissima*  
*Strumigenys eggerti*  
*Strumigenys godeffroyi*  
*Strumigenys lewisi*  
*Strumigenys mayri*  
*Strumigenys perplexa*  
*Strumigenys rogeri*  
*Strumigenys xenos*  
*Tetramorium bicarinatum*  
*Tetramorium caespitum*  
*Tetramorium caldarium*  
*Tetramorium grassii*  
*Tetramorium lanuginosum*  
*Tetramorium lucayanum*  
*Tetramorium pacificum*  
*Tetramorium simillimum*  
*Tetramorium striatidens*  
*Tetramorium tonganum*  
*Monomorium ebininum* \*  
*Perissomyrmex snyderi* ?  
*Crematogaster scutellaris*  
*Pheidole hyatti* \*  
*Pheidole punctatissima* \*  
*Pheidole rhombinoda* \*  
*Pheidologeton affinis* \*  
*Pristomyrmex pungens*  
*Smithistruma epinotalis*  
*Smithistruma margaritae* ?  
*Solenopsis texana*  
*Strumigenys gundlachi* ?  
*Strumigenys lanuginosa* ?  
*Strumigenys silvestrii* ?  
*Wasmannia sigmoidea*  
*Wasmannia sigmoidea*

*Trichoscapa membranifera*  
*Wasmannia auropunctata* †

#### Sous-Famille des Ponerinae

<i>Amblyopone australis</i>	<i>Amblyopone zwaluwenbergi</i>
<i>Hypoponera bondroiti</i>	<i>Anochetus graeffei</i> ?
<i>Hypoponera eduardi</i>	<i>Brachyponera chinensis</i>
<i>Hypoponera elliptica</i>	<i>Gnamptogenys porcata</i> *
<i>Hypoponera gleadowi</i>	<i>Odontomachus brunneus</i>
<i>Hypoponera opaciceps</i>	<i>Odontomachus monticola</i> ?
<i>Hypoponera punctatissima</i>	<i>Pachycondyla darwinii</i> ?
<i>Hypoponera sinensis</i>	<i>Rhytidoponera metallica</i>
<i>Hypoponera zwaluwenbergi</i>	
<i>Leptogenys falcigera</i>	
<i>Leptogenys maxillosa</i>	
<i>Odontomachus haematodes</i>	
<i>Odontomachus similimus</i>	
<i>Pachychondyla obscurans</i>	
<i>Pachychondyla sennaarensis</i>	
<i>Pachychondyla solitaria</i>	
<i>Pachychondyla stigma</i>	
<i>Pachychondyla testacea</i>	
<i>Ponera leae</i>	
<i>Ponera swezeyi</i>	

#### Sous-Famille des Cerapachyinae

*Cerapachys biroi*  
*Cerapachys silvestrii*

#### Sous-Famille des Pseudomyrmicinae

<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	<i>Pseudomyrmex cubaensis</i> ?
<i>mexicanus</i>	
<i>Pseudomyrmex mexicanus</i>	<i>Pseudomyrmex elongatus</i> ?
	<i>Tetraponera rufonigra</i> ?

#### Sous-Famille des Myrmeciinae

*Myrmecia brevinoda*

**123 espèces**

**58 espèces**

\* : espèce interceptée par contrôle sanitaire sans autre information

? : espèce à priori introduite dans certaines régions

† : déplacées à des fins de lutte biologique

**Sources bibliographiques** : Ayre (1977), Baroni Urbani (1974), Baroni Urbani et de Andrale (1993), Beardsley (1979, 1980), Bernard (1968), Bolton (1973), Bradley (1972), Brandao et Paiva (1991), Brown (1954), Brown (1957), Brown (1958), Clark (1941), Collingwood *et al.* (1997), Creighton (1950), Crowell (1968), Deyrup (1997), Deyrup et Trager (1986), Deyrup *et al.* (1988), Deyrup *et al.* (1997), Donisthorpe (1927), Finnegan (1975), Fisher (1997), Forel (1911), Frank et Mc Coy (1993), Greenslade (1971), Harada (1990), Hilburn *et al.* (1990), Jaffé et Lattke (1994), Keall (1980 a, b), Knight et Rust (1990), Martinez (1992, 1993), McNeil *et al.* (1977, 1978), Morrisson (1998), Passera (1994), Paulson et Akre (1991, 1992), Prins *et al.* (1990), Reimer (1994), Reimer *et al.* (1990), Santchi (1923), Shattuck (1999), Smith (1936), Taylor (1987), Torres et Snelling (1997), Vail *et al.* (1994), Van de Mehr mohr (1927), Veeresh (1990), Wheeler (1906, 1908, 1929), Whitcomb *et al.* (1972), Wilson (1961), Wilson (1976), Wilson et Taylor (1967)

Dans Donisthorpe (1927a), nous n'avons considéré que les espèces établies de façon prolongée ou répétée dans la nature ou dans des serres. Les espèces capturées isolément n'ont pas été considérées même dans la catégorie « interceptées »



# **ANNEXE 3**



## Récapitulatif des introductions de *Wasmannia auropunctata* à travers le monde

Pays ou Régions	Date et lieu d'introduction	Références	
USA :	<b>Floride</b>	Miami, 1924. Nombreuses localités aujourd'hui	<i>Wheeler (1929), Klotz et al. (1995)</i>
	<b>Californie</b>	Comté de Los Angeles, 1936, San Francisco, 1938. Quasi inexistante aujourd'hui	<i>Keifer (1937 in Osburn 1948), Mallis (1969 in Nickerson 1983), Ward (comm. pers.)</i>
<b>Cameroun</b>	Dans la région côtière de Kribi, avant 1959, sans doute avec l'introduction de l'Okoumé. S'y maintient sans s'étendre	<i>Bruneau de Miré (1969), Dejean (comm. pers.)</i>	
<b>Gabon</b>	Observée en 1914 à Libreville, puis en 1997 dans Réserve naturelle de Lope, Rio Muni (0°12'S, 11°36'E)	<i>Santschi (1915), Wheeler (1922), Wetterer (comm. pers.), Dejean (comm. pers.)</i>	
<b>Bermudes</b>	Vers 1950, dans la capitale St Georges. Plusieurs localités aujourd'hui	<i>Crowell (1968), Hilburn et al. (1990)</i>	
<b>Ile Cocos</b>	Vers 1900, localisée à proximité du débarcadère de l'île, Baie de Chatam. Aujourd'hui disséminée en plusieurs points de l'île	<i>Forel (1902), Hogue et Miller (1982)</i>	
<b>Archipel des Galapagos</b>	Sur l'île principale de Santa Cruz, soit entre 1924 et 1934, soit en 1967. Aujourd'hui elle concerne au moins 8 des 13 îles principales de l'archipel (San Cristobal, Floreana, Isabela, Santiago, Pinzon, Marchena, Santa Fe)	<i>Kastadalen (1964 in Siberglied 1972), Lubin (1984), Abedrabbo (1994), Pezzati et al. (1998)</i>	
<b>Iles Salomon</b>	Depuis le début des années 60, serait présente uniquement sur l'île de Guadalcanal (?)	<i>Macfarlane (in Waterhouse 1989), Stapley (1976), Wetterer (1997)</i>	
<b>Nouvelle-Calédonie</b>	Entre 1955 et 1972, sur la côte Ouest	<i>Fabres et Brown (1978)</i>	
<b>Iles Loyauté</b>	Depuis le milieu des années 80	<i>Jourdan (1997)</i>	
<b>Ile de Walpole</b>	Depuis 1995		
<b>Wallis et Futuna : Wallis</b>	Vers 1980, aux abords de l'aéroport de Hihifo, vraisemblablement en provenance de Nouvelle-Calédonie	<i>Gutierrez (1981)</i>	
<b>Futuna et Alofi</b>	Au cours des années 80. Aujourd'hui pullulations comparables à celles observées en Nouvelle-Calédonie	<i>Chazeau (Comm. pers.)</i>	
<b>Archipel de Vanuatu</b>	Détectée en décembre 1998 dans le Nord de l'archipel, sur 3 îles appartenant au groupe des îles Banks (Vanua Lava, Mota et Gaua), occupant une surface de l'ordre de 10 km <sup>2</sup> . Elle serait à Vanua Lava depuis 1994. En provenance des îles Salomon (bois d'œuvre contaminé)	<i>Vanuatu Quarantine and inspection service (Chazeau, Comm. pers.)</i>	
<b>Hawaii</b>	Détectée en mars 1999 sur l'île principale d'Hawaii, présente peut être depuis 1993. Au moins 7 localités sur la côte Est de l'île, distantes de plus 10 km. 1 localité sur de l'île de Kauai	<i>E. vanGelder, Haleakala National Park (Comm. pers.)</i>	
<b>Indonésie : Ile de Sumatra</b>	En région côtière (?)	<i>Bruneau de Miré (Comm. pers.)</i>	
<b>République populaire du Congo</b>	En région côtière, près de Pointe Noire (?)	<i>Veysseyre (Comm. pers.)</i>	
<b>République démocratique du Congo (ex Zaïre)</b>	Mention douteuse (pas de localité précise)	<i>Meer Mohr (1927 in Fowler et al. 1994)</i>	



# **ANNEXE 4**



Autres Prédateurs Apr	Insectes Prédateurs Ipr	Detritivores Det	Ruminants Rum	Suceurs Suc	Parasites Par	Touristes Tou	Indéterminés Ind	Brouteurs Epiphytes Bro
Aranea	Cantharidae	Aderidae	Apionidae	Aphididae	Aphelinidae	Muscoidea	Embioptera	Psocoptera
Acari	Carabidae	Anobiidae	Attelabidae	Aleyrodiidae	Austroniidae	Autres cycloclorhaphes	Megaloptera	Thysanura
Chilopoda	Cleridae	Anthicidae	Bostrichidae	Cicadellidae	Braconidae	Psychodidae	Simuliidae	Collembola
Opiliona	Coccinellidae	Anthrribidae	Byrrhidae	Cercopidae	Bethylidae	Tipulidae	Silvanidae	Symphyleona*
Pseudoscorpionida	Colydiidae	Ciidae	Cerambycidae	Aradidae	Cynipidae	Chironomidae	Scraptiidae	
Scorpionida	Cucujidae	Corylophidae	Chrysomelidae	Fulgoroidea	Chalcididae	Stratiomyidae	Phycosecidae	
Scutigermorpha	Eucnemidae	Dermestidae	Curculionidae	Psylloidea	Dryniidae	Bibionidae	Cerylonidae	
Polyxenidae	Melyridae	Endomychidae	Elateridae	Coccoidea	Elasmidae	Syrphidae	Merophysiidae	
Geophilomorpha	Nitidulidae	Erotylidae	Languridae	Lygaeidae	Embolemyidae	Culicidae	Mycteridae	
Scolopendromorpha	Scydmaenidae	Lathridiidae	Mordellidae	Miridae	Encyrtidae	Cecydomiidae	Larves Coleoptera autres	
Amphipoda	Staphylinidae	Melandryidae	Oedemeridae	Tingidae	Eupelmidae	Ephemeroptera	Larves Diptera	
	Trogossitidae	Mycetophagidae	Platypodidae	Thysanoptera	Eurytomidae	Trichoptera		
	Asilidae	Phalacridae	Ploceophilidae	Hemiptera juveniles	Trichogrammatidae			
	Empididae	Pselaphidae	Prostomatidae	Coreidae	Mymaridae			
	Dolichopodidae	Ptiliidae	Scarabaeidae	Largidae	Mymaromatidae			
	Sphecidae	Salpingidae	Scolytidae	Pentatomidae	Eucharitidae			
	Neuroptera	Tenebrionidae	Gryllidae	Scutelleridae	Figitidae			
	Reduviidae	Mycetophilidae	Tetrigidae		Cynipidae			
	Anthocoridae	Sciaridae	Tettigoniidae		Scelionidae			
	Ceratopogonidae	Dermoptera	Lepidoptera		Platygasteridae			
		Blattodea	Gasteropoda		Ichneumonidae			
		Isopoda	Phasmatodea		Torymidae			
		Diplopoda	Larves lepidoptera		Pteromalidae			
		Annelida oligocheta	Isoptera		Scoliidae			
		Paupopoda	Platypodidae		Typhiidae			
		Hydrophilidae Sphaeridiinae	Lucanidae		Megaluridae			
		Tenebrionidae Alleculinae	Lyctidae		Ceraphronidae			
		Archeognatha	Nemonychidae		Proctotrupidae			
		Arthropleona*	Buprestidae		Chrysididae			
		Larves Cryptocephalinae	Cydniidae		Phoridae			
		Larves Stratiomyidae	Tinoidea		Pipunculidae			
		Scarabaeidae <i>Anonthobium sp.</i>	Leioididae		Bombyliidae			
		Scarabaeidae Aphodiidae	Larves Zygaenidae		Tachinidae			
			Agaonidae		Diapriidae			
			Anthophoridae		Megaspilidae			
			Halicidae		Phitraptera			
			Colleidae					
			Scarabaeidae <i>Gnaphalopoda sp.</i>					

\*uniquement différenciés en canopées



# **ANNEXE 5**



	Pindai sans <i>W. auropunctata</i>						Pindai avec <i>W. auropunctata</i>				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel		Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
<i>Anochetus graeffei</i>	0	0	0	1	1	<i>Anochetus graeffei</i>	0	0	0	0	0
<i>Anoplolepis gracilipes</i>	299	666	536	519	2 020	<i>Anoplolepis gracilipes</i>	0	0	0	0	0
<i>Brachymyrmex obscurior</i>					0	<i>Brachymyrmex obscurior</i>	0	0	1	1	2
<i>Camponotus sp. 2</i>	0	0	0	1	1	<i>Camponotus sp. 2</i>	0	0	0	0	0
<i>Cardiocondyla emeryi</i>	3	9	41	5	58	<i>Cardiocondyla emeryi</i>	0	0	0	0	0
<i>Monomorium floricola</i>	6	3	3	2	14	<i>Monomorium floricola</i>	0	0	0	1	1
<i>Monomorium sp. 2</i>	1	2	2	1	6	<i>Monomorium sp. 2</i>	0	0	0	0	0
<i>Ochetellus glaber</i>	2	4	0	2	8	<i>Ochetellus glaber</i>	2	8	0	1	11
<i>Odontomachus simillimus</i>	1	1	0	1	3	<i>Odontomachus simillimus</i>	0	0	0	0	0
<i>Orectognathus sarasini</i>	0	0	1	0	1	<i>Orectognathus sarasini</i>	0	0	0	0	0
<i>Paratrechina foreli</i>	23	15	50	0	88	<i>Paratrechina foreli</i>	0	0	0	0	0
<i>Paratrechina longicornis</i>	0	0	2	3	5	<i>Paratrechina longicornis</i>	0	0	0	0	0
<i>Paratrechina minutula</i>	4	67	3	9	83	<i>Paratrechina minutula</i>	0	1	0	0	1
<i>Paratrechina sp. 2</i>	0	11	4	19	34	<i>Paratrechina sp. 2</i>	0	0	0	0	0
<i>Paratrechina vaga</i>	0	0	5	0	5	<i>Paratrechina vaga</i>	0	0	0	0	0
<i>Pheidole luteipes</i>	5	10	48	5	68	<i>Pheidole luteipes</i>	0	0	0	0	0
<i>Polyracchis guerini</i>	6	2	2	2	12	<i>Polyracchis guerini</i>	0	0	0	0	0
<i>Solenopsis papuana</i>	1	2	7	0	10	<i>Solenopsis papuana</i>	0	0	0	0	0
<i>Tapinoma cf minutum</i>	1	0	0	0	1	<i>Tapinoma cf minutum</i>	1	0	0	0	1
<i>Tapinoma melanocephalum</i>	4	4	15	6	29	<i>Tapinoma melanocephalum</i>	0	0	0	0	0
<i>Tetramorium similimum</i>	172	142	370	44	728	<i>Tetramorium similimum</i>	0	0	0	0	0
<i>Tetramorium tenuicrinis</i>	5	0	2	2	9	<i>Tetramorium tenuicrinis</i>	0	0	0	0	0
<i>Wasmannia auropunctata</i>	0	0	0	0	0	<i>Wasmannia auropunctata</i>	159067	930036	966151	664581	2 719 835
<b>Total Fourmis</b>	<b>533</b>	<b>938</b>	<b>1 091</b>	<b>622</b>	<b>3 184</b>	<b>Total</b>	<b>159070</b>	<b>930045</b>	<b>966152</b>	<b>664584</b>	<b>2 719 851</b>
						<b>Total sWa</b>	<b>3</b>	<b>9</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>16</b>

	Pindai sans <i>W. auropunctata</i>					Pindai avec <i>W. auropunctata</i>					
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel	
Acari	38	326	151	120	635	13	51	10	21	95	
Annelida Oligocheta	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	
Amphipoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Archeognatha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Blattodea	2	1	1	1	5	2	0	0	0	2	
Scutigeromorpha	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	
Geophilomorpha	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	
Collembola	37	2360	581	1443	4421	66	1182	322	655	2225	
Dermaptera	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	
Spirobolida	3	13	29	2	47	7	38	14	3	62	
Paupoda	0	0	0	0	0	2	0	1	5	8	
Polyxenidae	0	8	24	0	32	27	49	23	23	122	
Diplopoda Autres	0	0	6	0	6	1	1	0	0	2	
Embioptera	0	0	0	1	1	5	2	3	3	13	
Achatina fullica	0	2	20	0	22	0	35	35	0	70	
Bulima sp.	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	
Gasteropoda autre	0	0	5	0	5	0	4	5	1	10	
Isopoda	36	8	38	4	86	2	20	39	17	78	
Isoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Tinoidea	6	1	2	15	24	10	5	10	43	68	
larves Lepidoptera	3	2	14	1	20	4	2	4	0	10	
Larves Zygaenoidea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Neuroptera larves	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Opillionida	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
Gryllidae	1	5	27	22	55	0	2	1	0	3	
Tetrigidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Psocoptera	0	1	3	51	55	13	16	38	153	220	
Pseudoscorpionida	4	11	42	1	58	0	0	0	0	0	
Phasmatodea	1	0	3	0	4	1	0	3	0	4	
Phtyraptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Scorpionida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Trichoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
Thysanoptera	1	1	8	4	14	1	1	0	1	3	
<b>Total Faune</b>	<b>132</b>	<b>2739</b>	<b>957</b>	<b>1667</b>	<b>5495</b>	<b>Total Faune</b>	<b>155</b>	<b>1408</b>	<b>507</b>	<b>927</b>	<b>2997</b>

	Pindai sans <i>W. auropunctata</i>						Pindai avec <i>W. auropunctata</i>				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel		Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Acari	38	326	151	120	635	Acari	13	51	10	21	95
Amphipoda	0	0	0	0	0	Amphipoda	0	0	0	0	0
Annelida Oligocheta	0	0	0	2	2	Annelida Oligocheta	0	0	0	0	0
Aranea	51	58	88	47	244	Aranea	119	382	242	113	856
Archeognatha	0	0	0	0	0	Archeognatha	0	0	0	0	0
Blattodea	2	1	1	1	5	Blattodea	2	0	0	0	2
Chilopoda	0	0	1	0	1	Chilopoda	2	0	1	0	3
Coleoptera	13	19	84	22	138	Coleoptera	7	14	10	19	50
Collembola	37	2360	581	1 443	4 421	Collembola	66	1 182	322	655	2 225
Dermaptera	0	0	1	0	1	Dermaptera	0	0	0	0	0
Diplopoda	3	21	59	2	85	Diplopoda	35	88	37	26	186
Diptera	15	142	133	60	350	Diptera	18	48	165	100	331
Embioptera	0	0	0	1	1	Embioptera	5	2	3	3	13
Ephemeroptera	0	0	0	0	0	Ephemeroptera	0	0	0	0	0
Gasteropoda	0	2	26	0	28	Gasteropoda	0	39	41	1	81
Hemiptera	16	54	16	106	192	Hemiptera	16	18	14	30	78
Hymenoptera	24	27	23	319	393	Hymenoptera	145	97	26	359	627
Isopoda	36	8	38	4	86	Isopoda	2	20	39	17	78
Isoptera	0	0	0	0	0	Isoptera	0	0	0	0	0
Lepidoptera	6	1	2	15	24	Lepidoptera	10	5	10	43	68
Megaloptera	0	0	0	0	0	Megaloptera	0	0	0	0	0
Neuroptera	0	0	0	0	0	Neuroptera	0	0	0	0	0
Opiliona	0	0	0	0	0	Opiliona	0	0	0	1	1
Orthoptera	1	5	27	22	55	Orthoptera	0	2	1	0	3
Paupoda	0	0	0	0	0	Paupoda	2	0	1	5	8
Phasmatodea	1	0	3	0	4	Phasmatodea	0	0	0	0	0
Phtiraptera	0	0	0	0	0	Phtiraptera	0	0	0	0	0
Pseudoscorpionida	4	11	42	1	58	Pseudoscorpionida	0	0	0	0	0
Psocoptera	0	1	3	51	55	Psocoptera	13	16	38	153	220
Scorpionida	0	0	0	0	0	Scorpionida	0	0	0	0	0
Thysanoptera	1	1	8	4	14	Thysanoptera	1	1	0	1	3
Thysanura	0	0	0	0	0	Thysanura	0	0	0	0	0
Trichoptera	0	0	0	0	0	Trichoptera	0	0	0	1	1
Larves	5	4	48	11	68	Larves	4	17	9	8	38
Formicidae	533	938	1 091	622	3 184	Formicidae	3	9	1	3	16
Wasmannia auropunctata	0	0	0	0	0	Wasmannia auropunctata	159 067	930 036	966 151	664 581	2 719 835
	786	3979	2 426	2 853	10 044	Total	159 530	932 027	967 121	666 140	2 724 818
						Total sans W.a	463	1 991	970	1 559	4 983

	Pindai sans <i>W. auropunctata</i>						Pindai avec <i>W. auropunctata</i>				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel		Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Barychelidae	0	0	0	0	0	Barychelidae	0	0	0	0	0
Dipluridae	0	0	0	1	1	Dipluridae	0	0	0	0	0
Agelinidae	0	0	0	0	0	Agelinidae	0	0	0	0	0
Anapidae	2	0	2	1	5	Anapidae	4	5	1	3	13
Araneidae	0	0	0	0	0	Araneidae	0	0	0	0	0
Clubionidae	6	3	14	5	28	Clubionidae	6	7	14	6	33
Cryptothelidae	0	1	14	1	16	Cryptothelidae	1	0	0	0	1
Ctenidae	2	0	1	1	4	Ctenidae	0	0	0	0	0
Filistatidae	0	0	0	0	0	Filistatidae	0	0	0	0	0
Gnaphosidae	21	20	9	13	63	Gnaphosidae	1	1	0	0	2
Hanhiidae	2	8	4	0	14	Hanhiidae	6	14	13	10	43
Hersiliidae	0	0	0	0	0	Hersiliidae	0	0	0	0	0
Lycosidae	0	0	0	0	0	Lycosidae	0	0	0	0	0
Lynphiidae	0	0	0	0	0	Lynphiidae	0	0	0	0	0
Micropholcommatidae	0	0	0	0	0	Micropholcommatidae	0	0	0	0	0
Mimetidae	0	0	0	0	0	Mimetidae	0	0	0	0	0
Oonopidae	2	2	1	1	6	Oonopidae	28	8	1	3	40
Oxyopidae	3	0	0	1	4	Oxyopidae	0	0	0	0	0
Philodromidae	0	0	1	0	1	Philodromidae	0	1	0	0	1
Pisauridae	0	0	0	0	0	Pisauridae	0	0	0	0	0
Salticidae	4	5	7	2	18	Salticidae	1	3	6	2	12
Scytodidae	0	0	0	0	0	Scytodidae	1	0	0	0	1
Segestriidae	0	0	0	0	0	Segestriidae	0	0	0	0	0
Symphytognathidae	0	0	0	0	0	Symphytognathidae	0	0	0	0	0
Tetrablemmidae	0	2	9	3	14	Tetrablemmidae	0	0	0	0	0
Tetragnathidae	0	0	0	0	0	Tetragnathidae	0	0	0	0	0
Theridiidae	3	14	15	7	39	Theridiidae	68	342	204	87	701
Theridiosomatidae	1	0	1	0	2	Theridiosomatidae	1	1	1	1	4
Thomisidae	0	0	2	0	2	Thomisidae	0	0	0	0	0
Uloboridae	0	0	0	1	1	Uloboridae	0	0	0	0	0
Zodariidae	5	2	6	7	20	Zodariidae	1	0	0	0	1
Zoridae	0	0	0	2	2	Zoridae	0	0	0	0	0
Araneae indet	0	1	2	1	4	Araneae indet	1	0	2	1	4
	51	58	88	47	244		119	382	242	113	856

	Pindai sans W. auropunctata					Pindai avec W. auropunctata					
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel	
Aderidae	0	0	0	0	0	Aderidae	0	0	0	0	0
Anobiidae	0	0	0	0	0	Anobiidae	0	0	0	1	1
Anthricidae	0	1	0	0	1	Anthricidae	0	0	0	0	0
Anthribidae	0	2	0	1	3	Anthribidae	0	0	0	0	0
Attelabidae	0	0	0	0	0	Attelabidae	0	0	0	0	0
Bostrichidae	0	0	0	0	0	Bostrichidae	0	0	0	0	0
Brenthidae	0	0	0	0	0	Brenthidae	0	0	0	0	0
Buprestidae	0	0	0	0	0	Buprestidae	0	0	0	0	0
Cantharidae	0	0	0	0	0	Cantharidae	0	0	0	0	0
Carabidae autres	0	0	0	0	0	Carabidae	0	0	0	0	0
Carabidae Cicindelidae	0	0	0	0	0	Carabidae Cicindelidae	0	0	0	0	0
Cerambycidae	0	0	0	0	0	Cerambycidae	0	0	0	0	0
Cerylonidae	0	0	0	0	0	Cerylonidae	0	0	0	0	0
Chrysomelidae	0	0	1	0	1	Chrysomelidae	0	1	1	0	2
Ciidae	0	0	0	0	0	Ciidae	0	0	0	0	0
Cleridae	1	0	0	0	1	Cleridae	0	0	0	0	0
Coccinellidae	0	0	1	0	1	Coccinellidae	0	0	0	0	0
Colydiidae	2	0	1	3	6	Colydiidae	0	0	0	0	0
Corylophidae	4	0	11	8	23	Corylophidae	1	1	1	10	13
Cucujidae	0	0	0	0	0	Cucujidae	0	0	0	0	0
Curculionidae	1	1	6	0	8	Curculionidae	1	1	1	1	4
Dermestidae	0	0	0	0	0	Dermestidae	0	0	0	0	0
Elateridae	0	0	0	0	0	Elateridae	0	0	0	0	0
Endomychidae	0	0	0	0	0	Endomychidae	0	0	0	0	0
Erotylidae	0	0	0	0	0	Erotylidae	0	0	0	0	0
Eucnemidae	0	0	0	0	0	Eucnemidae	0	0	0	0	0
Hydrophilidae Sphaeridinae	0	0	0	0	0	Hydrophilidae Sphaeridinae	0	0	0	0	0
Languridae	0	0	0	0	0	Languridae	0	0	0	0	0
Lathrididae autres	0	4	10	5	19	Lathrididae autres	0	0	0	3	3
Lathrididae Corticarinae	0	0	0	0	0	Lathrididae corticarinae	0	0	0	0	0
Leiodidae	0	0	0	0	0	Leiodidae	0	0	0	0	0
Lucanidae	0	0	0	0	0	Lucanidae	0	0	0	0	0
Lycidae	0	0	0	0	0	Lycidae	0	0	0	0	0
Melandryidae	0	0	0	0	0	Melandryidae	0	0	0	0	0
Mordellidae	0	0	0	0	0	Mordellidae	0	0	2	0	2
Mycetophagidae	0	0	0	0	0	Mycetophagidae	0	0	0	0	0
Mycteridae	0	0	0	0	0	Mycteridae	0	0	0	0	0
Nemonychidae	0	0	0	0	0	Nemonychidae	0	0	0	0	0
Nitidulidae	0	0	0	1	1	Nitidulidae	0	0	1	4	5
Oedemeridae	0	0	0	0	0	Oedemeridae	0	0	0	0	0
Phalacridae	0	0	0	0	0	Phalacridae	0	0	1	0	1
Platypodidae	0	0	0	0	0	Platypodidae	0	0	0	0	0
Prostomidae	0	0	0	0	0	Prostomidae	0	0	0	0	0
Pselaphidae	0	1	9	0	10	Pselaphidae	0	0	0	0	0
Ptilidae	0	0	0	0	0	Ptilidae	0	0	0	0	0
Salpingidae	0	0	0	0	0	Salpingidae	0	0	0	0	0
Scarabeidae Ananthobium sp.	1	4	29	0	34	Scarabeidae Ananthobium sp.	0	1	1	0	2
Scarabeidae Aphodidae	0	0	0	0	0	Scarabeidae Aphodidae	0	0	0	0	0
Scarabeidae Gnaphalopoda sp	1	3	1	0	5	Scarabeidae Gnaphalopoda sp	1	9	0	0	10
Scolytidae	1	1	0	1	3	Scolytidae	3	0	1	0	4
Scraptidae	0	0	0	0	0	Scraptidae	0	0	0	0	0
Scydmaenidae	2	2	14	0	18	Scydmaenidae	0	0	0	0	0
Silvanidae	0	0	0	1	1	Silvanidae	0	0	0	0	0
Staphylinidae	0	0	1	1	2	Staphylinidae	0	0	0	0	0
Tenebrionidae	0	0	0	0	0	Tenebrionidae	1	1	1	0	3
Tenebrionidae Alleculinae	0	0	0	0	0	Tenebrionidae Alleculinae	0	0	0	0	0
Trogossitidae	0	0	0	0	0	Trogossitidae	0	0	0	0	0
Coleoptera indetermines	0	0	0	1	1	Coleoptera indetermines	0	0	0	0	0
Coccinellidae larves	0	0	0	0	0	larves Coccinellidae	0	0	0	0	0
Cryptocephalinae larve	2	1	13	3	19	larves Cryptocephalinae	0	0	0	1	1
Autres larves Coleoptera	0	1	6	7	14	Autres larves Coleoptera	0	8	1	7	16
	15	21	103	32	171		7	22	11	27	67

	Pindai sans <i>W. auropunctata</i>						Pindai avec <i>W. auropunctata</i>				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel		Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Diptera Cyclorhaphes autres	1	13	7	1	22	Diptera Cyclorhaphes autres	2	2	50	2	56
Asilidae	0	0	0	0	0	Asilidae	0	0	0	0	0
Bombyliidae	0	0	0	0	0	Bombyliidae	0	0	0	0	0
Dolichopodidae	0	0	0	0	0	Dolichopodidae	0	0	0	1	1
Empididae	0	0	0	0	0	Empididae	0	0	0	0	0
Muscoidea	0	0	0	0	0	Muscoidea	0	0	3	0	3
Phoridae	7	14	65	7	93	Phoridae	13	10	77	65	165
Pipunculidae	0	0	0	0	0	Pipunculidae	0	0	0	0	0
Stratiomyidae	0	0	0	0	0	Stratiomyidae	0	0	0	0	0
Stratiomyidae larves	0	0	11	0	11	Stratiomyidae larves	0	0	0	0	0
Syrphidae	0	0	0	0	0	Syrphidae	0	0	0	0	0
larves Diptera	0	0	4	0	4	Diptera larves	0	7	4	0	11
Bibionidae	0	0	0	0	0	Bibionidae	0	0	0	0	0
Cecidomyiidae	7	27	0	8	42	Cecidomyiidae	3	9	1	20	33
Ceratopogonidae	0	1	0	0	1	Ceratopogonidae	0	3	9	1	13
Chironomidae	0	54	5	4	63	Chironomidae	0	10	4	0	14
Culicidae	0	0	1	0	1	Culicidae	0	0	0	0	0
Mycetophyllidae	0	0	0	4	4	Mycetophyllidae	0	0	0	0	0
Psychodidae	0	13	0	18	31	Psychodidae	0	0	0	0	0
Scatopsidae	0	0	0	0	0	Scatopsidae	0	0	0	0	0
Sciaridae	0	20	55	18	93	Sciaridae	0	14	21	11	46
Simuliidae	0	0	0	0	0	Simuliidae	0	0	0	0	0
Tipulidae	0	0	0	0	0	Tipulidae	0	0	0	0	0
Diptera indéterminés	0	0	0	0	0	Diptera indéterminés	0	0	0	0	0
	15	142	148	60	365		18	55	169	100	342

	Pindai sans <i>W. auropunctata</i>						Pindai avec <i>W. auropunctata</i>				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel		Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Aleyrodidae	0	1	0	1	2	Aleyrodidae	0	1	0	0	1
Aphididae	0	0	0	0	0	Aphididae	0	0	1	0	1
Cercopidae	0	0	0	0	0	Cercopidae	0	0	0	0	0
Cicadellidae	3	14	9	23	49	Cicadellidae	7	5	6	8	26
Coccoidea	10	26	0	77	113	Coccoidea	5	4	2	12	23
Fulgoroidea	0	0	0	0	0	Fulgoroidea	0	4	1	0	5
Psylloidea	0	1	2	5	8	Psylloidea	1	1	3	1	6
Anthocoridae	0	0	0	0	0	Anthocoridae	0	0	0	0	0
Aradidae	1	0	2	0	3	Aradidae	0	0	0	1	1
Coreidae	0	0	0	0	0	Coreidae	0	0	0	0	0
Cydnidae	0	0	1	0	1	Cydnidae	0	1	0	2	3
Largidae	0	0	0	0	0	Largidae	0	0	0	0	0
Ligydae	0	0	0	0	0	Ligydae	0	0	0	0	0
Miridae	0	11	1	0	12	Miridae	0	2	0	0	2
Pentatomidae	0	0	0	0	0	Pentatomidae	0	0	0	0	0
Reduviidae	2	1	1	0	4	Reduviidae	3	0	0	0	3
Scutellaridae	0	0	0	0	0	Scutellaridae	0	0	0	0	0
Tingidae	0	0	0	0	0	Tingidae	0	0	0	0	0
Heteroptera indéterminés	0	0	0	0	0	Heteroptera indéterminés	0	0	0	0	0
larves Heteroptera	2	0	0	0	2	larves Heteroptera	0	0	1	6	7
	<b>18</b>	<b>54</b>	<b>16</b>	<b>106</b>	<b>194</b>		<b>16</b>	<b>18</b>	<b>14</b>	<b>30</b>	<b>78</b>

	Pindai sans <i>W. auropunctata</i>				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Formicidae	533	938	1091	622	3184
Wasmannia auropunctata	0	0	0	0	0
Agaonidae	0	1	0	0	1
Anthophoridae	0	0	0	0	0
Aphelenidae	0	0	0	0	0
Bethylidae	2	1	0	0	3
Braconidae	0	0	0	0	0
Ceraphronidae	0	0	1	41	42
Chalcididae	0	0	0	0	0
Chalcidoidea autres	3	3	11	3	20
Chrysididae	0	0	0	0	0
Colletidae	0	0	0	0	0
Cynipoidea Eucoilidae	0	1	0	0	1
Diapriidae	0	0	6	5	11
Dryinidae	0	0	0	0	0
Elasmidae	0	0	0	0	0
Embolemidae	0	0	0	1	1
Encyrtidae	0	0	0	2	2
Eucharitidae	0	0	0	0	0
Eulophidae	0	0	0	0	0
Eupelmidae	0	0	0	0	0
Eurytomidae	0	0	0	0	0
Evaniidae	0	1	0	0	1
Figitidae eucoilinae	0	0	0	0	0
Halictidae	0	0	0	0	0
Ichneumonidae	0	0	0	0	0
Megalyridae	0	0	0	0	0
Megaspillidae	0	0	0	0	0
Mymaridae	0	0	0	12	12
Myrmarommatidae	0	0	0	0	0
Perilampidae	0	0	0	0	0
Platygasteridae	12	0	1	3	16
Pompilidae	0	0	0	0	0
Proctotrupidae	0	0	0	0	0
Pteromalidae	0	0	0	0	0
Scelionidae	6	20	4	249	279
Scoliidae	1	0	0	0	1
Signiphoridae	0	0	0	0	0
Sphecidae	0	0	0	0	0
Tiphiidae	0	0	0	0	0
Torymidae	0	0	0	0	0
Trichogrammatidae	0	0	0	3	3
Hymenoptera indet	0	0	0	0	0
larves Hymnoptera	0	0	0	0	0
	24	27	23	319	393

	Pindai avec <i>W. auropunctata</i>				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Formicidae	3	9	1	3	16
Wasmannia auropunctata	159067	930036	966151	664581	2719835
Agaonidae	0	0	0	0	0
Anthophoridae	0	0	0	0	0
Aphelenidae	0	2	5	10	17
Bethylidae	2	0	1	0	3
Braconidae	0	0	0	0	0
Ceraphronidae	5	3	0	10	18
Chalcididae	0	0	0	0	0
Chalcidoidea	2	3	4	6	15
Chrysididae	0	0	0	0	0
Colletidae	0	0	0	0	0
Cynipoidea Eucoilidae	0	0	0	0	0
Diapriidae	0	0	2	0	2
Dryinidae	0	0	0	0	0
Elasmidae	0	0	0	0	0
Embolemidae	0	0	0	0	0
Encyrtidae	2	3	9	8	22
Eucharitidae	0	0	0	0	0
Eulophidae	0	0	0	0	0
Eupelmidae	0	0	0	0	0
Eurytomidae	0	0	0	0	0
Evaniidae	0	0	0	0	0
Figitidae Eucoilinae	0	0	0	0	0
Halictidae	0	0	0	0	0
Ichneumonidae	0	0	0	0	0
Megalyridae	0	0	0	0	0
Megaspillidae	0	0	1	0	1
Mymaridae	1	0	0	0	1
Myrmarommatidae	0	0	0	0	0
Perilampidae	0	0	0	0	0
Platygasteridae	0	32	0	17	49
Pompilidae	0	0	0	0	0
Proctotrupidae	0	0	0	0	0
Pteromalidae	0	0	0	0	0
Scelionidae	131	54	1	307	493
Scoliidae	0	0	1	0	1
Signiphoridae	0	0	0	0	0
Sphecidae	0	0	0	0	0
Tiphiidae	2	0	2	1	5
Torymidae	0	0	0	0	0
Trichogrammatidae	0	0	0	0	0
Hymenoptera indet	0	0	0	0	0
larves Hymnoptera	0	0	0	0	0
	145	97	26	359	627

	Forêt dense Sans W.a						Forêt dense avec W.a				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel		Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Acari	72	272	33	28	405	Acari	39	208	78	33	358
Amphipoda	80	97	90	78	345	Amphipoda	36	71	85	52	244
Annelida Oligocheta	0	6	1	10	17	Annelida Oligocheta	0	6	2	5	13
Aranea	15	40	16	10	81	Aranea	16	34	14	18	82
Archeognatha	7	17	7	2	33	Archeognatha	1	2	0	2	5
Blattodea	2	1	0	1	4	Blattodea	2	1	1	2	6
Chilopoda	1	2	1	1	5	Chilopoda	1	6	1	1	9
Coleoptera	228	171	311	149	859	Coleoptera	133	200	208	86	627
Collembola	549	1488	1322	390	3 749	Collembola	309	932	1 867	270	3 378
Dermaptera	3	1	1	1	6	Dermaptera	0	0	0	0	0
Diplopoda	0	11	2	2	15	Diplopoda	4	8	5	4	21
Diptera	120	51	197	78	446	Diptera	403	53	270	161	887
Embioptera	0	0	0	0	0	Embioptera	0	0	0	0	0
Ephemeroptera	0	0	0	0	0	Ephemeroptera	0	0	0	0	0
Gasteropoda	1	8	5	2	16	Gasteropoda	0	4	8	2	14
Hemiptera	49	58	70	16	193	Hemiptera	37	101	105	21	264
Hymenoptera	61	102	42	24	229	Hymenoptera	29	34	35	19	117
Isopoda	3	10	7	4	24	Isopoda	5	18	15	14	52
Isoptera	0	0	0	0	0	Isoptera	0	1	0	0	1
Lepidoptera	12	3	2	6	23	Lepidoptera	14	4	5	8	31
Megaloptera	0	0	0	0	0	Megaloptera	0	0	0	0	0
Neuroptera	0	0	0	0	0	Neuroptera	1	0	0	0	1
Opilionida	0	0	0	1	1	Opilionida	2	2	2	1	7
Orthoptera	144	185	169	122	620	Orthoptera	5	4	10	4	23
Pauropoda	0	0	0	0	0	Pauropoda	0	0	0	0	0
Phasmatodea	0	0	0	0	0	Phasmatodea	0	0	0	0	0
Phtyraptera	0	0	0	0	0	Phtyraptera	0	0	0	0	0
Pseudoscorpionida	0	24	2	1	27	Pseudoscorpionida	0	0	9	1	10
Psocoptera	14	3	4	5	26	Psocoptera	19	47	22	11	99
Scorpionida	1	0	0	0	1	Scorpionida	0	0	0	0	0
Thysanoptera	2	1	0	0	3	Thysanoptera	0	1	2	0	3
Thysanura	0	0	0	0	0	Thysanura	0	0	0	0	0
Trichoptera	0	3	2	4	9	Trichoptera	5	7	5	5	22
Larves	25	18	12	8	63	Larves	8	11	19	24	62
Formicidae	886	1 043	471	210	2 610	Formicidae	1 324	153	56	53	364
Wasmannia auropunctata	0	0	0	0	0	Wasmannia auropunct	1 324	5 227	395	405	7 351
<b>Total</b>	<b>2 275</b>	<b>3 615</b>	<b>2 767</b>	<b>1 153</b>	<b>9 810</b>	<b>Total</b>	<b>2 495</b>	<b>7 135</b>	<b>3 219</b>	<b>1 202</b>	<b>14 051</b>
						<b>Total swa</b>	<b>1 171</b>	<b>1 908</b>	<b>2 824</b>	<b>797</b>	<b>6 700</b>

	Forêt dense Sans W.a					Forêt dense avec W.a				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
<i>Brachymyrmex obscurior</i>	0	0	0	0	0	44	42	2	8	96
<i>Camponotus chloroticus</i>	1	0	4	1	6	1	0	0	0	1
<i>Camponotus gambeyi</i>	5	1	3	2	11	3	1	1	0	5
<i>Camponotus sp. 1</i>	0	1	2	0	3	0	0	0	0	0
<i>Camponotus sp. 2</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Cardiocondyla emeryi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Cerapachys cf cohici sp. 1</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Cerapachys cf cohici sp. 2</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Cerapachys cf cohici sp. 3</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Cerapachys dumbletoni</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Crematogaster sp.</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Dyscothyrea sp. 1</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Dyscothyrea sp. 2</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Hypoponera opacipes</i>	0	1	0	1	2	1	1	0	0	2
<i>Hypoponera punctatissima</i>	0	2	0	0	2	0	4	0	1	5
<i>Iridomyrmex calvus</i>	6	3	1	0	10	3	0	0	0	3
<i>Leptogenys acutungula</i>	0	7	1	1	9	0	2	0	1	3
<i>Leptogenys rouxi</i>	17	35	19	15	86	4	6	0	3	13
<i>Leptomyrme pallens</i>	3	8	3	7	21	0	2	2	0	4
<i>Lordomyrma caledonica</i>	6	29	10	1	46	0	0	0	0	0
<i>Lordomyrma sp. 1</i>	4	0	1	0	5	0	0	0	0	0
<i>Lordomyrma sp. 2</i>	4	30	17	8	59	0	0	0	0	0
<i>Monomorium forcipatum</i>	2	4	1	2	9	1	0	0	0	1
<i>Monomorium longipes</i>	2	5	0	0	7	0	0	0	1	1
<i>Monomorium sp. 2</i>	1	2	0	7	10	5	1	0	2	8
<i>Monomorium sp. 5</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Monomorium sp. 6</i>	1	4	0	0	5	2	1	2	1	6
<i>Oligomyrmex sodalis</i>	1	0	0	0	1	0	1	0	12	13
<i>Paratrechina caledonica</i>	149	83	3	1	236	2	12	3	9	26
<i>Paratrechina foreli</i>	12	39	6	4	61	4	3	2	5	14
<i>Paratrechina foreli nigriventri:</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Paratrechina longicornis</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
<i>Paratrechina sp. 1</i>	0	2	0	0	2	5	7	0	0	12
<i>Pheidole luteipes</i>	148	248	107	50	553	5	4	1	0	10
<i>Pheidole sp. 1</i>	239	60	53	39	391	3	9	11	7	30
<i>Pheidole sp. 4</i>	13	50	41	16	120	1	0	0	0	1
<i>Polyracchis guerini</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Rhytidoponera fulgens</i>	145	238	134	38	555	0	0	0	0	0
<i>Rhytidoponera numeensis</i>	96	181	59	14	350	0	10	1	1	12
<i>Solenopsis papuana</i>	25	6	5	3	39	16	42	29	0	87
<i>Strumigenys cf malei</i>	0	1	0	0	1	0	3	1	1	5
<i>Vollenhovia denticulata</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Wasmannia auropunctata</i>	0	0	0	0	0	1324	5226	395	405	7350
<b>Total Fourmis</b>	<b>886</b>	<b>1043</b>	<b>470</b>	<b>210</b>	<b>2609</b>	<b>Total Fourmis</b>	<b>102</b>	<b>153</b>	<b>56</b>	<b>364</b>
						<b>Total</b>	<b>1426</b>	<b>5379</b>	<b>451</b>	<b>7714</b>

	Forêt dense Sans W.a						Forêt dense avec W.a				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel		Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Acari	72	272	33	28	405	Acari	39	208	78	33	358
Amphipoda	80	97	90	78	345	Amphipoda	36	71	85	52	244
Annelida Oligocheta	0	6	1	10	17	Annelida Oligocheta	0	6	2	5	13
Archeognatha	7	17	7	2	33	Archeognatha	1	2	0	2	5
Blattodea	2	1	0	1	4	Blattodea	2	1	1	2	6
Scutigermorpha	0	0	0	0	0	Scutigermorpha	0	2	0	0	2
Scolopendromorpha	0	0	0	0	0	Scolopendromorpha	1	2	0	1	4
Geophilomorpha	1	2	1	1	5	Geophilomorpha	0	2	1	0	3
Collembola	549	1488	1322	390	3749	Collembola	309	932	1867	270	3378
Dermaptera	3	1	1	1	6	Dermaptera	0	0	0	0	0
Spirobolida	0	7	2	1	10	Spirobolida	0	8	2	2	12
Polyxenidae	0	0	0	0	0	Polyxenidae	2	0	0	0	2
Diplopoda autres	0	4	0	1	5	Diplopoda autres	2	0	3	2	7
Gasteropoda	1	8	5	2	16	Gasteropoda	0	4	8	2	14
Isopoda	3	10	7	4	24	Isopoda	5	18	15	14	52
Isoptera	0	0	0	0	0	Isoptera	0	1	0	0	1
Tinoidea	12	3	2	6	23	Tinoidea	14	4	5	8	31
Larves Zygaenoidea	0	0	0	0	0	Larves Zygaenoidea	0	1	0	0	1
Lepidopteres larves autres	6	3	0	4	13	Lepidopteres larves autres	6	4	7	15	32
Neuroptera	0	0	0	0	0	Neuroptera	1	0	0	0	1
Opilionida	0	0	0	1	1	Opilionida	2	2	2	1	7
Gryllidae	144	184	169	122	619	Gryllidae	5	4	10	3	22
Tetrigidae	0	1	0	0	1	Tetrigidae	0	0	0	1	1
Pseudoscorpionida	0	3	2	1	6	Pseudoscorpionida	0	0	9	1	10
Psocoptera	14	24	4	5	47	Psocoptera	19	47	22	11	99
Scorpionida	1	0	0	0	1	Scorpionida	0	0	0	0	0
Thysanoptera	2	1	0	0	3	Thysanoptera	0	1	2	0	3
Trichoptera	12	3	2	4	21	Trichoptera	5	7	5	5	22
<b>Total</b>	<b>1795</b>	<b>2135</b>	<b>1648</b>	<b>662</b>	<b>6240</b>	<b>Total</b>	<b>449</b>	<b>1327</b>	<b>2124</b>	<b>430</b>	<b>4330</b>

	Forêt dense Sans W.a						Forêt dense avec W.a				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel		Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Barychelidae	2	1	1	0	4	Barychelidae	0	2	0	1	3
Dipluridae	0	0	0	0	0	Dipluridae	0	0	0	0	0
Agelinidae	0	0	0	0	0	Agelinidae	0	1	0	0	1
Anapidae	2	2	1	2	7	Anapidae	3	1	0	3	7
Araneidae	0	0	0	0	0	Araneidae	0	0	0	1	1
Clubionidae	1	7	4	3	15	Clubionidae	3	5	2	4	14
Cryptothelidae	0	0	0	0	0	Cryptothelidae	0	0	0	0	0
Ctenidae	0	0	0	0	0	Ctenidae	0	2	2	3	7
Filistatidae	0	0	0	0	0	Filistatidae	0	0	0	0	0
Gnaphosidae	0	1	1	1	3	Gnaphosidae	2	2	2	1	7
Hanhiidae	0	1	0	0	1	Hanhiidae	0	1	0	0	1
Hersiliidae	0	0	0	0	0	Hersiliidae	0	0	0	0	0
Lycosidae	0	1	0	1	2	Lycosidae	2	3	0	0	5
Linyphiidae	0	0	0	0	0	Linyphiidae	0	0	0	0	0
Micropholcommatidae	0	0	0	0	0	Micropholcommatida	0	0	0	0	0
Mimetidae	0	0	0	0	0	Mimetidae	0	0	0	0	0
Oonopidae	2	3	0	1	6	Oonopidae	0	1	0	0	1
Oxyopidae	0	0	0	0	0	Oxyopidae	0	0	0	0	0
Philodromidae	0	0	0	0	0	Philodromidae	0	0	0	0	0
Pisauridae	0	0	0	0	0	Pisauridae	0	0	0	0	0
Salticidae	2	4	1	0	7	Salticidae	1	3	2	1	7
Scytodidae	2	0	0	0	2	Scytodidae	0	0	0	0	0
Segestriidae	0	0	0	0	0	Segestriidae	0	0	0	0	0
Symphytognathidae	0	0	0	0	0	Symphytognathidae	0	0	0	0	0
Tetrablemmidae	0	0	0	0	0	Tetrablemmidae	1	1	0	1	3
Tetragnathidae	0	0	0	0	0	Tetragnathidae	0	0	0	0	0
Theridiidae	1	13	3	1	18	Theridiidae	3	12	5	2	22
Theridiosomatidae	0	1	0	0	1	Theridiosomatidae	1	0	0	1	2
Thomisidae	0	0	1	0	1	Thomisidae	0	0	0	0	0
Uloboridae	0	0	0	0	0	Uloboridae	0	0	0	0	0
Zodariidae	3	5	4	1	13	Zodariidae	0	0	0	0	0
Zoridae	0	0	0	0	0	Zoridae	0	0	0	0	0
Araneae indet	0	1	0	0	1	Araneae indet	0	0	1	0	1
	15	40	16	10	81		16	34	14	18	82

	Forêt dense Sans W.a						Forêt dense avec W.a				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel		Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Aderidae	0	0	0	0	0	Aderidae	0	0	0	0	0
Anobiidae	1	2	0	0	3	Anobiidae	0	0	0	0	0
Anthricidae	1	2	1	1	5	Anthricidae	2	0	0	2	4
Anthrribidae	0	1	0	0	1	Anthrribidae	15	0	1	2	18
Atelabidae	0	0	0	0	0	Atelabidae	0	0	0	0	0
Bostrichidae	0	0	0	0	0	Bostrichidae	0	0	0	0	0
Brentidae	0	0	0	0	0	Brentidae	0	0	1	0	1
Buprestidae	0	0	0	0	0	Buprestidae	0	0	0	0	0
Cantharidae	0	0	0	0	0	Cantharidae	0	0	0	0	0
Carabidae	4	4	0	0	8	Carabidae	0	1	0	0	1
Carabidae Cicindelidae	0	0	0	0	0	Carabidae Cicindelidae	0	0	0	0	0
Cerambycidae	0	2	0	0	2	Cerambycidae	2	0	0	1	3
Cerylonidae	0	0	0	0	0	Cerylonidae	0	0	0	0	0
Chrysomelidae	3	3	1	0	7	Chrysomelidae	1	3	0	6	10
Clidae	0	1	1	1	3	Clidae	2	2	1	1	6
Cleridae	0	0	1	0	1	Cleridae	0	0	0	0	0
Coccinellidae	0	0	0	0	0	Coccinellidae	0	0	0	0	0
Colydiidae	6	2	1	1	10	Colydiidae	9	3	2	0	14
Corylophidae	1	2	0	2	5	Corylophidae	4	2	4	1	11
Cucujidae	0	0	0	0	0	Cucujidae	0	0	0	0	0
Curculionidae	39	27	38	19	123	Curculionidae	4	34	44	24	106
Dermestidae	0	0	0	0	0	Dermestidae	0	0	0	0	0
Elaeteridae	0	1	0	0	1	Elaeteridae	0	0	0	0	0
Endomychidae	0	0	0	0	0	Endomychidae	0	0	0	0	0
Erotylidae	0	1	0	0	1	Erotylidae	0	1	1	0	2
Eucnemidae	0	0	0	0	0	Eucnemidae	0	0	0	0	0
Hydrophilidae Sphaeridinae	0	3	24	0	27	Hydrophilidae Sphaeridinae	0	0	5	0	5
Languridae	0	0	0	0	0	Languridae	0	0	0	0	0
Lathrididae autres	33	2	1	7	43	Lathrididae autres	24	4	0	11	39
Lathrididae Corticariinae	0	0	0	0	0	Lathrididae corticariinae	0	0	0	0	0
Leiodidae	0	1	0	0	1	Leiodidae	0	0	0	0	0
Lucanidae	0	0	0	0	0	Lucanidae	1	0	0	1	2
Lyctidae	0	0	0	0	0	Lyctidae	0	0	0	0	0
Melandryidae	0	0	1	0	1	Melandryidae	1	5	3	1	10
Mordellidae	0	1	0	0	1	Mordellidae	3	1	0	0	4
Mycetophagidae	0	1	0	1	2	Mycetophagidae	0	0	0	0	0
Mycteridae	0	0	0	0	0	Mycteridae	0	0	0	0	0
Nemonychidae	0	0	0	0	0	Nemonychidae	0	0	0	0	0
Nitidulidae	66	6	16	5	93	Nitidulidae	30	5	8	1	44
Oedemeridae	0	0	0	0	0	Oedemeridae	1	0	0	0	1
Phalacridae	1	2	3	4	10	Phalacridae	0	5	6	1	12
Platypodidae	0	0	0	0	0	Platypodidae	0	0	0	0	0
Prostomidae	0	0	0	0	0	Prostomidae	0	0	0	0	0
Pselaphidae	3	6	15	8	32	Pselaphidae	0	10	12	2	24
Ptilidae	0	0	0	0	0	Ptilidae	0	0	0	0	0
Salpingidae	0	0	0	0	0	Salpingidae	0	0	0	0	0
Scarabidae Anonthobium sp.	1	7	5	4	17	Scarabidae Anonthobium sp.	8	58	11	11	88
Scarabidae Aphodidae	0	1	0	0	1	Scarabidae Aphodidae	0	0	0	0	0
Scarabidae Gnaphalopoda sp.	0	0	0	0	0	Scarabidae Gnaphalopoda sp.	0	1	0	0	1
Scolytidae	31	10	9	3	53	Scolytidae	9	6	5	5	25
Scraptiidae	0	0	0	0	0	Scraptiidae	0	0	0	0	0
Scydmaenidae	12	14	4	17	47	Scydmaenidae	1	13	4	8	26
Silvanidae	0	0	0	0	0	Silvanidae	0	0	0	0	0
Staphylinidae	22	63	187	75	347	Staphylinidae	14	40	100	6	160
Tenebrionidae	4	6	3	0	13	Tenebrionidae	0	5	0	1	6
Tenebrionidae Alleculinae	0	0	0	1	1	Tenebrionidae Alleculinae	2	0	0	0	2
Trogossitidae	0	0	0	0	0	Trogossitidae	0	0	0	0	0
Coleoptera indetermes	0	0	0	0	0	Coleoptera indetermes	0	1	0	0	1
Larves Coccinellidae	0	0	0	0	0	larves Coccinellidae	1	4	10	4	19
Larves Cryptocephalinae	1	2	5	2	10	larves Cryptocephalinae	0	0	0	0	0
Autres larves Coleoptera	3	11	4	2	20	Autres larves Coleoptera	0	2	2	4	8
	232	184	320	153	889		134	206	220	93	653

	Forêt dense Sans W.a						Forêt dense avec W.a				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel		Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
<b>Diptera Cyclorrhaphes autres</b>	36	16	14	6	72	<b>Diptera Cyclorrhaphes autres</b>	21	10	6	1	38
Asilidae	1	0	0	0	1	Asilidae	1	0	0	0	1
Bombyliidae	0	0	0	0	0	Bombyliidae	0	0	0	0	0
Dolichopodidae	0	1	0	0	1	Dolichopodidae	0	0	0	0	0
Empididae	0	0	0	0	0	Empididae	1	0	3	0	4
Muscoidea	0	0	0	0	0	Muscoidea	0	0	0	0	0
Phoridae	7	20	80	10	117	Phoridae	12	23	84	27	146
Pipunculidae	0	0	0	0	0	Pipunculidae	0	0	3	0	3
Stratiomyiidae	0	0	0	0	0	Stratiomyiidae	0	0	0	0	0
Stratiomyiidae larves	0	0	0	0	0	Stratiomyiidae larves	0	0	0	0	0
Syrphidae	0	0	0	0	0	Syrphidae	0	0	0	0	0
Diptera larves	3	2	3	0	8	Diptera larves	0	1	4	0	5
Bibionidae	0	0	0	1	1	Bibionidae	0	0	0	4	4
Cecidomyiidae	16	0	6	4	26	Cecidomyiidae	11	6	23	9	49
Ceratopogonidae	0	0	3	1	4	Ceratopogonidae	0	1	10	1	12
Chironomidae	0	6	24	4	34	Chironomidae	1	9	13	15	38
Culicidae	0	0	0	0	0	Culicidae	0	0	0	0	0
Mycetophyllidae	9	0	1	0	10	Mycetophyllidae	313	0	18	19	350
Psychodidae	5	0	32	0	37	Psychodidae	8	2	63	1	74
Scatopsidae	0	0	0	0	0	Scatopsidae	0	0	0	0	0
Sciaridae	46	8	36	51	141	Sciaridae	35	1	46	84	166
Simulidae	0	0	0	0	0	Simulidae	0	0	0	0	0
Tipulidae	0	0	1	1	2	Tipulidae	0	0	1	0	1
Diptera indéterminés	0	0	0	0	0	Diptera indéterminés	0	0	0	0	0
	<b>123</b>	<b>53</b>	<b>200</b>	<b>78</b>	<b>454</b>		<b>403</b>	<b>53</b>	<b>274</b>	<b>161</b>	<b>891</b>

	Forêt dense Sans W.a						Forêt dense avec W.a				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel		Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Aleyrodidae	0	0	0	0	0	Aleyrodidae	0	0	0	0	0
Aphididae	0	0	0	1	1	Aphididae	1	0	1	0	2
Cercopidae	0	0	0	0	0	Cercopidae	0	0	0	0	0
Cicadellidae	20	39	36	12	107	Cicadellidae	22	71	71	16	180
Coccoidea	4	11	4	1	20	Coccoidea	5	5	3	2	15
Fulguroidea	0	2	7	0	9	Fulguroidea	5	6	4	2	17
Psylloidea	0	0	2	0	2	Psylloidea	0	0	0	0	0
Anthocoridae	0	0	0	0	0	Anthocoridae	0	0	0	0	0
Aradidae	0	0	0	0	0	Aradidae	0	0	0	1	1
Coreidae	0	0	0	0	0	Coreidae	0	0	0	0	0
Cydnidae	0	1	1	0	2	Cydnidae	0	3	17	0	20
Largidae	0	0	0	0	0	Largidae	0	0	0	0	0
Lygidae	0	0	0	0	0	Lygidae	0	2	3	0	5
Miridae	1	5	5	0	11	Miridae	1	0	2	0	3
Pentatomidae	0	0	0	0	0	Pentatomidae	0	0	0	0	0
Reduviidae	1	0	1	0	2	Reduviidae	0	0	0	0	0
Scutelleridae	0	0	0	0	0	Scutelleridae	0	0	0	0	0
Tingidae	0	0	0	0	0	Tingidae	0	7	0	0	7
Heteroptera indéterminés	0	0	0	0	0	Heteroptera indéterminés	0	0	0	0	0
Larves Heteroptera	23	1	14	2	40	Larves Heteroptera	3	7	4	0	14
	<b>49</b>	<b>59</b>	<b>70</b>	<b>16</b>	<b>194</b>		<b>37</b>	<b>101</b>	<b>105</b>	<b>21</b>	<b>264</b>

	Forêt dense Sans W.a						Forêt dense avec W.a				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel		Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Formicidae	886	1043	471	210	2610	Formicidae	102	153	56	53	364
Agaonidae	0	0	0	1	1	Agaonidae	1	0	0	0	1
Anthophoridae	0	0	0	0	0	Anthophoridae	0	0	1	0	1
Aphelenidae	8	4	3	1	16	Aphelenidae	4	9	2	3	18
Bethylidae	0	1	1	1	3	Bethylidae	0	3	0	0	3
Braconidae	4	0	1	0	5	Braconidae	0	0	1	1	2
Ceraphronidae	0	2	1	0	3	Ceraphronidae	0	2	2	3	7
Chalcididae	0	0	0	0	0	Chalcididae	0	0	0	0	0
Chalcidoidea autres	3	4	0	2	9	Chalcidoidea	4	2	2	2	10
Chrysididae	0	0	0	0	0	Chrysididae	0	1	0	0	1
Colletidae	0	0	0	0	0	Colletidae	0	0	0	1	1
Cynipoidea eucoilidae	0	0	0	0	0	Cynipoidea Eucoilidae	0	0	2	0	2
Diapriidae	2	1	1	0	4	Diapriidae	1	1	4	1	7
Dryinidae	0	0	0	0	0	Dryinidae	0	0	0	0	0
Elasmidae	0	0	0	0	0	Elasmidae	0	0	0	0	0
Embolemyidae	0	0	0	0	0	Embolemyidae	0	0	0	0	0
Encyrtidae	4	3	2	2	11	Encyrtidae	3	2	1	2	8
Eucharitidae	0	0	1	0	1	Eucharitidae	0	0	0	0	0
Eulophidae	0	0	0	0	0	Eulophidae	0	0	0	0	0
Eupelmidae	0	0	0	0	0	Eupelmidae	0	0	0	0	0
Eurytomidae	0	0	0	0	0	Eurytomidae	0	0	0	0	0
Evaniidae	0	0	0	0	0	Evaniidae	0	0	0	0	0
Figitidae	0	0	0	0	0	Figitidae Eucoilinae	0	0	0	0	0
Halictidae	1	0	1	0	2	Halictidae	0	0	0	0	0
Ichneumonidae	0	1	0	0	1	Ichneumonidae	0	0	0	0	0
Megalyridae	0	0	0	0	0	Megalyridae	0	0	0	0	0
Megaspillidae	0	0	0	0	0	Megaspillidae	0	0	0	0	0
Mymaridae	11	5	1	1	18	Mymaridae	1	0	2	0	3
Myrmaromatidae	0	0	0	0	0	Myrmaromatidae	3	0	0	0	3
Perilampidae	0	0	0	0	0	Perilampidae	0	0	0	0	0
Platygasteridae	0	0	0	0	0	Platygasteridae	0	0	0	0	0
Pompilidae	0	0	0	0	0	Pompilidae	0	0	0	0	0
Proctotrupidae	0	0	0	0	0	Proctotrupidae	0	0	0	0	0
Pteromalidae	0	0	0	0	0	Pteromalidae	0	0	0	0	0
Scelionidae	28	81	29	16	154	Scelionidae	12	13	18	5	48
Scoliidae	0	0	1	0	1	Scoliidae	0	0	0	0	0
Signiphoridae	0	0	0	0	0	Signiphoridae	0	0	0	0	0
Sphecidae	0	0	0	0	0	Sphecidae	0	0	0	0	0
Tiphidae	0	0	0	0	0	Tiphidae	0	1	0	0	1
Torymidae	0	0	0	0	0	Torymidae	0	0	0	0	0
Trichogrammatidae	0	0	0	0	0	Trichogrammatidae	0	0	0	0	0
Hymenoptera indetermi	0	0	0	0	0	Hymenoptera indet	0	0	0	0	0
Hymenoptera larves	0	0	0	0	0	larves Hymenoptera	0	0	0	1	1
Wasmannia auropuncta	0	0	0	0	0	Wasmannia auropunctata	1324	5227	395	405	7351
	61	102	42	24	229		29	34	35	19	117

	Maquis Sans W.a						Maquis avec W.a				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel		Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Acari	52	65	8	10	135	Acari	30	93	37	38	198
Amphipoda	12	13	7	5	37	Amphipoda	11	38	45	20	114
Annelida Oligocheta	0	2	0	0	2	Annelida Oligocheta	0	1	0	0	1
Aranea	9	23	10	10	52	Aranea	13	34	28	29	104
Archeognatha	4	0	0	0	4	Archeognatha	0	0	0	0	0
Blattodea	0	0	0	0	0	Blattodea	0	0	0	1	1
Chilopoda	0	1	0	1	2	Chilopoda	0	2	0	0	2
Coleoptera	12	11	7	4	34	Coleoptera	14	56	32	15	117
Collembola	28	268	421	46	763	Collembola	39	282	1151	166	1638
Dermaptera	2	0	0	0	2	Dermaptera	0	1	0	0	1
Diplopoda	0	4	4	1	9	Diplopoda	1	6	11	4	22
Diptera	32	7	48	17	104	Diptera	17	26	146	104	293
Embioptera	0	0	0	0	0	Embioptera	0	0	0	0	0
Ephemeroptera	0	0	0	0	0	Ephemeroptera	0	0	0	0	0
Formicidae	398	411	204	192	1 205	Formicidae	50	166	139	97	452
Gasteropoda	0	2	1	0	3	Gasteropoda	0	3	7	2	12
Hemiptera	11	14	18	5	48	Hemiptera	25	46	48	8	127
Hymenoptera	14	10	7	6	37	Hymenoptera	14	20	14	9	57
Isopoda	1	2	1	1	5	Isopoda	3	7	36	4	50
Isoptera	0	0	0	0	0	Isoptera	0	1	0	1	2
Lepidoptera	1	0	0	0	1	Lepidoptera	2	32	1	1	36
Megaloptera	0	0	0	0	0	Megaloptera	0	0	0	0	0
Neuroptera	0	0	0	0	0	Neuroptera	0	0	0	0	0
Opilionida	0	0	0	0	0	Opilionida	0	1	0	0	1
Orthoptera	3	6	2	0	11	Orthoptera	0	2	0	0	2
Pauropoda	0	0	0	0	0	Pauropoda	0	0	0	0	0
Phasmatodea	0	0	0	0	0	Phasmatodea	0	0	0	0	0
Phtyraptera	0	0	0	0	0	Phtyraptera	0	0	0	0	0
Pseudoscorpionida	0	0	0	0	0	Pseudoscorpionida	1	0	0	0	1
Psocoptera	15	4	2	1	22	Psocoptera	25	30	23	18	96
Scorpionida	0	0	0	0	0	Scorpionida	0	0	0	0	0
Thysanoptera	0	0	0	0	0	Thysanoptera	0	0	0	0	0
Thysanura	0	0	0	0	0	Thysanura	0	0	0	0	0
Trichoptera	0	0	0	0	0	Trichoptera	0	0	1	1	2
Wasmannia auropunctata	0	0	0	0	0	Wasmannia auropunctata	4628	23567	980	8931	29175
Larves	9	4	4	4	21	Larves	3	4	22	13	42
<b>Total</b>	<b>603</b>	<b>847</b>	<b>744</b>	<b>303</b>	<b>2 497</b>	<b>Total</b>	<b>4876</b>	<b>24418</b>	<b>2721</b>	<b>9462</b>	<b>32546</b>
						Total Swa	248	851	1741	531	3371

	Maquis Sans W.a					Maquis avec W.a					
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel	
<i>Brachymyrmex obscurior</i>	61	44	85	103	293	<i>Brachymyrmex obscurior</i>	4	15	27	44	90
<i>Camponotus gambeyi</i>	0	1	0	0	1	<i>Camponotus gambeyi</i>	0	0	0	0	0
<i>Camponotus sp. 2</i>	3	0	0	0	3	<i>Camponotus sp. 2</i>	0	0	1	0	1
<i>Cardiocondyla emeryi</i>	26	8	3	1	38	<i>Cardiocondyla emeryi</i>	0	3	2	2	7
<i>Eurhopalotrix caledonica</i>	0	0	0	0	0	<i>Eurhopalotrix caledonica</i>	1	1	1	0	3
<i>Hypoponera opacipes</i>	0	4	2	1	7	<i>Hypoponera opacipes</i>	0	1	3	0	4
<i>Hypoponera punctatissima</i>	1	0	0	0	1	<i>Hypoponera punctatissima</i>	0	0	0	0	0
<i>Iridomyrmex calvus</i>	2	0	0	0	2	<i>Iridomyrmex calvus</i>	0	0	0	0	0
<i>Leptomyrmex pallens</i>	1	0	1	0	2	<i>Leptomyrmex pallens</i>	0	1	0	0	1
<i>Monomorium floricola</i>	0	0	4	5	9	<i>Monomorium floricola</i>	0	3	2	0	5
<i>Monomorium sp. 2</i>	7	4	1	0	12	<i>Monomorium sp. 2</i>	0	1	0	0	1
<i>Monomorium sp. 6</i>	0	3	0	0	3	<i>Monomorium sp. 6</i>	0	0	0	3	3
<i>Oligomyrmex sodalis</i>	0	3	7	0	10	<i>Oligomyrmex sodalis</i>	0	1	3	0	4
<i>Paratrechina caledonica</i>	19	13	2	1	35	<i>Paratrechina caledonica</i>	0	3	1	0	4
<i>Paratrechina foreli</i>	11	1	0	0	12	<i>Paratrechina foreli</i>	0	1	2	0	3
<i>Paratrechina minutula</i>	0	3	5	2	10	<i>Paratrechina minutula</i>	7	0	9	9	25
<i>Paratrechina sp. 1</i>	0	1	0	0	1	<i>Paratrechina sp. 1</i>	0	20	12	0	32
<i>Pheidole luteipes</i>	0	0	0	0	0	<i>Pheidole luteipes</i>	0	0	0	1	1
<i>Pheidole sp. 1</i>	79	82	23	44	228	<i>Pheidole sp. 1</i>	3	18	6	8	35
<i>Polyracchis guerini</i>	0	2	19	8	29	<i>Polyracchis guerini</i>	0	0	0	0	0
<i>Solenopsis papuana</i>	187	240	50	27	504	<i>Solenopsis papuana</i>	34	97	70	29	230
<i>Strumigenys godeffroyi</i>	1	2	2	0	5	<i>Strumigenys godeffroyi</i>	1	1	0	1	3
<i>Wasmannia auropunctata</i>	0	0	0	0	0	<i>Wasmannia auropunctata</i>	4628	23567	980	8931	38106
<b>Total Swa</b>	<b>398</b>	<b>411</b>	<b>204</b>	<b>192</b>	<b>1205</b>	<b>Total Swa</b>	<b>50</b>	<b>166</b>	<b>139</b>	<b>97</b>	<b>452</b>
						<b>Total Fourmis</b>	<b>4678</b>	<b>23733</b>	<b>1119</b>	<b>9028</b>	<b>38590</b>

	Maquis Sans W.a						Maquis avec W.a				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel		Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Acari	52	65	8	10	135	Acari	30	93	37	38	198
Amphipoda	12	13	7	5	37	Amphipoda	11	38	45	20	114
Annelida Oligo	0	2	0	0	2	Annelida Oligocheta	0	1	0	0	1
Archeognatha	4	0	0	0	4	Archeognatha	0	0	0	0	0
Blattodea	0	0	0	0	0	Blattodea	0	0	0	1	1
Scutigermorp	0	0	0	0	0	Scutigermorpha	0	0	0	0	0
Scolopendrom	0	0	0	1	1	Scolopendromorpha	0	0	0	0	0
Geophilomorp	0	1	0	0	1	Geophilomorpe	0	2	0	0	2
Entomobryoid	28	162	177	46	413	Entomobryodea	39	173	492	156	860
Symphyleona	0	17	56	0	73	Symphyleona	0	39	135	1	175
Poduroidea	0	89	188	0	277	Poduroidea	0	70	524	9	603
Dermaptera	2	0	0	0	2	Dermaptera	0	1	0	0	1
Spirobolida (a	0	3	2	1	6	Spirobolida	0	5	2	3	10
Polyxenidae	0	0	0	0	0	Polyxenidae	0	0	0	0	0
Diplopoda auti	0	1	2	0	3	Diplopoda autres	1	1	9	1	12
Gasteropoda	0	2	1	0	3	Gasteropoda	0	3	7	2	12
Isopoda	1	2	1	1	5	Isopoda	3	7	36	4	50
Isoptera	0	0	0	0	0	Isoptera	0	1	0	1	2
Tinoidea	1	0	0	0	1	Tinoidea	2	32	1	1	36
Lepidoptera lar	0	0	0	0	0	Lepidoptera larves	1	0	1	0	2
Larves Zygaen	0	0	0	0	0	Larves Zygaenoidea	0	0	0	0	0
Neuroptera lar	1	0	0	0	1	Neuroptera larves	0	0	0	0	0
Opilioniada	0	0	0	0	0	Opilioniada	0	1	0	0	1
Gryllidae	2	6	1	0	9	Gryllidae	0	1	0	0	1
Tetrigidae	1	0	1	0	2	Tetrigidae	0	1	0	0	1
Pseudoscorpion	0	0	0	0	0	Pseudoscorpionida	1	0	0	0	1
Psocoptera	15	4	2	1	22	Psocoptera	25	30	23	18	96
Thysanoptera	0	0	0	0	0	Thysanoptera	0	0	0	0	0
Trichoptera	0	0	0	0	0	Trichoptera	0	0	1	1	2
<b>Total</b>	<b>119</b>	<b>367</b>	<b>446</b>	<b>65</b>	<b>997</b>	<b>Total faune</b>	<b>113</b>	<b>499</b>	<b>1313</b>	<b>256</b>	<b>2181</b>

	Maquis Sans W.a						Maquis avec W.a				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel		Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Barychelidae	0	1	0	0	1	Barychelidae	0	0	0	0	0
Dipluridae	2	0	0	2	4	Dipluridae	0	0	0	0	0
Agellnidae	0	0	0	0	0	Agelinidae	0	0	0	0	0
Anapidae	1	0	1	1	3	Anapidae	1	3	2	1	7
Araneidae	0	0	1	0	1	Araneidae	0	0	0	0	0
Clubionidae	1	4	0	0	5	Clubionidae	3	3	5	4	15
Cryptothelidae	0	0	0	0	0	Cryptothelidae	0	0	0	0	0
Ctenidae	0	3	0	0	3	Ctenidae	0	1	2	1	4
Filistatidae	0	0	0	0	0	Filistatidae	0	0	0	0	0
Gnaphosidae	0	0	0	0	0	Gnaphosidae	1	0	0	2	3
Hanhiidae	0	0	2	2	4	Hanhiidae	3	8	2	6	19
Hersiliidae	0	0	0	0	0	Hersiliidae	0	0	0	0	0
Lycosidae	0	2	0	0	2	Lycosidae	0	2	0	0	2
Lynphiidae	0	0	0	0	0	Lynphiidae	0	0	0	0	0
Micropholcommatidae	0	0	0	0	0	Micropholcommatidae	0	0	0	0	0
Mimetidae	0	0	0	0	0	Mimetidae	0	0	0	0	0
Oonopidae	0	0	1	0	1	Oonopidae	0	0	2	2	4
Oxyopidae	0	0	0	0	0	Oxyopidae	0	0	0	0	0
Philodromidae	0	1	0	0	1	Philodromidae	0	1	0	0	1
Pisauridae	0	0	0	0	0	Pisauridae	0	0	0	0	0
Salticidae	2	3	0	1	6	Salticidae	2	0	3	0	5
Scytodidae	0	0	0	0	0	Scytodidae	0	0	0	0	0
Segestriidae	0	0	0	0	0	Segestriidae	0	0	0	0	0
Symphytognathidae	0	0	0	0	0	Symphytognathidae	0	0	0	0	0
Tetrablemmidae	0	0	0	0	0	Tetrablemmidae	0	0	0	0	0
Tetragnathidae	0	0	0	0	0	Tetragnathidae	0	0	0	1	1
Theridiidae	2	9	4	3	18	Theridiidae	3	16	12	11	42
Theridiosomatidae	0	0	1	1	2	Theridiosomatidae	0	0	0	1	1
Thomisidae	0	0	0	0	0	Thomisidae	0	0	0	0	0
Uloboridae	0	0	0	0	0	Uloboridae	0	0	0	0	0
Zodariidae	0	0	0	0	0	Zodariidae	0	0	0	0	0
Zoridae	0	0	0	0	0	Zoridae	0	0	0	0	0
Araneae indet	1	0	0	0	1	Araneae indet	0	0	0	0	0
	9	23	10	10	52		13	34	28	29	104

	Maquis Sans W.a				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Aderidae	0	0	0	0	0
Anobiidae	0	0	0	0	0
Anthicidae	1	0	0	0	1
Anthribidae	1	0	1	0	2
Atelabidae	0	0	0	0	0
Bostrichidae	0	0	0	0	0
Brethidae	0	0	0	0	0
Buprestidae	0	0	0	0	0
Cantharidae	0	0	0	0	0
Carabidae	0	0	0	0	0
Carabidae Cicindelidae	0	0	0	0	0
Cerambycidae	0	0	0	0	0
Cerylonidae	0	0	0	0	0
Chrysomelidae	0	2	0	0	2
Cidae	1	1	1	0	3
Cleridae	0	0	0	0	0
Coccinellidae	0	0	0	0	0
Colydidae	0	0	0	0	0
Coryphidae	0	0	0	0	0
Cucujidae	0	0	1	0	1
Curculionidae	1	1	0	1	3
Dermestidae	0	0	0	0	0
Elatidae	0	0	0	0	0
Endomychidae	0	0	0	0	0
Erotylidae	0	1	0	0	1
Eucnemidae	0	0	0	0	0
Hydrophilidae					
Sphaeridinae	0	0	0	0	0
Languridae	0	0	0	0	0
Lathrididae autres	5	0	0	0	5
Lathrididae corticarinae	0	1	0	0	1
Lelodidae	0	0	0	0	0
Lucanidae	0	0	0	0	0
Lyctidae	0	0	0	0	0
Melandryidae	0	0	0	0	0
Mordellidae	1	0	0	0	1
Mycetophagidae	0	0	0	0	0
Mycteridae	0	1	0	0	1
Nemonychidae	0	0	0	0	0
Nitidulidae	0	1	1	0	2
Oedemeridae	0	0	0	0	0
Phalacridae	0	1	2	0	3
Platypodidae	0	0	0	0	0
Prostomidae	0	0	0	0	0
Pselaphidae	1	0	0	2	3
Ptilidae	0	0	0	0	0
Salpingidae	0	0	0	0	0
Scarabidae					
Anonthobium sp.	0	0	0	0	0
Scarabidae Aphodidae	0	0	0	0	0
Scarabidae Gnaphalopoda sp	0	0	0	0	0
Scolytidae	1	0	1	0	2
Scraptidae	0	0	0	0	0
Scydmaenidae	0	0	0	0	0
Silvanidae	0	0	0	0	0
Staphylinidae	0	1	0	0	1
Tenebrionidae	0	1	0	1	2
Tenebrionidae Alleculinae	0	0	0	0	0
Trogossitidae	0	0	0	0	0
Coleoptera indetermines larves Coccinellidae	0	0	0	0	0
larves Cryptocephalinae	7	3	2	3	15
Autres larves Coleoptera	1	1	1	1	4
	20	15	10	8	53

	Maquis avec W.a				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Aderidae	0	0	0	0	0
Anobiidae	0	1	0	0	1
Anthicidae	0	0	0	0	0
Anthribidae	1	0	0	1	2
Atelabidae	0	0	0	0	0
Bostrichidae	0	0	0	0	0
Brethidae	0	0	0	0	0
Buprestidae	0	0	0	0	0
Cantharidae	0	0	0	0	0
Carabidae	0	0	0	0	0
Carabidae Cicindelidae	0	0	0	0	0
Cerambycidae	0	0	0	0	0
Cerylonidae	0	0	1	0	1
Chrysomelidae	0	0	0	0	0
Cidae	1	4	3	6	14
Cleridae	0	0	0	0	0
Coccinellidae	0	0	0	0	0
Colydidae	0	0	0	0	0
Coryphidae	0	0	1	0	1
Cucujidae	0	0	0	0	0
Curculionidae	0	4	0	2	6
Dermestidae	0	0	0	0	0
Elatidae	0	4	0	0	4
Endomychidae	0	0	0	0	0
Erotylidae	0	0	0	0	0
Eucnemidae	0	0	0	0	0
Hydrophilidae					
Sphaeridinae	0	1	0	0	1
Languridae	0	0	0	0	0
Lathrididae autres	0	0	0	0	0
Lathrididae corticarinae	3	1	1	1	6
Lelodidae	0	0	0	0	0
Lucanidae	0	0	0	0	0
Lyctidae	0	0	0	0	0
Melandryidae	0	0	0	0	0
Mordellidae	0	0	0	0	0
Mycetophagidae	0	0	0	0	0
Mycteridae	0	0	0	0	0
Nemonychidae	0	0	0	0	0
Nitidulidae	0	1	0	0	1
Oedemeridae	0	0	0	1	1
Phalacridae	0	5	20	0	25
Platypodidae	0	0	0	0	0
Prostomidae	0	0	0	0	0
Pselaphidae	0	1	1	3	5
Ptilidae	0	0	0	0	0
Salpingidae	0	0	0	0	0
Scarabidae : Anonthobium sp.	7	27	3	0	37
Scarabidae Aphodidae	0	0	0	0	0
Scarabidae Gnaphalopoda sp	0	0	0	0	0
Scolytidae	1	0	1	0	2
Scraptidae	0	0	0	0	0
Scydmaenidae	0	3	1	0	4
Silvanidae	0	0	0	0	0
Staphylinidae	0	1	0	0	1
Tenebrionidae	1	3	0	1	5
Tenebrionidae Alleculinae	0	0	0	0	0
Trogossitidae	0	0	0	0	0
Coleoptera indetermines larves Coccinellidae	0	0	0	0	0
larves Cryptocephalinae	0	1	12	8	21
Autres larves Coleoptera	0	2	2	4	8
	14	59	46	27	146

	Maquis Sans W.a					Maquis avec W.a					
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel	
<b>Diptera Cyclorrhaphes autres</b>	0	1	5	0	6	<b>Diptera Cyclorrhaphes autres</b>	1	12	3	1	17
Asilidae	0	0	0	0	0	Asilidae	0	0	0	0	0
Bombyliidae	0	0	0	0	0	Bombyliidae	0	0	0	0	0
Dolichopodidae	0	0	0	0	0	Dolichopodidae	0	0	0	1	1
Empididae	0	0	0	0	0	Empididae	0	0	0	0	0
Muscoidea	0	0	0	0	0	Muscoidea	0	0	0	0	0
Phoridae	1	4	21	2	28	Phoridae	2	9	80	21	112
Pipunculidae	0	0	0	0	0	Pipunculidae	0	0	0	0	0
Stratiomyidae	0	0	0	0	0	Stratiomyidae	0	0	0	0	0
Stratiomyidae larves	0	0	0	0	0	Stratiomyidae larves	0	0	0	0	0
Syrphidae	0	0	0	0	0	Syrphidae	0	0	0	0	0
Diptera larves	0	0	0	0	0	Diptera larves	2	1	5	0	8
Bibionidae	0	0	0	0	0	Bibionidae	0	0	1	0	1
Cecidomyiidae	1	2	2	0	5	Cecidomyiidae	4	2	5	2	13
Ceratopogonidae	0	0	2	0	2	Ceratopogonidae	1	0	3	1	5
Chironomidae	0	0	4	4	8	Chironomidae	0	2	6	16	24
Culicidae	0	0	0	0	0	Culicidae	0	0	0	0	0
Mycetophyllidae	8	0	0	1	9	Mycetophyllidae	0	0	6	4	10
Psychodidae	2	0	11	0	13	Psychodidae	0	0	25	0	25
Scatopsidae	0	0	0	0	0	Scatopsidae	0	0	0	0	0
Sciaridae	20	0	3	10	33	Sciaridae	9	1	16	58	84
Simulidae	0	0	0	0	0	Simulidae	0	0	0	0	0
Tipulidae	0	0	0	0	0	Tipulidae	0	0	1	0	1
Diptera indéterminés	0	0	0	0	0	Diptera indéterminés	0	0	0	0	0
	32	7	48	17	104		19	27	151	104	301

	Maquis Sans W.a						Maquis avec W.a				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel		Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Aleyrodidae	1	0	0	0	1	Aleyrodidae	0	0	0	0	0
Aphididae	0	0	0	0	0	Aphididae	0	1	0	0	1
Cercopidae	0	0	0	0	0	Cercopidae	0	0	0	0	0
Cicadellidae	7	11	17	2	37	Cicadellidae	20	27	31	2	80
Coccoidea	0	2	0	1	3	Coccoidea	4	15	9	3	31
Fulgoroidea	0	0	0	1	1	Fulgoroidea	0	1	1	2	4
Psylloidea	0	0	0	0	0	Psylloidea	0	0	1	0	1
Anthocoridae	0	0	0	0	0	Anthocoridae	0	0	0	0	0
Aradidae	1	0	1	0	2	Aradidae	1	2	4	0	7
Coreidae	0	0	0	0	0	Coreidae	0	0	0	0	0
Cydnidae	0	0	0	0	0	Cydnidae	0	0	0	0	0
Largidae	0	0	0	0	0	Largidae	0	0	0	0	0
Lygidae	0	0	0	0	0	Lygidae	0	0	0	0	0
Miridae	0	1	0	0	1	Miridae	0	0	0	0	0
Pentatomidae	0	0	0	0	0	Pentatomidae	0	0	0	0	0
Reduviidae	0	0	0	0	0	Reduviidae	0	0	1	0	1
Scutellaridae	0	0	0	0	0	Scutellaridae	0	0	0	0	0
Tingidae	2	0	0	0	2	Tingidae	0	0	0	0	0
Heteroptera indetermines	0	0	0	0	0	Heteroptera indetermines	0	0	0	0	0
Heteroptera larves	0	0	0	1	1	Heteroptera larves	0	0	1	1	2
	11	14	18	5	48		25	46	48	8	127

	Maquis Sans W.a						Maquis avec W.a				
	Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel		Nov. 1994	Janv. 1995	Avr. 1995	Juil. 1995	Annuel
Agaonidae	0	0	0	0	0	Agaonidae	0	0	0	0	0
Anthophoridae	0	0	0	0	0	Anthophoridae	0	0	0	0	0
Aphelenidae	1	0	0	1	2	Aphelenidae	2	4	1	1	0
Bethylidae	0	0	0	0	0	Bethylidae	0	0	0	0	0
Braconidae	1	0	0	0	1	Braconidae	0	0	1	0	1
Ceraphronidae	0	0	1	0	1	Ceraphronidae	0	1	0	0	0
Chalcididae	0	0	0	0	0	Chalcididae	0	0	0	0	0
Chalcidoidea	1	1	0	2	4	Chalcidoidea autres	2	2	3	3	10
Chrysididae	0	0	0	0	0	Chrysididae	0	0	0	0	0
Colletidae	0	0	0	0	0	Colletidae	0	1	0	0	1
Cynipoidea Eucoilidae	0	0	0	0	0	Cynipoidea Eucoilidae	0	0	0	0	0
Diapriidae	0	1	2	0	3	Diapriidae	1	1	2	1	5
Dryinidae	0	0	0	0	0	Dryinidae	0	0	0	0	0
Elasmidae	0	0	0	0	0	Elasmidae	0	0	0	0	0
Embolemidae	0	0	0	0	0	Embolemidae	0	0	0	0	0
Encyrtidae	1	0	0	1	2	Encyrtidae	1	3	1	0	0
Eucharitidae	0	0	0	0	0	Eucharitidae	0	0	0	0	0
Eulophidae	0	0	0	0	0	Eulophidae	0	0	0	0	0
Eupelmidae	0	0	0	0	0	Eupelmidae	0	0	0	0	0
Eurytomidae	0	0	0	0	0	Eurytomidae	0	0	0	0	0
Evaniidae	0	0	0	0	0	Evaniidae	0	0	0	0	0
Figitidae Eucoilinae	0	0	0	0	0	Figitidae Eucoilinae	0	0	0	0	0
Halictidae	0	0	0	0	0	Halictidae	0	0	0	0	0
Ichneumonidae	0	0	0	0	0	Ichneumonidae	0	0	0	0	0
Megalyridae	0	0	0	0	0	Megalyridae	0	0	0	0	0
Megaspillidae	0	0	0	0	0	Megaspillidae	0	0	0	0	0
Mymaridae	7	5	3	1	16	Mymaridae	0	6	3	4	13
Myrmarommatidae	0	0	0	0	0	Myrmarommatidae	0	0	0	0	0
Perilampidae	0	0	0	0	0	Perilampidae	0	0	0	0	0
Platygasteridae	0	0	0	0	0	Platygasteridae	0	0	0	0	0
Pompilidae	0	0	0	0	0	Pompilidae	0	0	0	0	0
Proctotrupidae	0	0	0	0	0	Proctotrupidae	0	0	0	0	0
Pteromalidae	2	0	0	0	2	Pteromalidae	0	0	0	0	0
Scelionidae	1	3	1	1	6	Scelionidae	2	2	2	0	6
Scoliidae	0	0	0	0	0	Scoliidae	0	0	0	0	0
Signiphoridae	0	0	0	0	0	Signiphoridae	0	0	0	0	0
Sphecidae	0	0	0	0	0	Sphecidae	0	0	0	0	0
Tiphidae	0	0	0	0	0	Tiphidae	0	0	0	0	0
Torymidae	0	0	0	0	0	Torymidae	0	0	0	0	0
Trichogrammatidae	0	0	0	0	0	Trichogrammatidae	0	0	0	0	0
Hymenoptera indet	0	0	0	0	0	Hymenoptera indet	0	0	0	0	0
Formicidae	398	411	204	192	1205	Formicidae	50	166	139	97	452
Wasmannia auropunctata	0	0	0	0	0	Wasmannia auropunctata	4628	23567	980	8931	38106
larves Hymenoptera	0	0	1	0	1	larves Hymenoptera	6	0	1	0	7
	412	421	212	198	1243		4692	23753	1133	9037	38601

# **ANNEXE 6**

	Canopée de forêt dense humide sur ultrabasique sans <i>W. auropunctata</i>	Canopée de forêt dense humide sur ultrabasique avec <i>W. auropunctata</i>		Canopée sclérophylle non infestée par <i>W.</i> <i>auropunctata</i>	Canopée sclérophylle infestée par <i>W.</i> <i>auropunctata</i>
<i>Anoplolepis gracilipes</i>	0	0	<i>Anoplolepis gracilipes</i>	1	0
<i>Camponotus gambeyi</i>	23	42	<i>Camponotus gambeyi</i>	5	0
<i>Camponotus rufifrons leucopus</i>	24	16	<i>Camponotus rufifrons leucopus</i>	0	0
<i>Camponotus sp. 1</i>	17	17	<i>Camponotus sp. 1</i>	0	0
<i>Camponotus sp. 2</i>	13	8	<i>Camponotus sp. 2</i>	3	0
<i>Camponotus sp. 3</i>	0	0	<i>Camponotus sp. 3</i>	24	1
<i>Camponotus sp. 4</i>	0	0	<i>Camponotus sp. 4</i>	4	0
<i>Cardiocondyla emeryi</i>	1	0	<i>Cardiocondyla emeryi</i>	5	1
<i>Crematogaster sp.</i>	3	1	<i>Crematogaster sp.</i>	0	0
<i>Iridomyrmex calvus</i>	4	2	<i>Iridomyrmex calvus</i>	0	0
<i>Monomorium forcipatum</i>	9	2	<i>Monomorium forcipatum</i>	0	0
<i>Monomorium floricola</i>	0	0	<i>Monomorium floricola</i>	40	1
<i>Monomorium sp. 1</i>	4	0	<i>Monomorium sp. 1</i>	0	0
<i>Monomorium sp. 2</i>	1	3	<i>Monomorium sp. 2</i>	0	0
<i>Monomorium sp. 3</i>	0	0	<i>Monomorium sp. 3</i>	16	0
<i>Monomorium sp. 4</i>	0	0	<i>Monomorium sp. 4</i>	27	0
<i>Ochetellus glaber</i>	0	0	<i>Ochetellus glaber</i>	22	7
<i>Paratrechina caledonica</i>	104	8	<i>Paratrechina caledonica</i>	0	0
<i>Paratrechina foreli</i>	60	102	<i>Paratrechina foreli</i>	7	0
<i>Paratrechina minutula</i>	4	4	<i>Paratrechina minutula</i>	0	1
<i>Paratrechina longicornis</i>	0	1	<i>Paratrechina longicornis</i>	0	0
<i>Paratrechina sp. 1</i>	8	1	<i>Paratrechina sp. 1</i>	0	0
<i>Paratrechina sp. 2</i>	0	0	<i>Paratrechina sp. 2</i>	2	0
<i>Plagiolepis alluaudi</i>	0	0	<i>Plagiolepis alluaudi</i>	1	0
<i>Pheidole sp. 1</i>	87	89	<i>Pheidole sp. 1</i>	0	0
<i>Pheidole sp. 4</i>	3	1	<i>Pheidole sp. 4</i>	0	0
<i>Polyrachis guerini</i>	0	0	<i>Polyrachis guerini</i>	46	0
<i>Rhytidoponera terrestris</i>	8	0	<i>Rhytidoponera terrestris</i>	0	0
<i>Rhytidoponera versicolor</i>	3	0	<i>Rhytidoponera versicolor</i>	0	0
<i>Strumigenys godeffroyi</i>	6	3	<i>Strumigenys godeffroyi</i>	0	0
<i>Tapinoma cf minutum</i>	6	7	<i>Tapinoma cf minutum</i>	6	31
<i>Tapinoma melanocephalum</i>	0	0	<i>Tapinoma melanocephalum</i>	130	0
<i>Tetramorium simillimum</i>	0	0	<i>Tetramorium simillimum</i>	4	0
<i>Tetramorium tenuicrinis</i>	0	0	<i>Tetramorium tenuicrinis</i>	22	0
<i>Tetramorium cf tenuicrinis</i>	3	1	<i>Tetramorium cf tenuicrinis</i>	0	0
<i>Vollenhovia sp.</i>	56	52	<i>Vollenhovia sp.</i>	0	0
<i>Wasmannia auropunctata</i>	0	82	<i>Wasmannia auropunctata</i>	0	25969
<b>Total myrmeco</b>	<b>447</b>	<b>442</b>	<b>Total myrmeco</b>	<b>365</b>	<b>26011</b>
<b>Total myrmeco SWa</b>		<b>360</b>	<b>Total myrmeco SWa</b>		<b>42</b>

	Canopée sclérophylle non infestée par <i>W.</i> <i>auropunctata</i>	Canopée sclérophylle infestée par <i>W.</i> <i>auropunctata</i>		Canopée de forêt dense humide sur ultrabasique sans <i>W.</i> <i>auropunctata</i>	Canopée de forêt dense humide sur ultrabasique avec <i>W.</i> <i>auropunctata</i>
Barychelidae	0	0	Barychelidae	0	0
Dipluridae	0	0	Dipluridae	0	0
Agelinidae	0	0	Agelinidae	0	0
Anapidae	0	0	Anapidae	0	0
Araneidae	78	35	Araneidae	102	33
Clubionidae	219	483	Clubionidae	257	178
Cryptothelidae	0	0	Cryptothelidae	0	0
Ctenidae	0	0	Ctenidae	0	0
Filistatidae	0	0	Filistatidae	0	0
Gnaphosidae	13	3	Gnaphosidae	5	3
Hahniidae	2	10	Hahniidae	1	0
Hersiliidae	5	12	Hersiliidae	0	0
Linyphiidae	13	0	Lycosidae	0	2
Lycosidae	0	7	Lynphiidae	2	0
Micropholcommatidae	13	8	Micropholcommatidae	13	3
Mimetidae	1	1	Mimetidae	0	0
Oonopidae	82	45	Oonopidae	17	31
Oxyopidae	11	11	Oxyopidae	0	0
Philodromidae	1	0	Philodromidae	2	2
Pisauridae	0	0	Pisauridae	4	0
Salticidae	39	19	Salticidae	44	47
Scytodidae	0	0	Scytodidae	0	0
Segestriidae	0	0	Segestriidae	0	0
Symphytognathidae	0	0	Symphytognathidae	0	0
Tetrablemmidae	2	0	Tetrablemmidae	0	0
Tetragnathidae	0	0	Tetragnathidae	5	3
Theridiidae	153	281	Theridiidae	127	118
Theridiosomatidae	2	2	Theridiosomatidae	8	6
Thomisidae	84	18	Thomisidae	30	21
Uloboridae	0	0	Uloboridae	4	0
Zodariidae	0	0	Zodariidae	0	0
Zoridae	0	0	Zoridae	0	0
Araneae Indet.	14	8	Araneae indet	6	4
	<b>732</b>	<b>943</b>		<b>627</b>	<b>451</b>

	Canopée sclérophylle non infestée par W. <i>auropunctata</i>	Canopée sclérophylle infestée par W. <i>auropunctata</i>		Canopée de forêt dense humide sur ultrabasique sans W. <i>auropunctata</i>	Canopée de forêt dense humide sur ultrabasique avec W. <i>auropunctata</i>
Aderidae	62	12	Aderidae	103	42
Anobiidae	2	0	Anobiidae	2	0
Anthricidae	0	0	Anthricidae	0	0
Anthribidae	15	18	Anthribidae	32	7
Attelabidae	24	38	Attelabidae	0	0
Bostrichidae	2	0	Bostrichidae	0	0
Brentidae	0	0	Brentidae	0	0
Buprestidae	1	9	Buprestidae	0	0
Cantharidae	3	0	Cantharidae	0	0
Carabidae autres	0	0	Carabidae	2	1
Carabidae Cicindelidae	1	0	Carabidae Cicindelidae	0	0
Cerambycidae	54	46	Cerambycidae	95	19
Cerylonidae	1	0	Cerylonidae	0	0
Chrysomelidae	66	105	Chrysomelidae	172	141
Clidae	25	52	Clidae	32	45
Cleridae	2	2	Cleridae	2	0
Coccinellidae	291	146	Coccinellidae	73	80
Colydiidae	2	2	Colydiidae	15	27
Corylophidae	435	36	Corylophidae	90	121
Cucujidae	58	1	Cucujidae	14	2
Curculionidae	169	67	Curculionidae	404	285
Dermestidae	8	1	Dermestidae	0	0
Elaeidae	1	0	Elaeidae	3	1
Endomychidae	1	2	Endomychidae	0	1
Erotylidae	0	3	Erotylidae	2	0
Eucnemidae	0	0	Eucnemidae	0	0
Hydrophilidae Sphaeridinae	0	0	Hydrophilidae Sphaeridinae	0	0
Languridae	0	2	Languridae	12	6
Lathridiidae autres	8	4	Lathridiidae autres	2	0
Lathridiidae Corticariinae	0	0	Lathridiidae corticariinae	93	23
Lelodidae	0	0	Lelodidae	0	0
Lucanidae	0	0	Lucanidae	0	0
Lycidae	0	0	Lycidae	1	0
Melandryidae	2	3	Melandryidae	12	6
Mordellidae	0	8	Mordellidae	2	1
Mycetophagidae	1	0	Mycetophagidae	0	0
Mycteridae	0	0	Mycteridae	0	0
Nemonychidae	0	0	Nemonychidae	0	2
Nitidulidae	8	6	Nitidulidae	7	230
Oedemeridae	0	6	Oedemeridae	0	0
Phalacridae	3	0	Phalacridae	2	17
Platypodidae	0	0	Platypodidae	2	0
Prostomidae	1	0	Prostomidae	0	0
Pselaphidae	0	0	Pselaphidae	76	25
Ptilidae	2	0	Ptilidae	49	2
Salpingidae	0	1	Salpingidae	21	9
Scarabaeidae Anonthobium sp.	0	0	Scarabaeidae Anonthobium sp.	0	0
Scarabaeidae Aphodiidae	0	0	Scarabaeidae Aphodiidae	0	0
Scarabaeidae Gnaphalopoda sp.	0	0	Scarabaeidae Gnaphalopoda sp.	0	0
Scolytidae	36	37	Scolytidae	15	25
Scraptiidae	1	0	Scraptiidae	19	4
Scydmaenidae	1	0	Scydmaenidae	5	5
Silvanidae	0	0	Silvanidae	1	0
Staphylinidae	8	46	Staphylinidae	62	82
Tenebrionidae	12	10	Tenebrionidae	11	33
Tenebrionidae Alleculinae	0	0	Tenebrionidae Alleculinae	3	2
Trogossitidae	2	0	Trogossitidae	1	1
Coleoptera Indeterminés	0	0	Coleoptera Indeterminés	0	0
Larves Coccinellidae	25	65	Larves Coccinellidae	6	1
Larves Cryptocephalinae	0	0	Larves Cryptocephalinae	0	0
Autres Larves Coleoptera	198	104	Autres Larves Coleoptera	199	215
	1531	832		1642	1461

	Canopée sclérophylle non infestée par <i>W.</i> <i>auropunctata</i>	Canopée sclérophylle infestée par <i>W.</i> <i>auropunctata</i>		Canopée de forêt dense humide sur ultrabasique sans <i>W. auropunctata</i>	Canopée de forêt dense humide sur ultrabasique avec <i>W. auropunctata</i>
<b>Cycloraphes acalyptrates autres</b>	328	883	<b>Diptera Cyclorrhaphes autres</b>	319	174
Asilidae	0	1	Asilidae	17	3
Bombyliidae	3	3	Bombyliidae	0	0
Dolichopodidae	0	4	Dolichopodidae	29	19
Empididae	0	9	Empididae	42	15
Muscoidea	42	37	Muscoidea	71	14
Phoridae	32	32	Phoridae	101	16
Pipunculidae	2	2	Pipunculidae	3	4
Stratiomyiidae	8	9	Stratiomyiidae	3	0
Stratiomyiidae larves	0	0	Stratiomyiidae larves	0	0
Syrphidae	3	4	Syrphidae	2	1
Larves Diptera	168	81	Diptera larves	17	27
Bibionidae	0	0	Bibionidae	6	0
Cecidomyiidae	210	280	Cecidomyiidae	380	84
Ceratopogonidae	327	687	Ceratopogonidae	432	281
Chironomidae	150	96	Chironomidae	1362	846
Culicidae	2	4	Culicidae	0	0
Mycetophyllidae	12	15	Mycetophyllidae	13	5
Psychodidae	1	2	Psychodidae	69	49
Scatopsidae	1	1	Scatopsidae	0	0
Sciaridae	1221	94	Sciaridae	436	122
Simulidae	0	0	Simulidae	3	3
Tipulidae	10	16	Tipulidae	62	9
Diptera indertéminés	0	0	Diptera indertéminés	0	0
	<b>2520</b>	<b>2260</b>		<b>3367</b>	<b>1672</b>

	Canopée sclérophylle non infestée par <i>W.</i> <i>auropunctata</i>	Canopée sclérophylle infestée par <i>W.</i> <i>auropunctata</i>		Canopée de forêt dense humide sur ultrabasique sans <i>W. auropunctata</i>	Canopée de forêt dense humide sur ultrabasique avec <i>W. auropunctata</i>
Aleyrodidae	28	38	Aleyrodidae	8	4
Aphididae	2	88	Aphididae	29	12
Cercopidae	0	0	Cercopidae	2	2
Cicadellidae	312	459	Cicadellidae	173	102
Coccoidea	38	249	Coccoidea	15	30
Fulguroidea	82	40	Fulguroidea	152	86
Psylloidea	101	3239	Psylloidea	36	24
Anthocoridae	64	2	Anthocoridae	0	1
Aradidae	277	44	Aradidae	12	17
Coreidae	4	2	Coreidae	0	3
Cydnidae	0	1	Cydnidae	0	0
Largidae	0	0	Largidae	3	0
Lygidae	10	0	Lygidae	15	146
Miridae	462	294	Miridae	60	121
Pentatomidae	18	118	Pentatomidae	11	13
Reduviidae	24	48	Reduviidae	48	44
Scutellaridae	0	0	Scutellaridae	0	1
Tingidae	265	241	Tingidae	22	21
Heteroptera indetermines	1	1	Heteroptera indetermines	2	0
Larves Heteroptera	221	85	Heteroptera larves	70	163
	<b>1909</b>	<b>4949</b>		<b>658</b>	<b>790</b>

	Canopée sclérophylle non infestée par <i>W.</i> <i>auropunctata</i>	Canopée sclérophylle infestée par <i>W.</i> <i>auropunctata</i>		Canopée de forêt dense humide sur ultrabasique sans <i>W.</i> <i>auropunctata</i>	Canopée de forêt dense humide sur ultrabasique avec <i>W.</i> <i>auropunctata</i>
Formicidae	365	42	Formicidae	447	360
Wasmannia auropunctata	0	25 967	Wasmannia auropunctata	0	82
Agaonidae	0	0	Agaonidae	29	0
Anthophoridae	0	0	Anthophoridae	0	0
Aphelenidae	39	314	Aphelenidae	149	160
Bethylidae	12	8	Bethylidae	13	2
Braconidae	99	37	Braconidae	146	66
Ceraphronidae	9	2	Ceraphronidae	51	28
Chalcididae	4	1	Chalcididae	0	0
Chalcidoidea autres	0	0	Chalcidoidea	0	0
Chrysididae	0	0	Chrysididae	0	0
Colletidae	0	0	Colletidae	0	0
Cynipoidea eucoilidae	0	0	Cynipoidea Eucoilidae	0	0
Diapriidae	0	0	Diapriidae	35	4
Dryinidae	7	1	Dryinidae	3	1
Elasmidae	15	10	Elasmidae	1	0
Embolemlidae	0	0	Embolemlidae	0	0
Encyrtidae	87	491	Encyrtidae	108	87
Eucharitidae	0	0	Eucharitidae	16	1
Eulophidae	88	106	Eulophidae	195	57
Eupelmidae	36	24	Eupelmidae	14	6
Eurytomidae	3	0	Eurytomidae	3	5
Evaniidae	0	0	Evaniidae	0	0
Figitidae Eucoilinae	1	0	Figitidae Eucoilinae	0	0
Halictidae	0	0	Halictidae	0	0
Ichneumonidae	11	4	Ichneumonidae	18	8
Megalyridae	1	2	Megalyridae	0	0
Megaspilidae	2	2	Megaspilidae	2	10
Mymaridae	23	32	Mymaridae	44	23
Myrmaromatidae	0	0	Myrmaromatidae	2	1
Perilampidae	2	4	Perilampidae	0	0
Platygasteridae	63	56	Platygasteridae	169	134
Pompilidae	0	1	Pompilidae	3	2
Proctotrupidae	0	0	Proctotrupidae	0	0
Pteromalidae	66	36	Pteromalidae	47	21
Scelionidae	81	70	Scelionidae	66	81
Scoliidae	0	1	Scoliidae	0	0
Signiphoridae	1	10	Signiphoridae	5	2
Sphecidae	59	4	Sphecidae	37	7
Tiphiidae	0	0	Tiphiidae	5	0
Torymidae	2	0	Torymidae	8	1
Trichogrammatidae	4	13	Trichogrammatidae	40	20
Hymenoptera indeterminés	0	0	Hymenoptera indeterminés	0	0
Larves Hymenoptera	0	0	larves Hymenoptera	0	0
	715	1 229		1209	727

	Canopée sclérophylle non infestée par <i>W.</i> <i>aeropunctata</i>	Canopée sclérophylle infestée par <i>W. aeropunctata</i>		Canopée de forêt dense humide sur ultrabasique sans <i>W. aeropunctata</i>	Canopée de forêt dense humide sur ultrabasique avec <i>W. aeropunctata</i>
Oribates	3 624	181	Oribates	55	73
Acari Autres	397	996	Acari autres	1045	800
Amphipoda	0	0	Amphipoda	0	0
Archeognatha	0	0	Archeognatha	20	9
Blattodea	56	12	Blattodea	42	67
Geophilomorpha	0	0	Geophilomorpha	1	0
Scolopendromorpha	0	0	Scolopendromorpha	2	1
Scutigermorpha	9	1	Scutigermorpha	0	1
Chilopoda autres	0	0	Chilopoda autres	0	0
Arthropleona	239	180	Arthropleona	522	202
Symphyleona	1 895	1	Symphyleona	282	427
Dermaptera	0	0	Dermaptera	1	0
Iulidae	47	0	Iulidae	6	2
Polyxenidae	112	56	Polyxenidae	0	6
Spirobolida	0	0	Spirobolida	0	0
Diplopoda Autres	1	1	Diplopoda Autres	0	0
Ephemeroptera	0	0	Ephemeroptera	0	2
Gasteropoda	7	0	Gasteropoda	0	0
Isopoda	43	0	Isopoda	2	1
Lepidoptera	148	173	Lepidoptera	48	35
larves Lepidoptera	114	80	Lepidoptera larves	121	30
Larves Zygaenidae	0	0	Larves Zygaenidae	8	3
Chrysopidae	7	23	Chrysopidae	0	5
Neuroptera autres	0	4	Neuroptera autres	12	4
larves Neuroptera	22	9	Neuroptera larves	26	14
Opilionida	0	1	Opilionida	0	0
Gryllidae	73	1	Gryllidae	24	10
Tettigoniidae	2	1	Tettigoniidae	9	5
Tetrigidae	0	0	Tetrigidae	1	3
Phasmatodea	1	0	Phasmatodea	9	3
Phtyraptera	0	0	Phtyraptera	0	1
Pseudoscorpionida	112	0	Pseudoscorpionida	107	72
Psocoptera	4 554	6040	Psocoptera	1886	1188
Thysanura	86	0	Thysanura	0	1
Thysanoptera	4 200	1304	Thysanoptera	1583	2150
Trichoptera	0	0	Trichoptera	2	2
	<b>15 749</b>	<b>9064</b>		<b>5814</b>	<b>5117</b>

	Canopée sclérophylle non infestée par <i>W.</i> <i>auropunctata</i>	Canopée sclérophylle infestée par <i>W.</i> <i>auropunctata</i>		Canopée de forêt dense humide sur ultrabasique sans <i>W.</i> <i>auropunctata</i>	Canopée de forêt dense humide sur ultrabasique avec <i>W. auropunctata</i>
Acari	4 021	1 177	Acari	1 100	873
Amphipoda	0	0	Amphipoda	0	0
Annelida Oligocheta	0	0	Annelida Oligocheta	0	0
Aranea	732	943	Aranea	627	451
Archeognatha	0	0	Archeognatha	20	9
Blattodea	56	12	Blattodea	42	67
Chilopoda	9	1	Chilopoda	3	2
Coleoptera	1 308	663	Coleoptera	1 437	1245
Dermaptera	0	0	Dermaptera	1	0
Diplopoda	160	57	Diplopoda	6	8
Diptera	2 352	2 179	Diptera	3350	1646
Embioptera	0	0	Embioptera	0	0
Arthropleona	239	180	Arthropleona	522	202
Ephemeroptera	0	0	Ephemeroptera	0	2
Formicidae	365	42	Formicidae	447	360
Gasteropoda	7	0	Gasteropoda	0	0
Hemiptera	1 909	4 949	Hemiptera	658	790
Hymenoptera	715	1 229	Hymenoptera	1 209	727
Isopoda	43	0	Isopoda	2	1
Isoptera	0	0	Isoptera	0	0
Lepidoptera	148	173	Lepidoptera	48	35
Megaloptera	0	0	Megaloptera	0	0
Neuroptera	7	27	Neuroptera	12	9
Opilionida	0	1	Opilionida	0	0
Orthoptera	75	2	Orthoptera	34	18
Paupoda	0	0	Paupoda	0	0
Phasmatodea	1	0	Phasmatodea	9	3
Phtyraptera	0	0	Phtyraptera	0	1
Pseudoscorpionida	112	0	Pseudoscorpionida	107	72
Psocoptera	4 554	6 040	Psocoptera	1 886	1188
Symphyleona	1 895	1	Symphyleona	282	427
Thysanoptera	4 200	1 304	Thysanoptera	1 583	2150
Thysanura	86	0	Thysanura	0	1
Trichoptera	0	0	Trichoptera	2	1
Larves	527	339	Larves	377	290
<i>Wasmannia auropunctata</i>	0	25 967	<i>Wasmannia auropunctata</i>	0	82
total	23 521	45 286	total	13 764	10660
Total-Wa		19 319	Total-Wa		10578

# **ANNEXE 7**

Forêt dense site non envahi				Forêt dense site envahi			
Famille taxinomiques	sous-famille ou genre	effectif	Hôtes	Famille taxinomiques	sous-famille ou genre	effectif	Hôtes
. Tiphidae	Indet.	5	Scarabeidae	. Pompilidae	Indet.	2	Araignees
Bethylidae	Cephalonomia sp. Bethylinae Goniozus sp. Indet	1 8 1 3	Coleopteres xylophages Lepidopteres oeufs Lepidopteres oeufs Lepidopteres oeufs	. Bethylidae	Goniozus sp.	2	Lepidopteres
. Dryinidae	Anteoninae Dryininae	2 1	Cicadellidae Fulgoroidea	. Dryinidae	Aphelopus sp.	1	Fulgoroidea
. Ichneumonidae	Xanthopimpla sp. Orthocentrus sp. Tersilochinae Campopleginae Indet.	2 1 1 2 12	Lepidopteres dipteres Coleopteres Lepidopteres Lepidopteres	. Ichneumonidae	Tersilochinae	8	Coleopteres
. Braconidae	Bracon sp. Leiothron sp. Apanteles sp. Aleiodes sp. Phanerotoma sp. Chelonus sp. Betylobracon sp. Platyspathius sp. Heterospilus sp. Spathius sp. Doryctinae Helconinae Meteorinae Rogadinae Cheloninae Cardiochilinae Miracinae Microgastrinae Euphorinae Orgilinae Opiinae Alysiinae Agathidinae Aphidinae Indet.	5 6 17 7 1 5 1 1 2 54 8 3 1 1 2 2 3 1 6 1 1 2 1 8	Lepidopteres Heteropteres larves Lepidopteres Lepidopteres Lepidopteres Lepidopteres Coleopteres xylophages Coleopteres xylophages Coleopteres xylophages Coleopteres xylophages Lepidopteres Lepidopteres Lepidopteres Lepidopteres Lepidopteres Lepidopteres Lepidopteres Indet. Lepidopteres Dipteres brachyceres Dipteres brachyceres Lepidopteres Aphidinae Indet.	. Braconidae	Bracon sp. Apanteles sp. Chelonus sp. Aleiodes sp. Leiothron sp. Doryctinae Microgastrinae Cheloninae Helconinae noir Gnamptodontinae Meteorinae (petit brun) Rogadinae Orgilinae Alysiinae Dacnusiini	4 6 7 1 1 25 1 1 8 1 4 1 4 1 1 1	Lepidopteres Lepidopteres Lepidopteres Lepidopteres Heteropteres larves Coleopteres xylophages Lepidopteres Coleopteres xylophages Lepidopteres Lepidopteres Lepidopteres Lepidopteres Dipteres brachyceres Lepidopteres
. Ceraphronidae	Aphanogmus sp. Ceraphron sp. Indet	32 15 4	Lepidopteres (hyper) Indet. Indet.	. Ceraphronidae	Aphanogmus sp. Ceraphron sp. Indet.	24 2 2	Lepidopteres (hyper) indet. indet.
. Megaspilidae	Lagynodes sp.	2	insectes liiere	. Megaspilidae	Dendrocerus sp. Lagynodes sp.	1 9	Aphididae (hyper) insectes liiere
. Diapriidae	Diapriinae	35	Dipteres brachyceres	. Diapriidae	Diapriinae	4	Dipteres Brachyceres
. Scelionidae	Idris sp. Baeus sp. Tritecia sp. Probaryconus Scelioninae Trissoicus sp. Telenomus sp. Opistacantha sp. Oethococtonus sp.	9 21 2 3 6 1 22 1 1	Araignees (oeufs) Araignees (oeufs) Gryllidae ou Tettigoniidae oeufs Gryllidae ou Tettigoniidae oeufs Indet. Heteropteres oeufs Lepidopteres oeufs Indet. Indet.	. Scelionidae	Gryon sp. Idris sp. Baeus sp. Probaryconus sp. Oethococtonus sp. Scelioninae male Trissoicus sp. Telenomus sp.	3 16 5 2 1 4 1 49	Heteropteres oeufs Araignees (oeufs) araignees (oeufs) Gryllidae ou Tettigoniidae oeufs Indet. indet. Heteropteres oeufs Lepidopteres oeufs
. Platygastriidae	Platygaster sp. Synopeas sp. Inostemma sp. Leptacis sp. Sceliotrachelinae	128 24 5 8 4	Cecidomies Cecidomies Cecidomies Cecidomies Indet.	. Platygastriidae	Leptacis sp. Platygaster sp. Synopeas sp. Sceliotrachelinae	17 103 13 1	cecidomies cecidomies cecidomies indet.
. Agaonidae		29	Phytophages	. Pteromalidae	Neocalosoter sp. Moranilla sp. Neapteroleclaps sp. Pseudoceraphron sp. Systasis sp. Gastrancistrus sp. Macroglenes sp. Dibrachys sp. Delisiae sp. Pteromalus sp.	2 4 1 1 4 3 1 1 3 1	Coleopteres xylophages Coccides insectes liiere insectes liiere phytophage cecidomies cecidomies Lepidopteres indet. Lepidopteres
. Myrmicommatidae	Palaeomyrmar sp.	2	Indet.	. Myrmicommatidae	Palaeomyrmar sp.	1	indet.
. Eurytomidae	Eurytoma sp.	3	Indet.	. Eurytomidae	Eurytoma sp.	5	Indet.
. Torymidae	Megastigmus sp. Pseudotorymus sp.	5 3	phytophages Indet.	. Torymidae	Pseudotorymus sp.	1	indet.
. Eucharitidae	Chalcura sp.	16	Formicidae	. Eucharitidae	Chalcura sp.	1	Formicidae
. Pteromalidae	Heydenia sp. Parepistenia sp. Neocalosoter sp. Coelocyba sp. Tomicrobomorphella sp.	3 5 1 2 2	Coleopteres xylophages Indet. Coleopteres xylophages phytophage Indet.	. Eupelmidae	Calosota sp. Eusandalum sp. Eupelminae males	2 1 3	Coleopteres xylophages Coleopteres xylophages indet.
				. Encyrtidae	Cheiloneurus sp. Metaphycus sp. Praeuroceroides sp. Microterys sp. Plagiomerus sp. Habrolepis sp. Copidosoma floridanum Ooencyrtus sp. Syrphophagus sp. Psyllaepagus sp.	13 9 2 4 3 2 14 6 1 15	pseudococcines (hyper) Coccides Aleurodes Coccides Diaspines Diaspines Lepidopteres indet. Aphididae Psylles

	Pseudoceraphron sp.	4	insectes litiere		Australia sp.	3	indet.
	Neapterolelaps sp.	2	insectes litiere		Encyrtidae males indet.	15	indet.
	Diparinae males	3	Indet.				
	Systasis sp.	9	phytophage				
	Omphalodipara sp.	8	Indet.	. Eulophidae	Euplectrus sp.	6	Lepidopteres
	Gastrancistrus sp.	3	cecidiomies		Platyplectrus sp.	2	Lepidopteres
	Macroglenes sp.	3	cecidiomies		Elachertus sp.	4	Lepidopteres
	Cryptopygma sp.	1	Indet.		Entedonomorpha sp.	1	Coleopteres
	Pteromalinae	1	Indet.		Cirrospilus sp.	1	Dipteres et Lepidopteres mineurs
. Eupelmidae	Eusandalum sp.	5	Coleopteres xylophages		Euderus sp.	2	Coleopteres xylophages
	Calosota sp.	2	Coleopteres xylophages		Acrias sp.	1	Coleopteres xylophages
	Anastatus sp.	1	Heteropteres oeufs		Allocerastichus sp.	1	Dipteres et Lepidopteres mineurs
	Eupelmus sp.	5	Indet.		Nesolyx sp.	2	indet.
	Eupelminae males	1	Indet.		Tetrastichus sp.	2	Dipteres et Lepidopteres mineurs
					Ootetrastichus sp.	2	Cicadellidae oeufs
. Encyrtidae	Trechites sp.	1	Psylles		Aprostocetus sp.	1	Dipteres et Lepidopteres mineurs
	Metaphycus sp.	14	Coccides		Entedon sp.	5	Coleopteres
	Praeleuroceroides sp.	3	Aleurodes		Pediobius sp.	1	Coleopteres
	Aphycus sp.	1	Pseudococcines		Neochrysocharis sp.	7	Dipteres et Lepidopteres mineurs
	Neastymachus sp.	2	Indet.		Chrysonotomyia sp.	4	cecidiomies
	Microterys sp.	2	Coccides		Zaomomyiella sp.	1	indet.
	Habrolepis sp.	3	Diaspines		Zaommoentodon sp.	1	Coléoptères ?
	Cheiloneurus sp.	6	pseudococcines (hyper)		Ceraninus sp.	12	thysanopteres
	Copidosoma floridanum	19	Lepidopteres	. Signiphoridae	Entedoninae	1	Coleopteres
	Pentalitomastix sp.	1	Lepidopteres		Chartocerus sp.	1	pseudococcines (hyper)
	Ooencyrtus sp.	3	Indet.		Signiphora sp.	1	indet.
	? Helegonotopus sp.	1	Indet.				
	Tachinaephagus sp.	5	Dipteres Brachyceres	. Aphelinidae	Aphytis sp.	85	Diaspines
	Psyllaephagus sp.	11	Psylles		Ablerus sp.	11	Diaspines
	Syrphophagus sp.	3	Aphididae		Coccophagus sp.	1	Coccides
	Caenohomalopoda sp.	1	Indet.		Encarsia sp.	17	Aleurodes/Diaspines
	Epitetracnemus sp.	1	Indet.		Pteroptrix sp.	46	Diaspines
	Australia sp.	1	Indet.				
	Encyrtinae sp.	2	Indet.	. Trichogrammatidae	Trichogramma sp.	11	Lepidopteres oeufs
	Encyrtidae males	27	Indet.		Oligosita sp.	7	Cicadellidae oeufs
	Aenasius sp.	1	pseudococcines		Uscana sp.	1	Coleopteres oeufs
	Indet.	2	Indet.		Indet.	1	indet.
. Elasmidae	Elasmus	1	Lepidopteres	. Mymaridae	Dorya sp.	3	indet.
. Eulophidae	Euplectrus sp.	8	Lepidopteres		Erythmelus sp.	3	indet.
	Platyplectrus sp.	3	Lepidopteres		Gonatocerus sp.	2	Cicadellidae oeufs
	Elachertus sp.	17	Lepidopteres		Alaptus sp.	5	indet.
	Sympiesis sp.	1	Dipteres et Lepidopteres mineurs		Polynema (enfumeé)	1	indet.
	Cirrospilus sp.	1	Dipteres et Lepidopteres mineurs		Stethynium sp.	4	indet.
	Euderus sp.	1	Coleopteres xylophages		Ischioidasys sp.	1	indet.
	Aoridus sp.	1	Indet.		Allanagrus sp.	1	Fulgoroidea oeufs ?
	Acrias sp.	1	Coleopteres xylophages		Prionaphes sp.	1	indet.
	Nesolyx sp.	8	Indet.		Indet.	2	indet.
	Tamarixia sp.	4	Psylles			720	
	?Quadrastichus sp.	3	Dipteres et Lepidopteres mineurs				
	Baryscapus sp.	1	Indet.				
	Ootetrastichus sp.	22	Cicadellidae oeufs				
	Aprostocetus sp.	12	Dipteres et Lepidopteres mineurs				
	Sigmophora sp.	2	cecidiomies				
	Tetrastichinae sp.	7	Dipteres et Lepidopteres mineurs				
	Pediobius sp.	2	Coleopteres				
	Entedon sp.	1	Coleopteres				
	Chrysonotomyia sp.	17	cecidiomies				
	Neochrysocharis sp.	3	Dipteres et Lepidopteres mineurs				
	Meruana sp.	1	Indet.				
	Acrysocharoides sp.	4	Dipteres et Lepidopteres mineurs				
	Apleurotropis sp.	1	Dipteres et Lepidopteres mineurs				
	Omphale sp.	3	Dipteres et Lepidopteres mineurs				
	Ceraninus sp.	71	thysanopteres				
. Sighiphoridae	Chartocerus sp.	5	pseudococcines (hyper)				
. Aphelinidae	Aphytis sp.	82	Diaspines				
	Centrodora sp.	7	Cicadellidae oeufs				
	Ablerus sp.	15	Diaspines				
	Coccobius sp.	1	Coccides				
	Coccophagus sp.	3	Coccides				
	Encarsia sp.	26	Aleurodes/Diaspines				
	Pteroptrix sp.	15	Diaspines				
	Indet.	1	Coccides				
. Trichogrammatidi	Oligosita sp.	15	Cicadellidae oeufs				
	Trichogramma sp.	22	Lepidopteres oeufs				
	Ufens sp.	2	Coleopteres oeufs				
	Ophioneurus sp.	1	Indet.				
. Mymaridae	Polynema sp.	2	Indet.				
	Dorya sp.	4	Indet.				
	Arescon sp.	4	Indet.				
	Anagrus sp.	1	Fulgoroidea oeufs				
	Alaptus sp.	9	Indet.				
	Erythmelus sp.	4	Indet.				
	Stethynium sp.	4	Indet.				
	Allanagrus sp.	4	Fulgoroidea oeufs ?				
	Anaphes sp.	2	Coleopteres				
	Gonatocerus sp.	2	Cicadellidae oeufs				
	Ischioidasys sp.	2	Indet.				
	Campoptera sp.	1	Indet.				
	Indet.	5	Indet.				

Canopée Pindaï site non envahi				Canopée Pindaï site envahi			
Famille taxinomiques	Sous-famille ou genre	effectif	Hôtes	Famille taxinomiques	sous-famille ou genre	effectif	Hôtes
. Bethyloidae	Goniozus sp.	1	Lepidopteres oeufs	. Pompilidae		1	Araignées
	Indet.	11	Lepidopteres oeufs	. Scolidae		1	Coleopteres
. Dryinidae	Anteon sp.	7	Cicadellidae oeufs	. Bethyloidae	Indet.	8	Lepidopteres oeufs
. Ichneumonidae	Xanthopimpla sp.	1	Lepidopteres	. Dryinidae	Indet.	1	Fulguroidea oeufs
	Mesochorinae	3	Lepidopteres	. Ichneumonidae	Indet.	3	Lepidopteres
	Cremastrinae	1	Lepidopteres		Indet.	1	Lepidopteres
	Indet.	6	Lepidopteres	. Braconidae	Bracon sp.	6	Lepidopteres
. Braconidae	Indet.	6	Lepidopteres		Apanteles sp.	7	Lepidopteres
	Apanteles sp.	14	Lepidopteres		Leiothron sp.	3	Heteropteres larves
	Cheloninae sp.	33	Lepidopteres		Chelonus sp.	3	Lepidopteres
	Cheloninae	3	Lepidopteres		Cheloninae	1	Lepidopteres
	Heterospilus sp.	4	Coleopteres xylophages		Braconinae	4	Indet.
	Doryctinae	21	Coleopteres xylophages		Bracon sp.	4	Lepidopteres
	Phanerotoma sp.	4	Lepidopteres		Leiothron sp.	1	Heteropteres larves
	Microgastrinae	2	Lepidopteres		Rogadinae	2	Lepidopteres
	Triaspinae	1	Lepidopteres		Débris	1	Indet.
	Braconinae	3	Indet.	. Megalyridae	Indet.	1	Coleopteres xylophages
	Bracon sp.	4	Lepidopteres	. Figitidae	Eucoilinae	1	Dipteres brachyceres
	Leiothron sp.	1	Heteropteres larves	. Ceraphronidae	Aphanogmus sp.	5	Lepidopteres (hyper)
	Rogadinae	2	Lepidopteres		Ceraphron sp.	4	Indet.
	Débris	1	Indet.	. Megaspilidae	Dendrocercus sp.	2	Aphididae (hyper)
. Megalyridae	Indet.	1	Coleopteres xylophages	. Scellionidae	Idris sp.	14	Araignées (oeufs)
. Figitidae	Eucoilinae	1	Dipteres brachyceres		Trissolcus sp.	1	Heteropteres oeufs
. Ceraphronidae	Aphanogmus sp.	5	Lepidopteres (hyper)		Telenomus sp.	54	Lepidopteres oeufs
	Ceraphron sp.	4	Indet.		Scelioninae	1	Indet.
. Megaspilidae	Dendrocercus sp.	2	Aphididae (hyper)	. Platygasteridae	Platygaster sp.	47	Cecidomies
. Scellionidae	Telenomus sp.	33	Lepidopteres oeufs		Inostemma sp.	8	Cecidomies
	Trissolcus sp.	3	Heteropteres oeufs		Synopeas sp.	1	Cecidomies
	Idris sp.	23	araignées (oeufs)	. Chalcididae	Brachymeria sp.	1	Lepidopteres
	Gryon sp.	5	Heteropteres oeufs	. Pteromalidae	Ophelusia sp.	6	Coccides
	Scelioninae	10	indet		Aphebotus sp.	2	Indet.
	Scelioninae	5	indet		Cephaleta sp.	3	Indet.
	Scelioninae	1	indet		Systasis sp.	4	Phytophages
	Débris	1	indet		Gastrancistrus sp.	8	Cecidomies
. Platygasteridae	Platygaster sp.	26	cecidomies		Callitula sp.	3	Dipteres Brachyceres
	Inostemma sp.	30	cecidomies		Trichomalopsis sp.	1	Indet.
	Synopeas sp.	3	cecidomies		Acroclisoides sp.	1	Heteropteres oeufs
	Platygasterinae	1	cecidomies		Pteromalinae	8	Indet.
	Sceliotrachelinae	1	indet	. Perilampidae	Chrysolampus sp.	4	Coleopteres
	Débris	2	indet	. Eupelmidae	Eusandalum sp.	3	Coleopteres xylophages
. Chalcididae	Brachymeria sp.	3	Lepidopteres		Anastatus sp.	1	Heteropteres oeufs
	Dirhinus sp.	1	Dipteres brachyceres		Eupelmus sp.	9	Indet.
. Eurytomidae	Eurytoma sp.	2	indet		Tineobius sp.	1	Lepidopteres
	Tetramesa sp.	1	phytophage		Eupelminae males	10	Indet.
. Torymidae	Pseudotorymus sp.	2	Indet.	. Encyrtidae	Trechites sp.	152	Psylles
. Perilampidae	Chrysolampus sp.	1	Coleopteres		Gyranusoidea	5	Pseudococcines
	Perilampus sp.	1	Indet.		Anagyrus sp.	1	Pseudococcines
. Pteromalidae	Cleonymus sp.	4	Coleopteres xylophages		Metaphycus sp.	148	coccides
	Amotura sp.	1	Coleopteres xylophages		Aphycus sp.	20	Pseudococcines
	Neocalosoter sp.	1	Coleopteres xylophages		Pseudaphycus sp.	1	Pseudococcines
	Ophelusia sp.	3	coccides		Ooencyrtus sp.	30	Indet.
	Omphalodipara sp.	1	Indet.		Paralitomastix sp.	1	Lepidopteres
	Gastrancistrus sp.	35	cecidomies		Copidosoma sp.	4	Lepidopteres
	Systasis sp.	1	phytophage		Psyllaepagus sp.	10	Psylles
	Acroclisoides sp.	2	Heteropteres oeufs		Pseudococcobius sp.	3	Coccides
	Callitula sp.	8	Dipteres Brachyceres		Cheiloneurus sp.	3	Pseudococcines (hyper)
	Anisopteromalus sp.	3	Coleopteres		Neocladia sp.	1	Cicadellidae
	Norbanus sp.	1	Indet.		Aenastius sp.	2	Pseudococcines
	Pteromalinae	5	Indet.		Blepyrus sp.	2	Pseudococcines
	Indet.	1	Indet.		Plagiomerus sp.	5	Diaspines
. Eupelmidae	Calosota sp.	1	Coleopteres xylophages		Paraphaenodiscus sp.	1	Indet.
	Eusandalum sp.	11	Coleopteres xylophages		Anicetus sp.	1	Indet.
	Neanastatus sp.	1	Dipteres et Lepidopteres mineurs		Epiblatticida sp.	4	Psylles (hyper)
	Eupelmus sp.	10	Indet.		Acerophagus sp.	1	Indet.
	Tineobius sp.	1	Lepidopteres		Praluroceroideus sp.	1	Aleurodes
	Eupelminae	12	Indet.		Habrolepis sp.	1	Diaspines
					Habrolepidini	5	Diaspines
					Anagyrini	13	Pseudococcines
					Males indet.	76	Indet.

. Encyrtidae	Metaphycus sp.	1	Coccides	. Elasmidae	Elasmus sp.	10	Lepidopteres		
	Microterys sp.	1	Coccides						
	Pseudoctonus sp.	1	Indet.						
	Blepyrus sp.	1	Pseudococcines		. Eulophidae	Euplectrus sp.	5	Lepidopteres	
	Pseudaphycus sp.	1	Pseudococcines			Platyplectrus sp.	1	Lepidopteres	
	Ooencyrtus sp.	16	Indet.			Elachertus sp.	2	Lepidopteres	
	Aphycus sp.	1	Pseudococcines			Cirrospilus sp.	15	Dipteres et Lepidopteres mineurs	
	Chrysomelechthrus sp.	3	Indet.			Eulophinae	2	Dipteres et Lepidopteres mineurs	
	Isodromus sp.	1	Indet.			Euderus	16	Coleopteres xylophages	
	Syrphophagus sp.	1	Aphididae			Baryscapus sp.	1	Indet.	
	Habrolepis sp.	1	Diaspines			Ootetrastichus sp.	5	Cicadellidae oeufs	
	Pseudoeoctroma sp.	2	pseudococcines			Quadrastichus sp.	2	Dipteres et Lepidopteres mineurs	
	Oobius sp.	1	Coleopteres oeufs			Aprostocetus sp.	13	Dipteres et Lepidopteres mineurs	
	Copidosoma sp.	2	Lepidopteres		Tamarixia sp.	1	Psylles		
	Psyllaephagus sp.	4	Psylles		Neochrysocharis sp.	8	Dipteres et Lepidopteres mineurs		
	Pseudococobius sp.	1	Coccides		Chrysonotomyia sp.	16	cecidiomies		
	Habrolepidini	19	Diaspines		Ceranisus sp.	19	thysanopteres		
	Anagryini	1	pseudococcines		. Signiphoridae	Chartocerus sp.	8	Pseudococcines (hyper)	
	Indet.	6	Indet.			Signiphora sp.	2	indet.	
	Mâles indet	23	Indet.		. Aphelinidae	Aphytis sp.	193	Diaspines	
. Elasmidae	Elasmus sp.	15	Lepidopteres	Marieta sp.		1	Coccides (hyper)		
	. Eulophidae	Euplectrus sp.	8	Lepidopteres		Ablerus sp.	6	Diaspines	
		Elachertus sp.	2	Lepidopteres		Coccophagus sp.	45	Coccides	
		Sympiesis sp.	1	Dipteres et Lepidopteres mineurs		Lounsburyia sp.	8	Indet.	
		Cirrospilus sp.	14	Dipteres et Lepidopteres mineurs		Encarsia sp.	49	Aleurodes/Diaspines	
		Zagranmosoma sp.	1	Indet.		Pteroptrix sp.	12	Diaspines	
		Eulophinusia sp.	1	Dipteres et Lepidopteres mineurs		. Trichogrammatidae	Trichogramma sp.	4	Lepidopteres oeufs
		Eulophinae	3	Dipteres et Lepidopteres mineurs			Oligosita sp.	5	Cicadellidae oeufs
		Euderus sp.	24	Coleopteres xylophages			Ufens sp.	1	Coleopteres oeufs
		Baryscapus sp.	5	Indet.	Pteryogramma sp.		3	Indet.	
Quadrastichus sp.		1	Dipteres et Lepidopteres mineurs	. Mymaridae	Gonatocerus sp.	3	Ciadelles oeufs		
Aprostocetus sp.	5	Dipteres et Lepidopteres mineurs	Dicopomorpha sp.		3	Indet.			
Ootetrastichus sp.	4	Cicadellidae oeufs	Dorya sp.		10	Indet.			
Tetrastichinae	2	Dipteres et Lepidopteres mineurs	Eurythmelus sp.		3	Indet.			
Chrysocharis	1	Indet.	Alaptus sp.		6	Indet.			
Asecodes sp.	1	Indet.	Indet.		7	Indet.			
Neochrysocharis sp.	5	Dipteres et Lepidopteres mineurs		1224					
Chrysonotomyia sp.	1	cecidiomies	. Signiphoridae	Signiphora sp.	1	Indet.			
Ceranisus sp.	7	thysanopteres		. Aphelinidae	Aphytis sp.	7	Diaspines		
Indet.	2	Indet.	Centrodora sp.		2	Indet.			
. Signiphoridae	Signiphora sp.	1	Indet.		Ablerus sp.	4	Diaspines		
	. Aphelinidae	Aphytis sp.	7		Diaspines	Cocobius sp.	1	Coccides	
		Centrodora sp.	2		Indet.	Coccophagus sp.	10	Coccides	
		Ablerus sp.	4		Diaspines	Encarsia sp.	11	Aleurodes/Diaspines	
		Cocobius sp.	1	Coccides	Pteroptrix sp.	4	Diaspines		
		Coccophagus sp.	10	Coccides	. Trichogrammatidae	Oligosita sp.	2	Cicadellidae oeufs	
Encarsia sp.		11	Aleurodes/Diaspines	Ufens sp.		1	Coleopteres oeufs		
Pteroptrix sp.	4	Diaspines	Indet.	1		Indet.			
. Trichogrammatidae	Oligosita sp.	2	Cicadellidae oeufs	. Mymaridae	Anagrus sp.	4	Fulgoroidea oeufs		
	Ufens sp.	1	Coleopteres oeufs		Gonatocerus sp.	9	Cicadellidae oeufs		
	Indet.	1	Indet.		Alaptus sp.	2	Indet.		
	. Mymaridae	Anagrus sp.	4		Fulgoroidea oeufs	Erythmelus sp.	1	Indet.	
		Gonatocerus sp.	9		Cicadellidae oeufs	Dorya sp.	4	Indet.	
		Alaptus sp.	2		Indet.	Polynema sp.	1	Indet.	
		Erythmelus sp.	1		Indet.	Indet.	2	Indet.	
		Dorya sp.	4		Indet.				
Polynema sp.		1	Indet.						
Indet.		2	Indet.						

# **ANNEXE 8**

---

## Merci de nous aider à sauver les oiseaux de Nouvelle-Calédonie

### QUESTIONNAIRE

**Lieu(x) de(s) (l')observation(s) :**

**Date de votre(os) observation(s) :**

- Type de milieu :**
- forêt :
  - maquis :
  - savane à niaoulis :
  - zone littorale :

**- Quelle(s) espèce(s) d'oiseau(x) impliquée(s) :**

**- Vous avez observé :**

- |                    |  |                               |
|--------------------|--|-------------------------------|
| <b>Nid</b>         | - Abandonné et colonisé par une fourmilière de fourmis électriques : |                               |
| <b>Oeufs:</b>      | - Abandonnés avec des fourmis autour :                               | - Consommés par les fourmis : |
| <b>Oisillons :</b> | - Abandonnés avec des fourmis autour :                               | - Consommés par les fourmis : |
| <b>Adultes :</b>   | - Cadavres : en cours de consommation par les fourmis :              |                               |
|                    | - Restes près de fourmilières (plumes, ossements...) :               |                               |

*Autres observations :*

*(Préciser à chaque fois, le nombre d'observations réalisées, le nombre d'œufs, oisillons ou adultes impliqués)*

**Avez-vous observé des disparitions ou une nette diminution d'effectifs de certains oiseaux dans vos sites d'observations ornithologiques?**

**si oui, de quelle(s) espèce(s) s'agit-il?**

Dans la zone où vous avez observé ces diminutions, rencontre-t-on beaucoup de fourmis électriques ?

Le site où vous avez observé des réductions de populations est-il très fréquenté par l'homme ?

Existe-t-il d'autres possibilités de perturbations des oiseaux pouvant expliquer la réduction (bétail, route...)?

**Autres détails relatifs à votre observation (activité des fourmis, abondance des fourmis...) :**

**Disposez vous de documents photographiques illustrant vos observations ?**

**Si oui, seriez-vous prêts à nous les prêter ?**

Vos coordonnées :

**Nom :**

**Adresse :**

**Tel. :**

**Nombre d'observations réalisées pour chaque espèce inventoriée au cours des 3 visites**

<b>Familles</b>	<b>Noms vernaculaires</b>	<b>Noms scientifiques</b>	<i>occurrence dans la parcelle témoin</i>	<i>occurrence dans la parcelle infestée</i>
Accipitridae	<b>Aigle siffleur</b>	<i>Haliastur sphenurus</i>	2 *	2 *
Columbidae	<b>Pigeon soyeux</b>	<i>Drepanoptila holosericea</i>	1	-
Cuculidae	<b>Coucou cuivré</b>	<i>Chrysococcyx lucidus layardi</i>	1	-
Alcedinidae	<b>Alcyon sacré des canaques</b>	<i>Halcyon sancta canacorum</i>	1	3
Campephagidae	<b>Echenilleur pie de N.C.</b>	<i>Lalage leucopygia montrosieri</i>	2	1
Acanthizidae	<b>Fauvette à ventre jaune</b>	<i>Gerygone flavolateralis flavolateralis</i>	2	1
Muscicapidae	<b>Rossignol à ventre jaune</b>	<i>Eopsaltria flaviventris</i>	3	3
	<b>Siffleur calédonien</b>	<i>Pachycephala caledonica</i>	2	1
	<b>Sourd à ventre roux</b>	<i>Pachycephala rufiventris</i>	1	-
	<b>Rhipidure à collier</b>	<i>Rhipidura fuliginosa bulgeri</i>	3	3
Zosteropidae	<b>Zosterops à dos gris</b>	<i>Zosterops lateralis griseonota</i>	3	2
	<b>Zosterops à dos vert</b>	<i>Zosterops xantochroa</i>	3	1
Melephagidae	<b>Méliphage à oreillons gris</b>	<i>Lichmera incana incana</i>	2	3
	<b>Oiseau moine</b>	<i>Philemon diemenensis</i>	2	1
	<b>Méliphage barré</b>	<i>Phylidonyris undulata</i>	2	1
Artamidae	<b>Lagrayen à ventre blanc</b>	<i>Artamus leucorhynchus melanoleucos</i>	2 *	2 *
Corvidae	<b>Corbeau calédonien</b>	<i>Corvus moneduloides</i>	1 *	1 *
Tytonidae	<b>Effraie des clochers</b>	<i>Tyto alba lifuensis</i>	1 *	1 *

• : Ces oiseaux ont été aperçus en vol au-dessus de la forêt sans que l'on puisse considérer que ces espèces sont plus précisément dans l'une ou l'autre parcelle

# **ANNEXE 9**

```

-----*
| ADE-4 * Metrowerks CodeWarrior C * CNRS-Lyon1 * JT & DC |
| DDUtil: Rows: Inertia analysis                21/09/99 23/37 |
-----*
    
```

Input file: invertbres sol restreint.fcta  
 Number of rows: 6, columns: 30

Inertia: Two diagonal norm inertia analysis  
 Total inertia: 0.813915 - Number of axes: 4

File invertbres sol restreint.fccl contains the contribution of rows to  
 the trace

It has 6 rows and 1 column

Row inertia

All contributions are in 1/10000

-----Absolute contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4
1	383	947	1204	1391
2	6057	2962	77	1
3	1254	134	1021	0
4	20	44	797	7979
5	342	85	6502	92
6	1942	5825	395	534

-----Relative contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Remains	Weight	Cont.
1	1950	4041	2353	689	964	2751	827
2	7051	2892	34	0	22	567	3613
3	6005	539	1878	0	1576	1820	879
4	171	316	2615	6630	265	612	492
5	1171	245	8549	30	3	2961	1228
6	2761	6946	216	74	1	1287	2958

```

-----*
| ADE-4 * Metrowerks CodeWarrior C * CNRS-Lyon1 * JT & DC |
| DDUtil: Columns: inertia analysis                21/09/99 23/38 |
-----*
    
```

Input file: invertbres sol restreint.fcta  
 Number of rows: 6, columns: 30

Inertia: Two diagonal norm inertia analysis  
 Total inertia: 0.813915 - Number of axes: 4

File invertbres sol restreint.fccc contains the contribution of columns  
 to the trace

It has 30 rows and 1 column

Column inertia

All contributions are in 1/10000

-----Absolute contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4
1	21	106	34	41
2	207	1	19	5
3	65	83	29	281
4	21	5	63	74
5	151	421	129	1042
6	18	64	171	75
7	77	13	11	95
8	0	22	28	144
9	62	482	216	61
10	81	97	13	133
11	10	2	26	2
12	2567	374	375	211
13	2	18	118	327
14	112	35	4945	106
15	56	200	29	158
16	16	7	121	986

17	14	12	186	3
18	815	3153	533	1782
19	16	144	388	6
20	1034	24	50	2290
21	24	244	84	100
22	4	0	9	0
23	107	384	220	376
24	4301	3067	163	468
25	170	186	51	932
26	8	67	192	1
27	2	70	66	3
28	22	696	1676	52
29	0	0	33	155
30	2	11	7	75

-----Relative contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Remains	Weight	Cont.
1	1693	6919	1041	312	33	18	54
2	9515	60	334	26	64	111	91
3	3338	3614	578	1405	1063	45	81
4	2528	556	2923	870	3121	121	35
5	2294	5350	752	1536	66	334	278
6	657	1899	2330	258	4854	133	118
7	6973	994	402	840	787	35	46
8	8	2556	1501	1919	4014	11	30
9	1124	7272	1494	106	0	162	233
10	4496	4487	276	710	29	16	76
11	1950	360	1850	39	5798	6	22
12	8378	1024	470	67	58	5845	1289
13	122	708	2124	1482	5562	49	90
14	546	143	9199	50	59	459	868
15	2228	6686	454	613	17	12	105
16	991	355	2747	5635	270	54	71
17	1531	1050	7347	38	30	41	41
18	2115	6862	531	450	39	251	1620
19	583	4199	5184	23	8	95	121
20	7959	160	150	1715	14	444	546
21	889	7535	1196	361	17	125	114
22	1534	164	1249	0	7051	2	11
23	1810	5416	1423	615	733	114	250
24	6150	3676	89	65	17	638	2942
25	3881	3569	447	2071	29	386	184
26	582	4066	5332	11	6	57	58
27	232	5909	2583	29	1244	61	41
28	177	4651	5128	40	1	328	528
29	17	11	2504	2974	4491	10	21
30	488	2009	579	1582	5339	22	19

Anthribidae  
Cecidomyiidae  
Ceraphronidae  
Chironomidae  
Cicadellidae  
Coccoidea  
Corylophidae  
Cryptothelidae  
Curculionidae  
Cydidae  
Dipluridae  
Formicidae  
Gnaphosidae  
Gryllidae  
larves Coccinellidae  
Larves Cryptocephalinae  
Larves Heteroptera  
Mycetophyllidae  
Nitidulidae  
Phoridae  
Psychodidae  
Pteromalidae  
Scarabeidae Anonthobium sp.  
Scelionidae  
Sciaridae  
Scolytidae  
Scydmaenidae  
Staphylinidae  
Tetrablemmidae  
Zodariidae

```

-----*-----
| ADE-4 * Metrowerks CodeWarrior C * CNRS-Lyon1 * JT & DC |
| DDUtil: Rows: Inertia analysis                22/09/99 01/10 |
-----*-----
    
```

Input file: Fourmis sol restreint.fcta  
 Number of rows: 24, columns: 20

Inertia: Two diagonal norm inertia analysis  
 Total inertia: 2.23479 - Number of axes: 5

File Fourmis sol restreint.fccl contains the contribution of rows to the trace

It has 24 rows and 1 column

Row inertia

All contributions are in 1/10000

-----Absolute contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 5
1	646	0	8	36	930
2	1206	0	0	67	1753
3	1068	5	14	127	3881
4	893	0	0	72	2818
5	0	0	0	0	0
6	0	0	0	7	87
7	3	13	102	19	1
8	1	12	108	21	7
9	497	956	672	0	36
10	595	1205	1585	17	5
11	233	767	1726	2	0
12	268	666	2217	369	10
13	48	182	314	34	36
14	202	524	742	0	1
15	138	498	58	0	11
16	106	381	344	264	4
17	1326	706	78	967	197
18	1379	2210	27	184	15
19	673	1007	12	481	5
20	268	291	1	72	2
21	111	234	827	213	34
22	200	218	123	6	0
23	70	94	317	6	0
24	60	19	713	7025	156

-----Relative contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 5	Remains	Weight	Cont.
1	7682	0	22	62	1453	779	1026	336
2	7798	3	0	62	1490	645	1833	618
3	6563	25	19	112	3134	145	2104	650
4	6317	0	0	73	2618	988	1224	565
5	0	0	0	0	0	10000	0	10000
6	57	34	2	106	1181	8617	1	38
7	745	2360	5147	635	32	1079	1	17
8	50	384	976	126	40	8421	3	99
9	3472	5059	1044	0	33	389	333	573
10	3153	4843	1871	13	3	115	344	754
11	1754	4376	2891	2	0	974	172	531
12	1905	3584	3502	375	9	622	166	563
13	1502	4321	2191	155	149	1680	41	127
14	2505	4927	2049	1	3	513	122	322
15	2273	6228	216	0	25	1256	106	242
16	1881	5136	1362	670	11	937	80	225
17	5220	2109	69	544	102	1953	743	1015
18	4228	5137	18	80	6	527	868	1304
19	3966	4500	15	405	4	1107	394	678
20	4014	3303	5	155	5	2514	164	267
21	1962	3147	3257	539	79	1013	69	226
22	4187	3460	572	19	1	1758	112	191
23	3244	3298	3249	45	0	160	43	87
24	430	105	1136	7194	147	987	39	558

```

-----*
| ADE-4 * Metrowerks CodeWarrior C * CNRS-Lyon1 * JT & DC |
| DDUtil: Columns: inertia analysis          22/09/99  01/10 |
-----*
    
```

Input file: Fournis sol restreint.fcta  
 Number of rows: 24, columns: 20

Inertia: Two diagonal norm inertia analysis  
 Total inertia: 2.23479 - Number of axes: 5

File Fournis sol restreint.fccc contains the contribution of columns to  
 the trace  
 It has 20 rows and 1 column

Column inertia  
 All contributions are in 1/10000

-----Absolute contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 5
1	2833	0	0	35	1634
2	714	2261	4931	609	30
3	9	45	74	8	437
4	160	142	65	1	0
5	73	134	2	49	0
6	94	174	4	128	3
7	1	27	103	14	23
8	41	65	618	6467	170
9	495	140	19	1352	140
10	4	10	1	143	716
11	56	34	2	104	1158
12	51	0	0	15	592
13	508	1042	6	70	98
14	1106	9	106	353	89
15	194	333	10	243	3
16	2	82	593	9	14
17	901	1427	3	168	6
18	586	813	7	25	6
19	1234	3253	3445	42	1
20	930	1	2	155	4870

-----Relative contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 5	Remains	Weight	Cont.
1	9197	1	0	16	697	87	4017	1231
2	1957	4700	3010	238	11	81	420	1458
3	456	1661	803	58	2778	4242	154	82
4	4193	2833	379	4	1	2586	86	152
5	3260	4527	23	311	4	1872	40	90
6	3120	4381	33	607	14	1843	51	120
7	38	693	759	70	101	8335	42	121
8	293	356	987	6631	160	1569	24	558
9	4495	966	39	1757	167	2573	261	440
10	277	524	26	1323	6080	1766	252	61
11	972	447	9	260	2639	5670	196	230
12	3056	0	0	130	4613	2199	67	67
13	3773	5871	10	74	96	172	625	538
14	6919	45	148	316	73	2496	594	639
15	3242	4212	38	580	8	1918	105	240
16	72	1578	3343	35	48	4921	51	158
17	4398	5278	4	117	4	196	482	819
18	4552	4786	12	28	6	614	314	515
19	2705	5406	1681	13	0	192	768	1824
20	5742	5	3	137	3950	162	1441	648

-----

Ag  
Cag  
Crl  
Cal  
Ca3  
Ca4  
Cae  
Ica  
Mof  
Mfo  
Mo2  
Mo3  
Mo4  
Ogl  
Pmi  
Pfo  
Pal  
Pa2  
Ph4  
Pal  
Pog  
Rte  
Rve  
Sge  
Tmi  
Tct  
Tsi  
Tte  
Vol  
Wa

-----\*  
ADE-4 \* Metrowerks CodeWarrior C \* CNRS-Lyon1 \* JT & DC  
DDUtil: Rows: Inertia analysis 22/09/99 01/06  
-----\*

put file: Ant annual sol restraint.fcta  
number of rows: 6, columns: 23

inertia: Two diagonal norm inertia analysis  
total inertia: 2.38909 - Number of axes: 3

file Ant annual sol restraint.fccl contains the contribution of rows to  
the trace  
it has 6 rows and 1 column  
with inertia  
small contributions are in 1/10000

-----Absolute contributions-----

num	Fac 1	Fac 2	Fac 3
1	8082	1894	12
2	21	4	1
3	460	1386	8113
4	0	0	4
5	1434	6707	1848
6	1	7	19

-----Relative contributions-----

num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Remains	Weight	Cont.
1	8227	1765	6	0	10	3977
2	8249	1419	247	82	9805	10
3	741	2045	7213	0	4	2513
4	2	216	2490	7291	143	4
5	1668	7144	1186	0	8	3480
6	416	2056	3195	4331	27	13

-----\*  
ADE-4 \* Metrowerks CodeWarrior C \* CNRS-Lyon1 \* JT & DC  
DDUtil: Columns: inertia analysis 22/09/99 01/07  
-----\*

put file: Ant annual sol restraint.fcta  
number of rows: 6, columns: 23

inertia: Two diagonal norm inertia analysis  
total inertia: 2.38909 - Number of axes: 3

file Ant annual sol restraint.fccc contains the contribution of columns to  
the trace  
it has 23 rows and 1 column  
with column inertia  
small contributions are in 1/10000

-----Absolute contributions-----

num	Fac 1	Fac 2	Fac 3
1	5653	1447	15
2	165	546	5296
3	143	9	468
4	0	0	0
5	4	16	103
6	46	236	105
7	28	145	66
8	36	187	85
9	28	1	97
10	22	30	102
11	9	2	0
12	4	15	111
13	153	727	4
14	172	17	28
15	0	0	0
16	473	1345	704

17	374	1567	1352
18	72	370	169
19	340	1740	796
20	208	1065	484
21	2	0	0
22	2036	521	5
23	21	3	0

-----Relative contributions-----

n	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Remains	Weight	Cont.
1	8091	1896	12	0	7	2829
2	461	1394	8141	1	2	1453
3	3486	201	6295	16	0	166
4	0	0	4	9994	0	0
5	599	1924	7463	12	0	30
6	1432	6703	1804	58	0	130
7	1435	6713	1850	0	0	80
8	1435	6713	1850	0	0	103
9	3401	215	6355	27	0	34
10	2086	2580	5272	60	0	43
11	8076	1910	12	0	0	4
12	538	1715	7287	458	0	34
13	1866	8095	28	8	1	333
14	8396	791	757	54	0	83
15	123	508	275	9092	0	4
16	2259	5882	1857	0	2	847
17	1462	5611	2917	8	3	1035
18	1436	6716	1847	0	0	204
19	1435	6713	1850	0	1	961
20	1436	6719	1842	0	1	587
21	8080	1906	12	0	0	1
22	8091	1896	12	0	2	1019
23	8522	1335	142	0	9974	10

Anoplolepis gracilipes  
Brachymyrmex obscurior  
Cardiocondyla emeryi  
Eurhopalotrix caledonica  
Hypoponera opacipes  
Leptogenys rouxi  
Lordomyrma caledonica  
Lordomyrma sp. 2  
Monomorium floricola  
Monomorium sp. 2  
Ochetellus glaber  
Oligomyrmex sodalis  
Paratrechina caledonica  
Paratrechina minutula  
Paratrechina sp. 1  
Pheidole luteipes  
Pheidole sp. 1  
Pheidole sp. 4  
Rhytidoponera fulgens  
Rhytidoponera numeensis  
Tapinoma cf minutum  
Tetramorium similimum  
Wasmannia auropunctata

```

-----*
| ADE-4 * Metrowerks CodeWarrior C * CNRS-Lyon1 * JT & DC |
| DDUtil: Rows: Inertia analysis                22/09/99 01/11 |
-----*
    
```

Input file: Fourmis canopee retraite.fcta  
 Number of rows: 12, columns: 31

Inertia: Two diagonal norm inertia analysis  
 Total inertia: 2.76432 - Number of axes: 5

File Fourmis canopee retraite.fccl contains the contribution of rows to  
 the trace  
 It has 12 rows and 1 column  
 Row inertia  
 All contributions are in 1/10000

-----Absolute contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 5
1	1826	1039	1103	5966	25
2	3120	1634	1200	3966	16
3	1544	706	7684	21	4
4	108	11	0	0	0
5	104	10	0	0	0
6	114	11	0	0	0
7	879	1723	0	8	510
8	1039	2147	1	1	1878
9	823	1844	8	35	6980
10	32	53	1	0	179
11	95	183	0	0	309
12	311	633	0	0	94

-----Relative contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 5	Remains	Weight	Cont.
1	4104	2197	979	2708	9	0	34	1546
2	5256	2590	798	1349	4	0	60	2064
3	2942	1265	5781	8	1	0	34	1824
4	9085	894	0	0	0	18	3218	41
5	9097	887	1	0	0	12	3072	39
6	9114	863	3	0	0	17	3342	43
7	2816	5194	1	5	277	1704	55	1085
8	2771	5390	1	0	850	985	66	1303
9	2188	4608	8	18	3146	30	53	1309
10	1164	1803	16	6	1090	5917	3	97
11	2283	4129	0	4	1256	2327	7	145
12	2169	4155	0	0	111	3563	50	498

```

-----*
| ADE-4 * Metrowerks CodeWarrior C * CNRS-Lyon1 * JT & DC |
| DDUtil: Columns: inertia analysis            22/09/99 01/11 |
-----*
    
```

Input file: Fourmis canopee retraite.fcta  
 Number of rows: 12, columns: 31

Inertia: Two diagonal norm inertia analysis  
 Total inertia: 2.76432 - Number of axes: 5

File Fourmis canopee retraite.fccc contains the contribution of columns to  
 the trace  
 It has 31 rows and 1 column  
 Column inertia  
 All contributions are in 1/10000

-----Absolute contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 5
1	20	12	30	326	1
2	252	258	73	6	529
3	180	401	0	1	236
4	138	307	0	1	126

5	139	114	2	36	188
6	443	248	0	187	0
7	74	40	83	367	0
8	20	44	0	0	17
9	28	62	0	0	215
10	773	447	500	1013	4
11	26	55	0	1	91
12	7	15	0	0	49
13	323	194	482	4226	21
14	461	224	5815	31	8
15	293	153	1464	2	3
16	698	1570	4	10	1427
17	585	843	4	0	405
18	55	119	0	0	436
19	643	1389	0	4	3006
20	21	45	0	0	68
21	20	12	30	326	1
22	870	472	258	5	1
23	53	118	0	0	352
24	19	46	0	4	978
25	43	98	0	1	371
26	2541	1419	1030	3303	21
27	21	48	0	0	220
28	73	38	105	102	1
29	431	243	108	27	0
30	412	922	2	6	1210
31	321	29	0	0	0

-----Relative contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 5	Remains	Weight	Cont.
1	1832	1042	1107	5987	25	4	0	38
2	3442	3310	393	17	1223	1613	15	255
3	2709	5666	4	4	601	1014	13	231
4	2199	4592	3	3	339	2861	11	218
5	3263	2511	18	171	749	3285	7	148
6	6204	3265	0	529	0	0	9	248
7	3388	1741	1492	3373	4	0	1	76
8	1604	3273	0	0	238	4884	1	44
9	2016	4108	0	3	2570	1299	2	49
10	4843	2633	1236	1281	4	1	15	555
11	883	1732	0	8	513	6860	1	105
12	578	1101	2	6	629	7680	0	46
13	2078	1177	1224	5491	23	4	5	540
14	1549	708	7711	21	4	4	10	1035
15	2881	1418	5684	5	5	5	10	353
16	2625	5551	6	8	910	897	43	925
17	3667	4970	12	1	430	918	39	555
18	1843	3760	0	3	2467	1924	3	104
19	2537	5157	0	3	2012	288	44	881
20	1138	2245	0	7	604	6002	1	66
21	1832	1042	1107	5987	25	4	0	38
22	6135	3133	719	7	2	1	17	493
23	1720	3606	1	5	1939	2726	3	107
24	828	1854	8	35	7018	255	1	82
25	2064	4414	7	18	2995	500	3	73
26	5128	2695	821	1346	7	0	47	1722
27	1843	3917	4	13	3204	1015	1	40
28	4273	2099	2408	1195	17	5	1	60
29	6082	3232	604	79	0	0	8	246
30	2697	5673	5	8	1343	272	28	531
31	9215	781	2	0	0	0	9647	121

Anoplolepis gracilipes  
Brachymyrmex obscurior  
Cardiocondyla emeryi  
Leptogenys rouxi  
Lordomyrma caledonica  
Lordomyrma sp. 2  
Monomorium floricola  
Oligomyrmex sodalis  
Paratrechina caledonica  
Paratrechina foreli  
Paratrechina minutula  
Paratrechina sp. 2  
Pheidole luteipes  
Pheidole sp. 1  
Pheidole sp. 4  
Polyracchis guerini  
Rhytidoponera fulgens  
Rhytidoponera numeensis  
Solenopsis papuana  
Tetramorium similimum

```

-----*
| ADE-4 * Metrowerks CodeWarrior C * CNRS-Lyon1 * JT & DC |
| DDUtil: Rows: Inertia analysis                22/09/99 00/03 |
-----*
    
```

Input file: invert sol saison (rest).fcta  
 Number of rows: 24, columns: 34

Inertia: Two diagonal norm inertia analysis  
 Total inertia: 1.6667 - Number of axes: 6

File invert sol saison (rest).fccl contains the contribution of rows to  
 the trace  
 It has 24 rows and 1 column  
 Row inertia  
 All contributions are in 1/10000

*Inert  
sol  
saison*

-----Absolute contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 5	Fac 6
1	85	105	314	50	9	72
2	112	129	294	195	0	15
3	109	223	158	230	12	151
4	88	878	566	1	203	17
5	11	2200	96	38	18	0
6	0	558	2	27	53	139
7	8	72	746	1758	1874	43
8	12	4959	78	4	44	0
9	18	146	235	40	13	0
10	129	213	375	29	6	123
11	43	71	2	509	1	701
12	59	139	195	78	28	5
13	0	1	12	141	447	144
14	9	13	5	140	1334	78
15	2	3	319	1174	45	676
16	4	2	46	332	676	889
17	10	143	29	721	201	189
18	118	46	15	859	17	15
19	5	16	1359	1771	234	498
20	1	18	467	1514	279	431
21	8882	9	509	16	1	72
22	0	0	675	22	3987	594
23	123	43	3094	59	350	938
24	160	1	396	277	157	4201

-----Relative contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 5	Fac 6	Remains	Weight	Cont.
1	1484	1711	3327	298	34	223	2919	369	153
2	1442	1544	2287	843	0	34	3845	727	209
3	1161	2208	1020	826	26	282	4475	865	252
4	496	4608	1940	3	239	17	2695	719	475
5	50	9407	270	60	17	0	194	105	583
6	13	7558	23	137	161	357	1747	76	184
7	46	364	2447	3203	2103	41	1793	81	497
8	25	9651	99	3	19	0	200	269	1282
9	475	3493	3661	348	73	1	1946	400	104
10	1916	2936	3374	148	20	321	1282	616	181
11	871	1322	32	3417	6	2454	1894	533	135
12	1399	3055	2790	619	140	24	1969	427	114
13	5	35	233	1442	2802	765	4715	92	89
14	185	235	68	917	5357	265	2970	187	139
15	25	27	1838	3752	88	1127	3140	206	283
16	80	45	455	1819	2281	2540	2777	126	165
17	112	1468	196	2673	459	366	4723	839	244
18	2028	737	162	4948	60	47	2015	968	157
19	29	84	4638	3361	274	492	1118	748	477
20	15	156	2619	4718	536	701	1252	357	290
21	9626	9	335	6	0	13	8	398	2476
22	6	1	2758	50	5577	703	901	294	398
23	458	150	7000	75	271	615	1426	391	720
24	1124	10	1683	656	229	5177	1118	196	383

14	104	233	1034	6781	801	20	1023	454	473
15	0	11	2830	1835	45	956	4318	21	84
16	515	33	4232	254	1183	173	3608	11	72
17	4649	42	178	343	116	1878	2789	70	91
18	33	17	23	79	57	233	9555	18	27
19	9605	9	342	1	0	21	18	249	2350
20	3055	54	9	1445	75	2	5357	94	154
21	1	2	1820	1281	188	666	6040	35	130
22	42	1189	3414	2885	1193	356	917	451	650
23	128	45	3220	62	364	977	5201	1	28
24	0	175	5925	514	529	249	2604	49	43
25	211	20	3471	348	140	3172	2634	128	246
26	82	36	1118	362	5532	1403	1463	116	335
27	60	9472	324	95	2	1	43	632	2094
28	720	7	1687	751	1851	3870	1110	380	408
29	0	282	1899	865	495	3454	3001	60	61
30	100	19	5952	2982	36	283	624	323	535
31	119	244	173	252	13	165	9032	6	43
32	0	48	441	491	105	682	8231	10	20
33	94	946	610	1	219	18	8107	1	15
34	94	946	610	1	219	18	8107	1	10

```

-----*-----*
| ADE-4 * Metrowerks CodeWarrior C * CNRS-Lyon1 * JT & DC |
| DDUtil: Columns: inertia analysis          22/09/99 00/04 |
-----*-----*
    
```

Input file: invert sol saison (rest).fcta  
 Number of rows: 24, columns: 34

Inertia: Two diagonal norm inertia analysis  
 Total inertia: 1.6667 - Number of axes: 6

File invert sol saison (rest).fccc contains the contribution of columns to  
 the trace  
 It has 34 rows and 1 column

Column inertia  
 All contributions are in 1/10000

-----Absolute contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 5	Fac 6
1	256	0	16	6	0	1
2	3	0	24	18	26	439
3	5	281	31	0	67	7
4	1	16	261	367	245	104
5	0	0	91	160	84	186
6	2	0	13	8	0	335
7	20	4	517	206	1718	6
8	5	144	52	56	232	0
9	2	0	9	12	0	15
10	10	1	627	126	196	349
11	3	16	247	5	166	143
12	682	1176	1558	54	0	120
13	3	0	39	32	21	0
14	18	44	300	3543	679	20
15	0	0	147	172	6	171
16	13	0	187	20	153	26
17	158	1	10	34	19	364
18	0	0	0	2	2	13
19	8413	9	494	4	0	108
20	176	3	0	247	20	0
21	0	0	145	184	43	183
22	10	309	1362	2071	1390	490
23	1	0	56	1	18	59
24	0	3	159	24	41	23
25	19	2	524	94	61	1653
26	10	4	230	134	3330	997
27	46	7949	416	221	8	5
28	109	1	423	339	1356	3350
29	0	7	72	59	55	453
30	20	4	1955	1762	35	321
31	1	4	4	12	1	15
32	0	0	5	11	3	29
33	0	5	5	0	5	0
34	0	4	4	0	4	0

-----Relative contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 5	Fac 6	Remains	Weight	Cont.
1	8900	29	345	72	0	7	643	18	77
2	158	0	723	302	271	3794	4747	3	54
3	105	5209	384	1	280	25	3993	47	134
4	34	309	3244	2538	1044	378	2448	26	131
5	9	2	1090	1066	343	644	6842	124	136
6	161	10	559	197	5	4161	4903	15	38
7	223	50	3498	774	3975	12	1465	345	241
8	86	2280	537	326	819	0	5949	135	158
9	167	30	319	242	3	151	9085	10	47
10	162	20	6101	681	655	983	1394	159	167
11	97	371	3698	49	851	619	4311	16	109
12	2454	3934	3402	66	0	75	66	5925	746
13	118	8	833	381	154	0	8503	49	76

```

-----*
| ADE-4 * Metrowerks CodeWarrior C * CNRS-Lyon1 * JT & DC |
| DDUtil: Rows: Inertia analysis          21/09/99 23/22 |
-----*
    
```

Input file: Art canopee restraint.fcta  
 Number of rows: 12, columns: 42

Inertia: Two diagonal norm inertia analysis  
 Total inertia: 1.59233 - Number of axes: 6

File Art canopee restraint.fccl contains the contribution of rows to the trace  
 It has 12 rows and 1 column  
 Row inertia  
 All contributions are in 1/10000

*un*  
*can*  
*resh*  
*6*

-----Absolute contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 5	Fac 6
1	661	2401	1438	1734	2013	803
2	561	1672	361	758	1547	1255
3	377	1045	224	303	376	556
4	1109	8	0	58	215	87
5	1050	8	2	41	138	111
6	1217	30	7	13	12	0
7	1413	2433	558	0	1	22
8	1204	2351	987	3	6	51
9	716	26	578	1501	527	6026
10	757	4	3260	4138	907	165
11	408	0	536	52	4	7
12	522	18	2044	1392	4247	912

-----Relative contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 5	Fac 6	Remains	Weight	Cont.
1	2483	4461	1321	783	683	243	22	564	1267
2	3041	4479	478	493	757	548	200	381	878
3	3352	4593	487	324	302	398	541	249	535
4	9036	32	1	57	158	57	655	2163	584
5	8219	34	4	39	98	70	1533	2209	608
6	9396	115	14	12	8	0	452	2204	616
7	5050	4300	488	0	0	6	153	532	1332
8	4520	4364	906	1	2	15	189	439	1268
9	4506	80	889	1134	299	3055	33	364	757
10	3511	9	3697	2306	380	61	31	421	1026
11	5869	0	1887	90	6	9	2136	212	331
12	3132	53	2999	1004	2303	441	64	255	793

```

-----*
| ADE-4 * Metrowerks CodeWarrior C * CNRS-Lyon1 * JT & DC |
| DDUtil: Columns: inertia analysis          21/09/99 23/22 |
-----*
    
```

Input file: Art canopee restraint.fcta  
 Number of rows: 12, columns: 42

Inertia: Two diagonal norm inertia analysis  
 Total inertia: 1.59233 - Number of axes: 6

File Art canopee restraint.fccc contains the contribution of columns to the trace  
 It has 42 rows and 1 column

Column inertia  
 All contributions are in 1/10000

-----Absolute contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 5	Fac 6
1	108	1	4	11	64	101
2	25	153	74	114	265	368
3	35	23	113	0	3	15
4	93	500	271	95	232	558

5	145	1	6	22	25	20
6	188	23	79	104	117	113
7	58	0	7	92	13	222
8	170	5	0	0	36	26
9	1470	1108	240	118	30	11
10	131	3	187	14	15	67
11	267	553	85	213	635	563
12	420	25	104	33	247	87
13	13	182	184	0	45	145
14	0	0	7	1	116	32
15	2	0	12	5	20	119
16	117	437	294	1	1	42
17	43	56	50	152	123	390
18	266	987	667	4	2	92
19	488	151	270	945	172	229
20	113	263	59	517	40	83
21	114	424	269	1	0	38
22	180	98	168	60	16	17
23	34	206	148	853	1053	522
24	43	0	104	106	156	930
25	91	9	1080	708	3215	956
26	110	384	199	838	483	114
27	124	1	1721	3592	922	343
28	21	0	173	0	75	63
29	34	22	49	402	209	1035
30	84	282	169	1	6	29
31	77	40	360	59	17	90
32	41	146	105	0	0	17
33	56	9	108	116	33	791
34	64	24	110	1	0	42
35	31	5	11	189	113	1012
36	259	955	602	3	0	84
37	538	2337	872	0	28	3
38	26	3	401	6	3	4
39	18	3	90	3	60	97
40	83	293	175	0	0	27
41	30	170	345	588	1390	480
42	3769	98	4	9	0	1

-----Relative contributions-----

Num	Fac 1	Fac 2	Fac 3	Fac 4	Fac 5	Fac 6	Remains	Weight	Cont.
1	8378	66	75	106	445	631	296	49	61
2	1216	3684	888	665	1166	1442	937	14	98
3	3679	1204	2899	8	35	131	2041	144	45
4	1884	4984	1336	231	423	906	233	76	236
5	8967	37	98	169	139	102	483	78	77
6	7145	442	736	476	402	348	447	213	125
7	5967	1	196	1143	123	1845	722	47	46
8	8877	152	12	3	172	111	669	383	91
9	6889	2569	275	66	12	4	182	559	1015
10	6239	77	2168	83	66	257	1107	107	100
11	3659	3750	286	351	786	622	542	149	347
12	8452	257	514	81	449	141	103	198	236
13	342	2276	1138	1	104	296	5839	263	188
14	158	1	800	83	4381	1084	3490	166	11
15	1208	31	1689	342	1012	5258	455	0	8
16	2769	5122	1703	5	2	80	315	32	201
17	3008	1913	852	1257	765	2154	48	72	69
18	2812	5146	1719	5	2	78	234	75	451
19	6196	950	838	1441	197	235	139	228	375
20	3408	3919	441	1874	109	203	42	105	157
21	2899	5298	1664	4	1	77	55	32	188
22	5969	1612	1362	240	49	46	718	138	144
23	818	2427	867	2442	2267	1002	172	63	199
24	2498	11	1475	739	813	4315	145	19	82
25	1107	56	3192	1028	3509	931	174	35	394
26	2164	3709	951	1968	853	180	172	209	243
27	1112	4	3772	3869	746	248	246	55	531
28	2644	0	5320	7	852	638	537	8	38
29	1627	528	569	2297	897	3967	112	32	100

30	3143	5168	1535	7	20	89	36	25	128
31	3659	936	4162	336	72	344	488	65	100
32	2843	4944	1753	2	0	98	357	11	69
33	3127	251	1455	769	166	3506	722	20	86
34	5612	1064	2339	12	0	300	670	24	55
35	2026	171	179	1450	656	5204	310	11	74
36	2899	5290	1649	4	1	76	79	72	425
37	2779	5965	1101	0	13	1	137	345	922
38	2032	123	7553	59	23	25	183	34	61
39	3249	332	3862	79	954	1381	139	13	27
40	3036	5302	1568	2	1	82	5	23	130
41	645	1800	1805	1511	2683	826	725	128	222
42	9843	127	2	2	0	0	23	5660	1822

---

Aderidae  
Anthocoridae  
Aphelenidae  
Aradidae  
Braconidae  
Cecidomyiidae  
Cerambycidae  
Ceratopogonidae  
Chironomidae  
Chrysomelidae  
Corylophidae  
Curculionidae  
Cycloraphe acalyprates  
Encyrtidae  
Eucharitidae  
Eucnemidae  
Eulophidae  
Figitidae  
Formicidae  
Heteroptera larves  
Largidae  
larves Coleoptera autres  
larves Diptera  
Lathridiidae Corticarinae  
Ligydae  
Miridae  
Nitidulidae  
Philodromidae  
Phoridae  
Pipunculidae  
Platygasteridae  
Prostomidae  
Pselaphidae  
Psychodidae  
Ptiliidae  
Scarabeidae  
Sciaridae  
Staphylinidae  
Tenebrionidae  
Tetrigidae  
Tingidae  
Wasmannia auropunctata

---

**Résumé : 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)**

---

Originnaire d'Amérique tropicale, la fourmi vagabonde *Wasmannia auropunctata* (Roger) 1863 est signalée en Nouvelle-Calédonie depuis 1972, où elle occupe une large gamme d'habitats naturels. Dans un premier temps, nous avons caractérisé l'effet de cette invasion sur les équilibres de trois écosystèmes naturels (une forêt sclérophylle, une forêt dense humide et un maquis sur roches ultrabasiques) à partir du suivi des peuplements d'invertébrés, au niveau du sol et de la canopée. L'évolution des peuplements est abordée d'un point de vue taxinomique (variations de diversité) et d'un point de vue fonctionnel (guildes trophiques). Des déséquilibres faunistiques s'observent dans chacune des situations, les communautés de Formicidae sont les plus affectées. En forêt sèche, il y a domination et saturation des peuplements au point d'en transformer la structure fonctionnelle. La perturbation s'étend aux niveaux trophiques supérieurs, les populations de reptiles sont affectées. Par contre, en forêt dense, l'effet de *W. auropunctata* s'apparente plus à un effet de lisière qu'à une perturbation majeure du milieu. La situation observée en maquis minier semble intermédiaire. Cependant, la pression de l'envahisseur est modulée par d'importantes variations saisonnières. Ces résultats sont discutés dans une perspective de conservation des écosystèmes.

Dans un second volet, nous avons analysé les communautés de Formicidae dans une série de biotopes soumis à différents régimes d'incendies afin d'établir les relations entre la présence de *W. auropunctata* et la dégradation des milieux. Ce qui nous a permis d'établir le caractère primordial des facteurs abiotiques dans sa distribution : ceux-ci modulent ses capacités de colonisation et de compétition.

Enfin, dans une perspective d'explication du succès de l'envahisseur nous avons réalisé une étude préliminaire du polymorphisme enzymatique par électrophorèse. Mais, aucun polymorphisme n'a été révélé parmi les systèmes enzymatiques testés.

**Mots clés :** Invasion biologique, écologie des communautés, biodiversité, *tramp species*, écosystèmes insulaires, conservation, Nouvelle-Calédonie, *Wasmannia auropunctata*

---

**Abstract: Biodiversity dynamism in different New Caledonian terrestrial ecosystems under the spread of the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) 1863 (Hymenoptera: Formicidae)**

---

From neotropical region, the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) 1863 is now spreading over a wide range of New Caledonian natural habitats since at least 1972. In this study, we have first focused on the consequences of this invasion on invertebrate communities in three native habitats (a sclerophyll forest, a rain forest and a "maquis" on ultramafic substrates), at both ground and canopy levels. Communities' evolution has been observed from taxinomic (diversity variations) and functional (trophic guilds) points of view. In each situation, there are significant transformations, especially for ant communities. In dry forest, *W. auropunctata* is over dominant and transform the functional structure of the habitat. This perturbation is extending also to the higher trophic level: lizard populations are also affected. In rain forest, the effects of the invader are less acute, and it could be characterise more as an edge effect than a wide range perturbation. In the "maquis minier", the situation appears intermediate between the 2 previous ones. Nevertheless, the action of the invader appears to be modulated by important seasonal variations, according to the different kind of habitats. All these results are discuss in an ecosystem conservation perspective.

In a second part, we have studied ant communities in a range of habitats under different fire intensities, in order to establish links between *W. auropunctata* occurrence and the degradation of habitats. Thus, abiotic factors appear to play a central role in the distribution of the invader: they modulate its colonisation and competitive abilities.

In order to explain invasive success, we have made a preliminary work on enzymatic polymorphism. But, we were not able to detect any polymorphism in tested enzymatic systems.

**Key words:** Biological invasion, communities ecology, biodiversity, tramp species, insular ecosystems, conservation, New Caledonia, *Wasmannia auropunctata*