

Université Toulouse III - Paul Sabatier

U.F.R. Sciences de la Vie

THÈSE

Présentée pour l'obtention du grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ TOULOUSE III

Biologie des organismes

(Mention : Écologie des Communautés)

par

Julien Le Breton

**Étude des interactions entre la fourmi *Wasmannia auropunctata*
et la myrmécofaune
Comparaison d'une situation en zone d'introduction :
la Nouvelle-Calédonie
et d'une situation en zone d'origine :
la Guyane Française**

A soutenir le Jeudi 20 Novembre 2003 devant le jury composé de :

J. LAUGA	Professeur	Président (Université Toulouse III)
D. CHERIX	Professeur	Rapporteur (Université de Lausanne)
A. LENOIR	Professeur	Rapporteur (Université de Tours)
J. CHAZEAU	Directeur de recherche	Examineur (Laboratoire de Zoologie Appliquée, IRD)
A. DEJEAN	Professeur	Examineur (Université Toulouse III)
C. ERRARD	Maître de Conférence	Examineur (Université de Tours)
V. FOURCASSIE	Chargé de Recherche	Examineur (Centre de Recherche sur la Cognition Animale)

Laboratoire d'Evolution et de Diversité Biologique, UMR-CNRS 5174
Laboratoire de Zoologie Appliquée, IRD US001

REMERCIEMENTS

Merci d'abord à Messieurs Jean Chazeau et Alain Dejean, co-directeurs de cette thèse. Vos connaissances entomologiques, vos conseils ainsi que la rapidité de votre travail m'ont été extrêmement bénéfiques. Messieurs, je ne sais pas si vous vous êtes rendu compte, mais à votre contact je pense être devenu quelqu'un d'autre.

Toute ma reconnaissance au Professeur Jaques Lauga pour me faire l'honneur de présider ce jury de thèse et pour m'avoir, il y a quelques années de cela, éveillé aux sciences statistiques.

Mes remerciements s'adressent également au Professeur Daniel Cherix de l'Université de Lausanne qui, en dépit de ses lourdes responsabilités professionnelles, a accepté de juger ce travail en tant que rapporteur et membre du Jury.

Merci au Docteur Christine Errard, qui a eu la gentillesse d'expertiser ce travail de thèse.

Le Professeur Alain Lenoir a gentiment accepté d'être rapporteur de ce travail de thèse ainsi que membre du jury ; je l'en remercie vivement.

J'aimerais remercier tout particulièrement le Docteur Vincent Fourcassié, qui en acceptant de me prendre sous son aile en DEA, m'a mis le pied à l'étrier dans le monde de la recherche. Sa rigueur scientifique et ses qualités humaines constituent pour moi un exemple que j'aimerais pouvoir suivre. Merci pour avoir accepté d'être membre du jury de cette thèse.

La majeure partie de ce travail est le fruit de collaborations :

Tout d'abord merci au Docteur Jérôme Orivel. Nous avons côtoyé ensemble la belle cabresse et cette relation à trois s'est maintenue sous toutes les latitudes. Merci pour tout et puisse notre amitié durer très très longtemps, mille merci pour tes nombreux conseils « Junior ».

Un énorme Merci au Docteur Hervé Jourdan. Ses apports considérables sur la connaissance de la myrmécofaune Néo-Calédonienne ont permis de mener mes recherches sur une base solide. Sans son travail, la fourmi électrique aurait sûrement continué à envahir la Nouvelle-Calédonie sans que peu de personnes n'aient pu réaliser l'impact majeur de cette peste sur les écosystèmes. J'espère que, dans un futur proche, tous ces efforts seront récompensés à leur juste valeur.

Merci à toute l'équipe du Laboratoire de Zoologie Appliquée du centre IRD de Nouméa. Merci Djoël, Lydia et Tana, vous avez toujours été là pour partager vos connaissances dans tous les domaines et pour me procurer une aide précieuse quand j'en ai eu besoin. J'en profite pour remercier aussi tout le personnel du Centre IRD de Nouméa. Ce centre est un endroit idéal pour mener à bien des recherches qui serviront au développement futur de la Nouvelle-Calédonie. Merci à toute la bande de l'électronique chez qui on trouve toujours une petite tasse de café. Merci à l'équipe de reprographie qui apporte toujours une note artistique à nos présentations scientifiques. Merci à l'équipe du garage qui, toujours gentiment, m'a prêté des véhicules pour aller explorer les terrains sauvages du territoire. Un petit signe d'amitié à tous les étudiants, V.A.T, collègues rencontrés lors de mes études que ce soit à Nouméa ou à Toulouse. Pakalou, je te remercie de tout mon cœur, pour ton soutien dans les derniers moments difficiles. Je m'excuse de t'abandonner en cours de route mais je serais toujours là si tu as besoin de moi. A la bande de Toulouse, à savoir Audrey (Groarr), Francesca, Raphi et Jé, si mes séjours se sont toujours bien passés dans la ville rose, c'est en grande partie grâce à vous tous, merci beaucoup.

L'ensemble des études de terrain en Guyane n'aurait pu se faire sans le chaleureux accueil et la logistique du Laboratoire Environnement de Petit-Saut. Merci également au centre IRD de Cayenne qui ont mis des moyens logistiques à notre disposition pendant ce séjour. Merci pour leur aide sur le terrain aux étudiants Toulousains venus en mission en Guyane, à savoir David, Yohann et Stéphanie. Milles bises à Ariane et Laureline qui ont su nous régaler de pâtisseries pendant le séjour. Bon courage à Pablito, le frère de lutte, c'est à toi maintenant de te lancer dans l'aventure de la thèse. Je te souhaite beaucoup de réussite dans tout ce que tu vas entreprendre.

C'est au cours de ces séjours en Guyane que j'ai pu faire la connaissance des Docteurs Jean Paul Lachaud et Bruno Corbara. Cette rencontre m'a montré que l'on pouvait avoir une activité scientifique et des activités parallèles intenses. Merci également à Bruno grâce à qui je vais pouvoir continuer mon voyage myrmécologique au pays du soleil levant.

Merci à Messieurs Rémy Amys (Service Vétérinaire et de la Protection des Végétaux), Raoul Bouacou (Sénat Coutumier de Nouvelle – Calédonie), Lionel Brinon (Direction du Développement Rural), Jean-Louis d'Auzon (Association pour la Sauvegarde de la Nature Néo-Calédonienne), Patrick Daly (Institut Agricole Calédonien), Laurent L'Huillier (Chambre d'Agriculture), Joseph Manauté (Direction des Ressources Naturelles de la Province Sud) et Yves Magnier (Gouvernement de la Nouvelle-Calédonie), pour avoir soutenu initialement ce projet de thèse. Merci également à la Province Sud de Nouvelle-Calédonie qui par leur « Prix d'Encouragement à la Recherche » permettent à de jeunes étudiants calédoniens de mener de telles études dans de bonnes conditions.

Un grand merci aux personnes de la Direction des Ressources Naturelles de la Province Sud de Nouvelle-Calédonie qui m'ont donné un accès complet au site et aux infrastructures du Parc de la Rivière Bleue. Merci à Joseph, Joël, Jean-Marc et Yves pour leurs nombreuses visites durant mes campagnes en solitaire dans ce magnifique Parc de la Rivière Bleue. J'espère que leur passion et leur travail acharné pour sauvegarder les richesses naturelles du pays sera transmise et considérée à leur juste valeur par les générations futures.

Un petit message personnel aux ouvrières de *Wasmannia auropunctata*. J'espère que vous ne m'en voulez pas trop pour tout ce que je vous ai fait subir durant ces années. Finalement c'est de bonne guerre si on prend en compte les milliers de piqûres reçues depuis ma plus tendre enfance. Allez, sans rancune ...

Merci à mes parents et grands parents, pour tous leurs sacrifices qui m'ont permis de continuer mes études en métropole. J'espère qu'ils considèrent ce travail comme une récompense personnelle même si le monde des fourmis leurs semble bien abstrait. Je vous remercie de m'avoir donné cette liberté dans mes choix personnels et de m'avoir poussé à continuer mes études à une époque où le chant des sirènes des plages de Nouvelle-Calédonie m'attirait plus que les bancs de l'Université. Merci à Hélène et Marcel qui ont accepté qu'un farfêlu de scientifique entre dans la famille.

Enfin, j'exprime mon amour profond à ma fiancée ...

TABLE DES MATIERES

AVANT PROPOS		- 7 -
INTRODUCTION	-..... FACTEURS DU SUCCES ECOLOGIQUE ET DU SUCCES INVASIF DES FOURMIS.....	- 11 -
I.	L'importance écologique des fourmis et l'organisation de leurs communautés.-	12
A.	Importance écologique des fourmis	12 -
B.	Organisation des communautés.....	12 -
C.	Principales interactions.....	14 -
D.	Modes de défense ou d'attaque.....	18 -
II.	Les Fourmis comme envahisseurs biologiques	23 -
A.	Les invasions biologiques.....	23 -
B.	Les fourmis vagabondes ou « tramp species ».....	25 -
C.	Les super-invasives	27 -
D.	La petite fourmi de feu <i>Wasmannia auropunctata</i>	32 -
CHAPITRE 1 -	SITUATION EN ZONE D'INTRODUCTION.....	- 37 -
I.	Le Milieu néo-calédonien.....	- 39 -
A.	Géographie physique et contexte climatique	39 -
B.	Particularité de la biodiversité terrestre néo-calédonienne	40 -
C.	La Flore et les principales formations végétales de la Nouvelle-Calédonie	40 -
D.	La faune néo-calédonienne	44 -
E.	<i>Wasmannia auropunctata</i> en Nouvelle-Calédonie	49 -
II.	Structure sociale des populations de <i>W. auropunctata</i> en Nouvelle-Calédonie	- 51 -
III.	Interactions entre <i>W. auropunctata</i> et la myrmécofaune.....	- 56 -
A.	Interactions avec les autres espèces introduites	56 -
B.	Interactions avec les espèces natives	76 -

IV. Discussion et conclusion.....	- 84 -
A. Une hiérarchie chez les invasives ?	- 84 -
B. Invasions des milieux natifs et théorie de l'écologie des communautés	- 85 -
CHAPITRE 2 - SITUATION EN ZONE D'ORIGINE	- 88 -
I. <i>Wasmannia auropunctata</i> dans sa zone d'origine	- 90 -
II. La Guyane, cadre géographique et écologique	- 93 -
III. Détection de <i>W. auropunctata</i> en Guyane	- 95 -
A. Zones agricoles.....	- 95 -
B. Zones dégradées	- 99 -
C. Zones naturelles.....	- 102 -
D. Discussion.....	- 106 -
IV. Structure sociale des populations de <i>W. auropunctata</i> dans sa zone d'origine-	108 -
A. Zones agricoles.....	- 108 -
B. Zones naturelles guyanaises.....	- 109 -
C. Discussion.....	- 112 -
V. Interactions entre <i>W. auropunctata</i> et la myrmécofaune locale	- 113 -
A. Zones agricoles.....	- 113 -
B. Bords de route	- 121 -
C. Marigots.....	- 128 -
D. Situation de super dominance	- 132 -
E. Action de <i>Neivamyrmex</i> sp.	- 136 -
VI. Interactions avec d'autres insectes.....	- 137 -
A. Parasitisme	- 137 -
B. Mutualisme	- 138 -
C. Compétition avec d'autres insectes sociaux	- 140 -
VII. Discussion et conclusion.....	- 141 -
CONCLUSION GENERALE	- 143 -
I. Comparaison de la structure sociale entre les deux situations.....	- 144 -
II. Interactions avec les autres espèces.....	- 145 -

III. Perspectives d'applications des résultats obtenus en Nouvelle-Calédonie pour une amélioration des techniques de contrôle de l'envahisseur envahissantes.....	- 148 -
LISTE DES ARTICLES	- 150 -
Article 1 : Experimental evidence of large scale unicoloniality in the tramp ant <i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger)	- 151 -
Article 2 : Immediate impacts of invasion by <i>Wasmannia auropunctata</i> (Hymenoptera: Formicidae) on native litter ant fauna in a New Caledonian rain forest-	158
Article 3 : Niche opportunity and ant invasion: the case of <i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger) in a New Caledonian rainforest.....	- 169 -
Article 4 : Using <i>Pheidole</i> species to test the "enemy release" hypothesis on the invasive ant species <i>Wasmannia auropunctata</i>	- 181 -
Article 5 : Field experiments to assess the use of repellent substances by <i>Wasmannia</i> <i>auropunctata</i> (Roger) (Formicidae: Myrmicinae) during food exploitation ..	- 196 -
ARTICLE 6 : <i>Neivamyrmex</i> sp. is a specific predator of the pest ant <i>Wasmannia</i> <i>auropunctata</i>	- 203 -
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	- 209 -
ANNEXE 1	- 231 -
ANNEXE 2	- 232 -

AVANT PROPOS

AVANT PROPOS

L'organisation sociale est un facteur primordial du succès écologique des espèces. Elle a permis aux populations humaines de se développer et d'exploiter intensivement les milieux dans lesquels elles évoluent. La transformation anthropique des milieux et l'essor des échanges et des transports de biens et de matériaux sur de grandes distances a permis parallèlement l'expansion d'autres espèces sociales, parmi lesquelles les fourmis tiennent une place particulière.

Les travaux que nous développons dans ce mémoire s'intéressent à la prolifération de la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* (Roger), espèce originaire de l'Amérique tropicale qui, parce que l'Homme l'a involontairement transportée, a envahi aujourd'hui une grande partie de la ceinture tropicale du globe. Ce succès, comme celui de plusieurs autres espèces du groupe, est impressionnant.

La plupart des connaissances acquises sur la biologie des fourmis envahissantes sont issues d'études réalisées dans leurs zones d'introductions. En effet, c'est dans ces zones que leur présence est la plus remarquée. Néanmoins, les études menées dans les zones d'origine devraient apporter les repères nécessaires à une meilleure compréhension (1) des mécanismes qui prédisposent ces espèces à devenir invasives et (2) des facteurs qui régulent significativement leur populations.

L'objectif de ce travail de thèse est de comprendre dans quelles mesures les espèces de fourmis qui sont en compétition avec *W. auropunctata* influencent le devenir de ses populations. Ce travail a été conduit en Nouvelle-Calédonie, envahie par *W. auropunctata* dans les années 1970, et dans la zone néo-tropicale d'origine de l'espèce. Il ne s'agit pas de dresser une liste exhaustive des interactions qu'entretient *W. auropunctata* avec toutes les espèces de fourmis présentes dans les milieux étudiés : les études ont porté sur les interactions avec les espèces dominantes, car ce sont elles qui vont avoir la plus grande influence, en particulier dans les phénomènes de compétition.

Les données écologiques concernant *W. auropunctata* ont souvent été tirées d'observations de terrain ponctuelles. Mais des expériences comportementales doivent permettre d'approcher plus finement les causes et les conséquences de son succès dans les zones d'introduction. Les connaissances sur les fourmis invasives sont inégales selon les espèces considérées et il est tentant de généraliser les connaissances acquises sur les espèces les mieux étudiées. Mais, si toutes les espèces invasives possèdent des caractéristiques communes, les mécanismes proximaux diffèrent profondément, car toutes ces espèces varient en morphologie, type d'armement et capacité d'exploitation des ressources. Les caractéristiques écologiques et comportementales doivent donc être étudiées pour chaque espèce invasive.

Ce travail s'organise en 4 parties.

Dans l'introduction, nous exposerons certaines caractéristiques biologiques propres au groupe, qui expliquent la réussite écologique des Formicidae dans les milieux dont elles sont originaires comme dans les milieux qu'elles sont susceptibles d'envahir quand elles ont été déplacées. Nous présenterons succinctement les principaux traits connus de la biologie de *W. auropunctata*.

Dans le premier chapitre, nous dépeindrons la situation de *W. auropunctata* dans une situation d'invasion en milieu insulaire, bien illustrée par la Nouvelle-Calédonie où elle a été introduite voici plus de 30 ans. Dans un premier temps, nous nous attacherons à caractériser la structure sociale des populations de *W. auropunctata* sur l'ensemble du territoire, en réalisant des tests d'agressivité entre colonies proches et distantes. Dans un deuxième temps, nous observerons l'expression de *W. auropunctata* dans divers milieux néo-calédoniens, son incidence sur les autres espèces de fourmis et les mécanismes qui interviennent.

Le second chapitre traitera de la situation de *W. auropunctata* dans la zone géographique Guyane-Amazone où elle native. Après avoir résumé les principaux travaux traitant directement ou indirectement de *W. auropunctata* en Amérique du Sud, nous présenterons l'expression de cette espèce dans divers types de milieux Guyanais. Dans un second temps, nous étudierons la structure sociale de *W. auropunctata* dans ces milieux par le biais de tests d'agressivité entre colonies proches et distantes. Puis nous analyserons la place de *W. auropunctata* dans les communautés de fourmis de ces milieux et les interactions qu'elle entretient avec les espèces dominantes.

Dans une conclusion générale, nous résumerons les données acquises sur la structure sociale de *W. auropunctata*, sur son expression dans les communautés de fourmis insulaires où elle est introduite et dans les communautés continentales où elle est native. Nous mettrons

nos résultats en perspective avec certains travaux portant sur d'autres espèces envahissantes et plus généralement sur l'écologie des communautés. Nous exposerons ensuite les pistes qui pourraient être explorées pour améliorer les méthodes de lutte contre cette espèce envahissante. D'un point de vue fondamental, nous verrons enfin dans quelle mesure l'étude que nous avons conduite confirme le rôle régulateur de la communauté des fourmis sur une espèce donnée et la complexité des acteurs qui interviennent dans ces phénomènes.

INTRODUCTION

FACTEURS DU SUCCES ECOLOGIQUE ET DU SUCCES INVASIF DES FOURMIS

INTRODUCTION

FACTEURS DU SUCCES ECOLOGIQUE ET DU SUCCES INVASIF DES FOURMIS

I. L'importance écologique des fourmis et l'organisation de leurs communautés

A. *Importance écologique des fourmis*

La famille des Formicidae compte plus de 10 000 espèces, réparties en 296 genres et 12 sous-familles (Bolton 1994). Cette forte diversité, leur présence dans la quasi totalité des écosystèmes terrestres et le fait qu'elles constituent une part importante de la biomasse animale, reflètent l'importance de leur succès écologique (Hölldobler et Wilson 1990). Leur mode de vie sociale, qui se retrouve également chez d'autres groupes d'insectes comme les abeilles, les guêpes et les termites, est en grande partie à l'origine de ce succès (Wilson 1971). Par la diversité de leurs modes de vie, les fourmis jouent un rôle primordial au sein des écosystèmes terrestres : ce sont des « espèces clés de voûte » ou «Keystones species » (Bond 1993, Hölldobler et Wilson 1990). Elles sont à la fois des prédateurs qui régulent les populations de nombreux autres insectes, des éboueurs qui font disparaître les cadavres d'insectes ou de petits animaux, des pollinisateurs et des acteurs essentiels dans la dispersion des graines et l'enrichissement des sols (Floren *et al.* 2002, Tobin 1994, Wilson 1987).

B. *Organisation des communautés*

Dans les communautés animales, les espèces sont dites organisées lorsque leurs interactions se traduisent par un agencement trop fréquent pour être le simple fruit du hasard. Chez les fourmis, de nombreuses études ont mis en évidence des agencements d'espèces dans la plupart des milieux (Davidson 1998, Andersen et Patel 1994, Savolainen et Vepsäläinen 1988, Fellers 1987, Wilson 1971). Les différentes espèces de fourmis se distinguent par la taille de leurs colonies et/ou de leurs ouvrières, par leurs comportements et par les éléments de leur biologie (régime alimentaire, sites de nidification, rythme d'activité...). Ces caractéristiques vont permettre à chaque espèce un « succès » écologique plus ou moins important, en fonction du milieu considéré et des interactions avec le reste de la communauté.

De ce succès dépend leur place dans la communauté. Il existe plusieurs classifications des fourmis au sein d'une communauté, en fonction de leur abondance, de leur comportement et de leur habileté à monopoliser leurs ressources alimentaires.

Les espèces dominantes sont généralement les plus abondantes et sont caractérisées par des colonies de grandes tailles, réparties en un ou plusieurs nids (Davidson 1998). Ces dominantes vont tolérer sur leur territoire des espèces non dominantes, mais vont exclure les autres dominantes de leurs territoires, ce qui va conduire à une répartition des dominantes en mosaïque. Cette répartition a surtout été mise en évidence au sein de la strate arboricole (Dejean et Corbara 2003, Majer 1993). Chez la plupart des espèces de fourmis, la territorialité ou les comportements agressifs utilisés contre tout type d'intrus, s'échelonnent depuis une zone restreinte autour de l'entrée du nid (la plupart des espèces) jusqu'au territoire dans son ensemble pour les « dominantes territoriales », comme certaines espèces arboricoles qui défendent d'une manière absolue l'accès à leur territoire aux niveaux intra et interspécifiques.

Savolainen et Vepsäläinen (1989) donnent trois classes à la territorialité. La territorialité de type I réside en la défense du nid uniquement, celle de type II en la défense du nid et de la nourriture exploitée et enfin celle de classe III, en une réelle défense d'une aire donnée.

Il est possible de distinguer la « dominance numérique », ou prédominance d'une espèce en nombre et/ou en biomasse (Davidson 1997), la « dominance comportementale », ou dominance au cours de compétition interspécifique due à des capacités supérieures de combat et/ou de recrutement (Schoener 1983) et la « dominance écologique », qui combine les deux précédentes et concerne surtout les espèces invasives (Holldobler et Wilson 1990; Davidson 1998).

Les espèces non dominantes ou opportunistes sont généralement organisées en petites sociétés. Ces espèces persistent dans les milieux en découvrant rapidement les sources de nourritures, mais elles ne peuvent s'y maintenir à l'arrivée des espèces de rang supérieur (Wilson 1971). Certaines espèces sont dites cryptiques, car elles ont un mode vie endogé et ne s'observent que très rarement.

Certaines classifications ne sont valables que dans une communauté donnée. Ainsi, Andersen et Patel (1994) classent les fourmis australiennes en 4 groupes principaux : les Dolichoderines dominantes, les Myrmicines généralistes, les Camponotini subordonnés et les espèces cryptiques. Dans le bush australien, la communauté de fourmis est dominée par plusieurs espèces très agressives, appartenant au genre *Iridomyrmex* et l'activité des espèces

de rang inférieur est complètement dépendante de celle des *Iridomyrmex*.

L'organisation des espèces au sein d'une communauté s'établit par le jeu de leurs interactions. Ce sont surtout les espèces dominantes qui vont intervenir dans cette organisation.

C. Principales interactions

« Les plus grands ennemis des fourmis sont d'autres fourmis tout comme les plus grands ennemis des Hommes sont d'autres Hommes »

Auguste FOREL

Au sein d'une communauté de fourmis, l'organisation des espèces repose principalement sur les interactions entre les ouvrières, au niveau intra spécifique et/ou interspécifique. Plusieurs types d'interactions peuvent être observés : la compétition, la prédation, le parasitisme, le commensalisme et le mutualisme. La compétition et la prédation sont les interactions les plus déterminantes dans l'organisation des communautés (Ribas et Schoereder 2002, Davidson 1998, Hölldobler et Wilson 1990, Schoener 1983, Wilson 1971).

1. La compétition pour les ressources

a) La compétition

"Il y a compétition quand plusieurs organismes (de même espèce ou d'espèces différentes) utilisent des ressources communes ou présentes en quantité limitée ou, si ces ressources ne sont pas limitantes, quand en les recherchant, les organismes en concurrence se nuisent" (Barbault 1992). La compétition peut être intra spécifique, quand les individus impliqués appartiennent à la même espèce, ou interspécifique, lorsque ceux-ci appartiennent à des espèces différentes. Deux grands types de compétition peuvent être distingués :

- 1 *La compétition d'exploitation.* L'exploitation des ressources par l'un des concurrents diminue leur disponibilité pour l'autre, entraînant une action indirecte entre les individus ou populations en concurrence. Chez les fourmis, ce mode de compétition intervient par exemple lors de l'acquisition de petites proies, qui sont des sources « instables », se trouvant par hasard dans le milieu.
- 2 *La compétition par interférence.* Ce mode de compétition implique une interaction directe des concurrents, l'un interdisant à l'autre l'accès à la ressource recherchée ou

nuisant à son développement. Cette interférence peut être active (un comportement de type agressif oppose les concurrents), ou passive (les compétiteurs s'ignorent, mais l'interférence se fait par l'intermédiaire de substances chimiques secrétées ou excrétées par l'un deux). En effet, de nombreuses espèces de fourmis marquent leur territoire ou leurs ressources avec des substances répulsives pour les compétiteurs (Leston 1978).

Fellers (1987) puis Davidson (1998) ont montré que les différentes espèces exploitant les même types de ressources coexistent dans une même communauté par le jeu d'un équilibre, ou « trade-off », entre leur capacité à découvrir les ressources (compétition d'exploitation) et leur capacité à dominer ces ressources en excluant les autres espèces (compétition d'exploitation). Ainsi, les espèces non dominantes ou sous-dominantes peuvent obtenir des ressources en les découvrant plus rapidement et en les exploitant jusqu'à ce qu'elles en soient chassées par l'arrivée d'autres espèces de rang supérieur.

b) Les ressources

On qualifie de ressources *toute substance ou facteur qui peut entraîner une augmentation des taux de croissance lorsque sa disponibilité dans le milieu s'accroît, et qui est consommé par le type d'organisme considéré* (Barbault 1992). Ainsi, les sources de nourriture et leurs apports essentiels - nutriments, énergie - sont évidemment des ressources, mais on peut également considérer les partenaires sexuels comme des ressources. De même, certains éléments de l'espace peuvent être des ressources pour des organismes sessiles, dont le taux d'accroissement peut augmenter avec la disponibilité en sites vacants, qui sont "consommés" par le biais de leur colonisation (sites d'habitation ou de nidification). Chez les Formicidae les principales ressources sont d'ordre alimentaire ou spatial (sites de nidifications ou territoire autour du nid). La fréquence des phénomènes de compétition observés chez une espèce dépend de son caractère généraliste ou spécialiste et de la diversité de compétiteurs potentiels présents. Les espèces généralistes vont s'opposer à un plus grand nombre de compétiteurs, mais elles vont, en contre partie, pouvoir exploiter plus de ressources. Pour les quelques espèces dites « spécialisées », qui n'exploitent qu'un seul type de ressources, la diversité de compétiteurs est moindre, tout comme la fréquence des ressources, sans forcément limiter la compétition d'exploitation.

c) *Les ressources alimentaires les plus communément exploitées par les fourmis*

Deux grands types de ressources alimentaires peuvent être distinguées : les ressources sucrées, ou glucidiques, et les ressources protéiques. Les ressources de type glucidique proviennent de plusieurs sources mais leur origine est directement ou indirectement végétale (Tobin 1994). Les nectaires (organes de production de nectar) qui se retrouvent sur différentes parties des végétaux sont de deux grands types : les nectaires floraux, situés au niveau des fleurs et impliqués dans les processus de pollinisation, et les nectaires extra-floraux. L'hypothèse protectionniste prévaut pour expliquer l'apparition de ces derniers chez les végétaux : en effet, les fourmis attirées par ces ressources vont débarrasser la plante des herbivores rencontrés lors de leurs visites (de la Fuente et Marquis 1999, Oliveira *et al.* 1999, Jolivet 1996, Beattie 1985, Schemske 1980, mais voir aussi Zachariades et Midgley 1999).

Les fourmis se procurent également ces ressources glucidiques par l'intermédiaire des insectes piqueurs de sève et excréteurs d'un excédent liquide sucré, le miellat (Delabie 2001). La plupart de ces insectes sont des hémiptères, comme les pucerons et les cochenilles, mais des relations de trophobie peuvent également exister entre fourmis et larves de Lépidoptères (DeVries 1992). De nombreuses espèces de fourmis entretiennent des populations d'hémiptères sur les parties aériennes ou souterraines des végétaux. Il s'instaure une relation mutualiste : les fourmis obtiennent de la nourriture et les hémiptères sont protégés en retour.

Les ressources protéiques, nécessaires au développement des stades larvaires des fourmis, peuvent avoir plusieurs origines. Certains végétaux produisent ce type de ressources. Des fourmis néo-tropicales appartenant au genre *Azteca* trouvent non seulement des sites de nidification dans les tiges creuses des *Cecropia*, mais aussi une source de nourriture riche en protéine, les corps de Muller, situés à l'aisselle des feuilles (Davidson et McKey 1993). Un exemple semblable est la relation qui existe entre des fourmis du genre *Pseudomyrmex* et des *Acacia* : là encore, les fourmis trouvent un site de nidification dans les tiges creuses et des sources de protéines les corps de Belt (Benson 1985). Les « fourmis moissonneuses » du genre *Messor* ou *Pogonomyrmex* tirent leur ressources protéiques des graines qu'elles ramènent au nid (Cerdan 1989). Néanmoins, la majorité des espèces de fourmis trouvent leurs ressources protéiques en chassant d'autres arthropodes ou en récupérant leurs cadavres dans le milieu. Les espèces qui entretiennent des relations de mutualisme avec des homoptères producteurs de miellat peuvent, dans certaines conditions,

consommer aussi quelques individus de leur cheptel (Sakata, 1994).

Enfin les fourmis « champignonnistes » ou « coupeuses de feuilles » tirent leurs ressources alimentaires du mycélium d'un champignon qu'elles cultivent à l'intérieur de larges chambres de leur nid. Ce champignon, *Leucocoprinus gongylophorus* (Agaricaceae, Basidiomycètes), se développe sur des fragments de feuilles découpées, que les ouvrières ramènent continuellement de l'extérieur (Hölldobler et Wilson, 1990).

d) Une ressource spatiale : les sites de nidification

A l'exception de certaines fourmis dites « légionnaires » dont le mode de vie nomade ne nécessite pas la construction d'un nid, la plupart des autres espèces s'installent dans des cavités naturelles ou construisent de véritables édifices, dans le sol ou dans la végétation. De nombreuses espèces sont opportunistes quant au choix d'un site de nidification, utilisant généralement des cavités naturelles (tiges creuses de branches mortes, interstices entre des feuilles de la litière, etc.). En Amérique tropicale, les fourmis champignonnistes appartenant au genre *Atta* construisent des nids de grande taille, très élaborés, dans le sol des forêts humides. En Europe, les fourmis granivores du genre *Messor*, creusent aussi des nids complexes dans le sol (Cerdan 1989).

C'est dans la végétation que l'on trouve les modes de nidification les plus remarquables. Les jardins de fourmis, édifiés par un petit nombre d'espèces de fourmis néotropicales en sont un exemple : elles produisent ces structures en incluant des graines d'épiphytes dans les parois en carton du nid quelque temps après la fondation. Le développement des racines va ensuite solidifier la structure (Orivel 2000, Corbara *et al.* 1999, Corbara et Dejean 1996). Notons que les jardins de fourmis existent également en Asie (Kaufmann *et al.* 2001). En Afrique, Asie et en Australie, les fourmis du genre *Oecophylla* ou « fourmis tisserandes » construisent leurs nids en « cousant » les feuilles des arbres avec la soie produite par leurs larves (Références dans Hölldobler et Wilson 1990). Enfin, certaines espèces citées précédemment exploitent les domaties que portent les végétaux avec lesquels elles entretiennent des relations mutualistes.

L'acquisition ou la défense de ces diverses ressources motive et conditionne ainsi les relations de compétition que développent les fourmis.

2. La prédation

« *The major predators of ant species are frequently other ant species* »
(Hölldobler et Wilson 1990)

Les fourmis sont des prédateurs « clés » au sein de la guildes des arthropodes (Floren *et al.* 2002, Risch et Carroll 1982). Contrairement à la compétition, dont l'impact sur les populations de compétiteurs est plus ou moins long à mettre en évidence, la prédation a des conséquences immédiates et particulièrement néfastes pour l'un des protagonistes car elle va entraîner sa disparition.

Certaines espèces de fourmis sont spécialisées dans la prédation d'autres fourmis. Les plus efficaces sont les fourmis légionnaires. Elles sont présentes dans la plupart des zones tropicales et leurs « raids » prennent souvent pour cibles les jeunes stades (le couvain) qu'elles récoltent en pillant les nids d'autres espèces. Elles jouent un rôle très important dans la régulation des communautés d'arthropodes (Berghoff *et al.* 2003, Hirosawa *et al.* 2000, Gotwald 1995). De nombreuses espèces, moins spécialisées que les fourmis légionnaires, peuvent également avoir pour proies les ouvrières d'autres fourmis qu'elles rencontrent au hasard dans le milieu ou sur des ressources alimentaires.

Les interactions au sein de la guildes des fourmis jouent donc un rôle primordial dans l'organisation de leurs communautés. Mais d'autres paramètres jouent un rôle non négligeable dans cette organisation. Ces paramètres peuvent être d'ordre abiotique comme la température (Cerdá *et al.* 1998), le rythme circadien (Baroni Urbani et Aktaş 1981) et/ou d'ordre biotique comme la pression des parasites et des pathogènes (Feener 2000, Porter *et al.* 1997).

D. Modes de défense ou d'attaque

Les ouvrières possèdent des moyens de défense ou d'attaque, qu'elles utilisent lors des interactions avec d'autres fourmis (ou avec d'autres taxa) qu'elles chassent ou qui les chassent. Ces mécanismes peuvent être considérés aux niveaux individuel et collectif.

1. Au niveau individuel

L'arsenal dont les ouvrières disposent est très diversifié. Ne seront exposés ici que les moyens de défense et d'attaque les plus communément observés. En général, ils peuvent être rattachés à la sous-famille de l'espèce considérée.

Le Tableau 1 présente, de façon très simplifiée, les principaux moyens de défense ou d'attaques utilisés par les ouvrières des principales sous-familles rencontrées lors de cette étude.

Pour la plupart des espèces, le premier comportement agressif observé est la morsure. L'efficacité de cette attaque dépend de la taille de l'espèce considérée et de la proie ou de l'ennemi rencontré. Certaines espèces au cours de l'évolution ont fait de leurs mandibules des armes redoutables, ainsi les espèces du genre *Odontomachus* dont les mandibules qui s'ouvrent à 180° se referment à une vitesse extraordinaire sur les proies ou ennemis (Dejean 1980). Les espèces du genre *Pheidole* (Myrmicinae) possèdent des aiguillons qui ne sont plus fonctionnels : la fonction offensive et défensive est assurée par une caste spécialisée, les majors ou soldats, qui possèdent une tête hypertrophiée portant de larges mandibules, actionnées par des muscles puissants (Wilson 2003).

Tableau 1. Moyens de défense ou d'attaque utilisés au niveau individuel et collectif chez les principales espèces des sous-familles de fourmis rencontrées lors de notre étude. Les sous-familles y sont ordonnées suivant leur degré d'évolution, les Ponerinae étant considérées comme les fourmis les plus primitives et les Formicinae comme les plus évoluées (Hölldobler et Wilson 1990)

Sous-familles	Niveau individuel	Niveau collectif
Ponerinae	Morsure, venin injecté avec un aiguillon	Recrutement faible
Ecitoninae	Morsure, venin injecté avec un aiguillon, caste spécialisée	Raids
Pseudomyrmecinae	Morsure, venin injecté avec un aiguillon	Recrutement faible à explosif
Myrmicinae	Morsure, venin injecté avec un aiguillon, substances répulsives, Castes spécialisées	Recrutement faible à explosif
Dolichoderinae	Morsure, venin déposé sur l'adversaire, substances répulsives, Castes spécialisées (?)	Recrutement faible à explosif
Formicinae	Morsure, Acide formique pulvérisé, substances	Recrutement faible à explosif

répulsives, castes spécialisées

A part les Dolichoderinae et les Formicinae, qui sont les sous-familles les plus évoluées et qui ont perdu ce caractère, toutes les autres espèces possèdent un aiguillon avec lequel elles injectent un venin ou émettent une substance répulsive. Les Dolichoderinae n'injectent plus leur venin mais le déposent sur leurs adversaires et les Formicinae projettent de l'acide formique.

D'autres caractéristiques, que l'on retrouve chez toutes les sous-familles, interviennent au niveau individuel : la taille des ouvrières, l'épaisseur de leur cuticule, la présence de scrobes antennaires permettant d'abriter ces appendices. Des comportements comme l'évitement, ou des stratégies de prédation, doivent aussi être pris en compte, (Hölldobler et Wilson 1990).

2. Au niveau collectif

Les fourmis sont des animaux sociaux. Elles diffèrent de la plupart des animaux sub-sociaux ou grégaires par le fait qu'elles effectuent des tâches en groupes, avec une organisation plus ou moins complexe (Theraulaz *et al.* 1999, Bonabeau *et al.* 1997, Deneubourg et Goss 1989). Ces tâches collectives ont pour objet la construction et la maintenance du nid, l'exploitation de sources de nourriture, la défense du territoire ... Ces deux dernières tâches nécessitent le recrutement d'un nombre plus ou moins important d'individus.

a) Le recrutement

Le recrutement est un type de communication qui amène les individus d'une même société à se rassembler dans une région de leur territoire, dans le but d'y accomplir une tâche particulière : récolte de nourriture, défense du nid ou encore déménagement (Passera 1984; Wilson 1971). Le recrutement des fourmis s'inscrit dans un processus évolutif et adaptatif (Passera 1984).

Le recrutement le plus primitif observé est le « tandem running », durant lequel une ouvrière recrutée va suivre l'ouvrière recruteuse, en gardant un contact étroit par l'intermédiaire des antennes. Le recrutement de groupe marque une étape évolutive : dans ce cas, il concerne une dizaine d'individus qui cheminent à la remorque d'un leader qui balise la piste. Le mode le plus élaboré est le recrutement de masse : après avoir découvert une source

de nourriture, les fourrageuses retournent au nid en déposant une piste chimique ; au niveau du nid, d'autres fourrageuses détectent la piste et la suivent jusqu'à la source de nourriture (Beckers *et al.* 1990 ; Passera 1984). On parle de recrutement explosif lorsque le nombre d'ouvrières recrutées est très important après seulement quelques minutes (Beckers *et al.* 1993).

Dans ces dernières techniques, l'acte principal est le dépôt d'une piste chimique par la pourvoyeuse et, d'après Lenoir et Jaisson (1982), le comportement d'invitation, s'il a lieu, n'a qu'un rôle très secondaire en terme de transfert d'information : les fourmis recrutées sont stimulées uniquement par la piste. Cependant, de récents travaux suggèrent que d'autres éléments peuvent être pris en compte par les fourrageuses (Le Breton et Fourcassié, *in press*). De nombreux exemples montrent qu'au niveau collectif, une colonie est capable d'adapter son recrutement en fonction des caractéristiques de la nourriture exploitée, par l'intermédiaire de cette piste. Une colonie pourra ainsi sélectionner, parmi deux sources de nourriture, celle qui est la plus profitable du fait de sa qualité (Beckers *et al.* 1993) ou de sa distance par rapport au nid (Detrain *et al.* 1999, Devigne et Detrain 1999).

Certaines espèces de fourmis vont adopter de véritables stratégies collectives de chasse ou de défense.

b) Les stratégies

Certaines espèces adoptent de véritables stratégies collectives pour chasser ou se défendre. Ainsi, les ouvrières de l'espèce arboricole néo-tropicale *Azteca shrimper* (Dolichoderinae) chassent à l'affût sur les feuilles de l'arbre support (Morais 1994, Figure 1)



Figure 1. Ouvrières d'*Azteca shrimper* chassant à l'affût sur les bords d'une feuille.

Les lois de Lanchester sont des modèles mathématiques, décrits à l'origine pour caractériser des modèles militaires de combats (Lanchester 1916). Ils permettent de prédire les issues de batailles en se basant sur l'effectif des armées et du potentiel combatif des unités au niveau individuel. Ils ont été utilisés pendant la seconde guerre mondiale à des fins militaires. Ces travaux théoriques ont par la suite été appliqués à la mise en place de stratégies de compétition commerciales pour la conquête ou la défense de marchés (Taoka 1977). Plusieurs auteurs ont appliqué ces lois aux mécanismes compétitifs observés entre les colonies de fourmis qui s'affrontent (Borges 2002, McGlynn 1999, 2000, Whitehouse et Jaffe 1996, Franks et Partridge 1993, 1994).

Selon Lanchester, les batailles peuvent être conduites selon deux stratégies de base. La « loi carrée » (Square law) décrit un scénario au cours duquel les compétiteurs de petite taille doivent utiliser leur avantage numérique pour vaincre des compétiteurs de grande taille dans des combats simultanés. La « loi linéaire » (Linear law) décrit un scénario au cours duquel, dans une série d'interactions un-contre-un, un nombre réduit de combattants efficaces est plus avantageux que de nombreux combattants peu efficaces.

Chez les fourmis, l'exemple illustrant le mieux l'application des stratégies de Lanchester a été montré chez la fourmi champignoniste, *Atta laevigata* (Whitehouse et Jaffe 1996). Lorsque l'attaque du nid est perpétrée par un vertébré de grosse taille, les ouvrières recrutées pour assurer la défense du nid sont des ouvrières majors de grande taille, aux mandibules puissantes. Mais si des fourrageuses de la même espèce, provenant d'une colonie voisine, sont détectées aux abords du nid, ce sont les minors qui sortent en grand nombre (Whitehouse et Jaffe 1996).

Toutes ces tâches, comme bien d'autres effectuées dans le cadre d'une vie sociale, exigent une coopération étroite entre les congénères, ce qui suppose un système de communication efficace impliquant par un grand nombre de signaux (Hölldobler 1999).

II. Les Fourmis comme envahisseurs biologiques

Le succès écologique des Formicidae leur a permis au cours des temps géologiques de se diversifier et de conquérir la plupart des écosystèmes terrestres du globe. Ce succès permet aujourd'hui à de nombreuses espèces de s'implanter hors de leurs zones d'origines lorsqu'elles sont transportées accidentellement par l'homme.

A. *Les invasions biologiques*

Pour Williamson (1996), les invasions biologiques décrivent l'établissement d'un organisme, quel qu'il soit, en dehors de son aire de répartition originelle, avec domination des nouveaux territoires, le plus souvent au détriment des espèces autochtones. Les invasions biologiques « naturelles » ont permis la colonisation de nouvelles zones par les êtres vivants et ont contribué à l'évolution et à la structuration des communautés vivantes au cours des temps.

Pendant le dernier demi - millénaire, et plus particulièrement les 200 dernières années, le développement des activités humaines a intensifié ce phénomène. Ainsi le développement de l'agriculture, du commerce, des transports et des voyages a permis le déplacement, délibéré ou accidentel, d'un nombre croissant d'espèces d'une aire géographique vers une autre (Mack *et al.* 2000). Aujourd'hui, l'intensité, la fréquence et la généralisation du phénomène, couplées à l'accroissement des distances de déplacement, mettent en présence des espèces dont les probabilités de contact biogéographique sont naturellement faibles. Toutes les espèces déplacées ne vont pas induire de conséquences graves au sein des communautés dans lesquelles elles s'installent. Mais ces introductions posent dans certains cas de véritables problèmes et leurs conséquences sont observées à plusieurs niveaux (Williamson 1996, Mack *et al.* 2000) :

- 1 Au niveau des espèces : l'introduction, l'installation et l'invasion d'espèces allochtones se font souvent au détriment d'espèces indigènes ; elles peuvent conduire à un simple appauvrissement de leurs effectifs mais, dans de nombreux cas, l'invasion peut entraîner leur l'extinction.
- 2 Au niveau des écosystèmes : des changements au sein de leur structure modifient les relations des organismes, entre eux et avec leur milieu; de tels effets ont des répercussions préjudiciables au bon fonctionnement des

écosystèmes.

- 3 Au niveau des activités humaines : en pénalisant les rendements agricoles, en ayant des effets négatifs sur la santé publique ou sur d'autres secteurs économiques.

Les invasions biologiques sont maintenant reconnues comme une des menaces les plus graves envers la biodiversité native et le fonctionnement des écosystèmes ; elles sont considérées comme la seconde cause de disparition des espèces, après la destruction des habitats (Lodge et Shrader-Frechette 2003, Mack *et al.* 2000, Lowe 2000, Vitousek *et al.* 1996). On les qualifie parfois de « pollutions biologiques » (Mack *et al.* 2000). Les échanges commerciaux intenses à l'échelle globale, génèrent aujourd'hui des flux de personnes et de marchandises dans des proportions jamais atteintes précédemment, ce qui malheureusement a pour conséquence l'accroissement des transports d'organismes indésirables. Non seulement les invasions biologiques mettent en péril l'avenir évolutif des communautés, mais elles sont également une menace pour certaines activités humaines.

Plusieurs travaux ont tenté de mettre en évidence les facteurs qui sont à l'origine du succès ou de l'échec d'une espèce introduite (Mack *et al.* 2000, Williamson 1996). Si les invasions sont nombreuses, un nombre bien plus élevé d'espèces déplacées ne parviennent pas à s'établir, à se développer et à s'étendre dans la nouvelle zone où elles ont été déplacées. Williamson (1996) a ainsi établi une règle empirique (dite *tens rule*, "règle des 10%") qui, bien qu'assez simpliste étant donné le nombre important de facteur mis en jeu, donne un ordre de grandeur de la proportion d'espèces parvenant à franchir avec succès les étapes de l'introduction, de l'établissement et de l'expansion dans une nouvelle région : pour 1000 "candidats", seule une espèce devient un envahisseur biologique.

Les probabilités de succès dans l'invasion d'un milieu ne sont donc pas les mêmes pour toutes les espèces. Elles dépendent autant des caractéristiques spécifiques de l'espèce déplacée que de celles du milieu dans lequel elles sont introduites (Kennedy *et al.* 2002, Shea et Chesson 2002, Case 1990).

Comme le souligne Moller (1996), une meilleure compréhension des processus d'invasions apportera probablement des connaissances importantes dans de nombreux domaines de l'écologie. Ceci explique en partie l'intérêt grandissant porté à l'étude des invasions biologiques. Mais cet intérêt semble également lié à la menace qu'elles font peser

sur la diversité spécifique (Pascal *et al.* 2000) et au coût économique qu'elles font supporter aux différentes sphères de l'activité humaine.

Le succès écologique des fourmis permettent à certaines espèces d'être classées parmi les envahisseurs entraînant les conséquences les plus néfastes dans les zones où elles ont été introduites et ce à tous les niveaux de l'écosystème considéré (Holway *et al.* 2002, Lowe 2000).

B. Les fourmis vagabondes ou « tramp species »

Il s'agit d'une classification fonctionnelle, indépendante de la phylogénie, qui rassemble un ensemble d'espèces taxinomiquement très divers.

Wilson et Taylor (1967) 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" et les auteurs ont dressé sur cette base une liste de 38 espèces. 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 ».

Enfin en 1994, Passera donne une définition fonctionnelle du groupe, basée non seulement sur le lien fort avec les activités humaines et l'environnement anthropique, mais aussi sur des caractéristiques biologiques communes. Cette définition réduit le nombre d'espèces concernées, qui constituent les vraies « tramp species » (Tableau 2). Il retient neuf traits principaux pour décrire leurs sociétés.

?? Faculté de vivre à proximité des habitations et infrastructures humaines, malgré la très grande instabilité de ces milieux.

?? Réduction ou absence de vol nuptial, avec accouplement intranidal et bourgeonnement des nouvelles colonies (budding).

?? 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'ouvrière, à la différence de la polygynie primaire où il y a fondation par pléométrie sans ouvrières (Herbers 1993).

- ?? Unicolonialité : 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 (Bustos et Cherix 1998).
- ?? Tendance à la migration : déplacements fréquents des nids à la moindre perturbation, ou pour se rapprocher des sources de nourritures stables, ce qui permet aux espèces d'utiliser une vaste gamme de sites, même temporaires.
- ?? Agressivité interspécifique exacerbée.
- ?? Brièveté de la durée de vie des reines, comparativement à la plupart des autres espèces.
- ?? Stérilité des ouvrières.
- ?? Petite taille et monomorphie des ouvrières.

Dolichoderinae

Linepithema humile (Mayr), 1868
Tapinoma melanocephalum (Fabricius), 1793
Technomyrmex albipes (Smith, F.), 1861

Formicinae

Anoplolepis gracilipes (Smith, F.), 1861
Lasius neglectus Van Loon et Boomsa, 1990
Paratrechina bourbonica (Forel), 1886
Paratrechina fulva (Mayr), 1862
Paratrechina longicornis (Latreille), 1802
Paratrechina vaga (Forel), 1901
Plagiolepis alluaudi Emery, 1894

Myrmicinae

Cardiocondyla emeryi Forel, 1881
Cardiocondyla nuda (Mayr), 1866
Cardiocondyla wroughtoni (Forel), 1881
Monomorium destructor (Jerdon), 1851
Monomorium floricola (Jerdon), 1851
Monomorium pharaonis (Linnaeus), 1758
Pheidole megacephala (Fabricius), 1793
Wasmannia auropunctata (Roger), 1863

Tableau 2. Liste des espèces répondant aux caractères de tramps species selon Passera (1994). Il est important de noter que ne figure pas dans cette liste *Solenopsis invicta* et *S. geminata* (Myrmicinae). Ces espèces ne remplissent pas toutes les conditions caractéristiques des tramps species, comme la polygynie dans les zones où elles ont été introduites.

Cependant, même si ces caractères se retrouvent chez la plupart des espèces invasives, certaines d'entre elles montrent des différences, qui ne semblent pas nuire à leur succès. C'est le cas des fourmis de feu *Solenopsis invicta* et *Solenopsis geminata*, dont on retrouve les formes polygyne et monogyne dans les zones d'introduction ; comme *Pheidole megacephala*,

ces espèces ne sont pas monomorphes. Inversement, la possession d'un seul ou de quelques uns de ces caractères ne va pas assurer le succès invasif d'une espèce. Ainsi, d'autres critères ont été pris en compte pour caractériser les fourmis réellement invasives.

C. *Les super-invasives*

A l'heure actuelle, seul un petit nombre d'espèces ont un impact réellement dévastateur sur les écosystèmes dans lesquels elles ont été introduites. Holway *et al.* (2002) dans leur revue sur les fourmis invasives, affinent donc encore la caractérisation des espèces invasives par rapport à la définition de Passera (1994) et distinguent, dans le groupe des espèces vagabondes, les six fourmis invasives considérées comme les plus répandues, les plus abondantes et les plus néfastes dans le monde (Tableau 3).

Pour Holway *et al.* (2002), les caractéristiques les plus importantes de ces fourmis super invasives sont au nombre de quatre : unicolonialité, omnivorie et trophobie, activité continue, capacité de fourragement et de recrutement.

Unicolonialité. La caractéristique la plus importante partagée par les espèces super invasives est la tendance à être unicoloniale dans les zones d'introduction. Le fait d'être unicoloniale permet de former des super colonies expansives, polygynes (plusieurs reines), avec une absence d'agressivité entre les ouvrières appartenant à des nids séparés. Ainsi une ou plusieurs zones entières pouvant couvrir des surfaces de plusieurs dizaines d'hectares vont être monopolisées, induisant l'impact négatif des ces fourmis sur les écosystèmes, comme cela a été démontré chez la fourmi d'Argentine (Tsutsui *et al.* 2003, Tsutsui et Suarez 2003, Giraud *et al.* 2002). Même si l'unicolonialité est considérée comme un avantage décisif, elle n'a été réellement démontrée expérimentalement que chez la fourmi d'Argentine, et elle est seulement supposée pour les autres espèces. Des données précises sur ce point manquent donc cruellement pour la majorité des espèces envahissantes en particulier dans leurs zones d'origines.

Tableau 3. Caractéristiques des six espèces de fourmis invasives les plus répandues et dont la surpopulation engendrent un impact majeur dans les milieux qu’elles ont envahi (modifié d’après Holway *et al.* 2003).

Espèce	Sous-Famille ^a	Répartition ^b		Polymorphie	Structure des colonies ^c		Régime alimentaire ^d
		Native	Introduite		Zone native	Zone d'introductions	
<i>Anoplolepis gracilipes</i> (Crazy ant)	F	AF ?, ASI ?	AF, ASI, AU, CAR, OI, OP	Non	?	U	OM
<i>Linepithema humile</i> (Fourmi d'Argentine)	D	AS	AF, AN, AS, ASI, ME, OA, OP,	Non	M-V	U	OM
<i>Pheidole megacephala</i> (Fourmi à grosse tête)	M	AF	AF, AS, AU, AN, CAR, ME, OI, OP	Oui	?	U	OM, GR
<i>Solenopsis invicta</i> Fourmi rouge de feu	M	AS	AN, AU, CAR, NZ	Oui	V	V	OM
<i>Solenopsis geminata</i> Fourmi gingembre	M	AC, AN, AS	AF, ASI, AU, CAR, OI, OP	Oui	V	V	OM, GR
<i>Wasmannia auropunctata</i> Petite fourmi de feu	M	AC, AS	AF, CAR, OP, AS, AN	Non	?	U	OM

^a D = Dolichoderinae, F = Formicinae, M = Myrmicinae; ^b AF = Afrique (subsaharienne), AC = Amérique Centrale, AN = Amérique du Nord, AS = Amérique du Sud, ASI = Asie, AU = Australie, CAR = Caraïbes, ME = Méditerranée, NZ = Nouvelle-Zélande, OA = Océan Atlantique (îles), OI = Océan Indien (îles), OP = Océan Pacifique (îles) ; ^c M = Multicoloniale, U = Unicoloniale, V = Variable

^d OM = omnivore, GR = granivore.

L’omnivorie et la trophobie. Les fourmis envahissantes ont un régime alimentaire très diversifié : elles sont omnivores. Elles se nourrissent d’animaux morts, chassent des petits invertébrés (dont d’autres espèces de fourmis), récoltent divers matériels d’origine végétal (graines, nectars floraux ou extra floraux) et le miellat produit par des insectes suceurs de sèves comme les pucerons, cochenilles avec les lesquelles elles entretiennent des relations mutualistes (trophobie) très fortes. Le miellat est une source de nourriture d’une grande valeur pour de nombreuses espèces de fourmis. Cette ressource, sûre et constante, est riche en sucres et en acides aminés (Delabie 2001, Hölldobler et Wilson 1990). La permanence de larges populations d’hémiptères, sur les parties aériennes ou souterraines des végétaux, est essentielle pour que les fourmis invasives puissent maintenir de grandes densités d’ouvrières, dont l’activité est principalement fondée sur la consommation des sucres (Davidson 1998). Dans une étude consacrée à la fourmi de feu *S. invicta* aux Etats-Unis, Helms et Vinson (2002) ont montré que cette prédominance alimentaire est une des caractéristiques importantes qui permettent à cette espèce d’être invasive. Les auteurs estiment qu’il en est de même pour les autres espèces de fourmis invasives, car cette ressource leur permet d’acquérir une autosuffisance alimentaire et la nourriture n’est alors plus un facteur limitant dans l’accroissement des populations.

Plusieurs expériences ont montré que la présence des fourmis favorise les densités d’insectes producteurs de miellats (Delabie 2001). C’est le cas des fourmis invasives, qui ont une propension à maintenir et accroître de fortes populations des ces insectes. Malgré leur caractère omnivore, leur régime alimentaire est en grande partie composé de miellat. Cela a été montré pour *A. gracilipes* (Haines *et al.* 1994), *L. humile* (Vega et Rust 2001), *P. megacephala* (Bach 1991), *S. geminata* (Perfecto et Snelling 1995, Perfecto 1991), *S. invicta* (Helms et Vinson 2002, Kaakeh et Dutcher 1992, Tennant et Porter 1991), *W. auropunctata* (Delabie *et al.* 1994, Clark et Guyasamin 1982).

D’une manière générale, la capacité à satisfaire leurs besoins nutritifs est une caractéristique primordiale du succès de tous les organismes invasifs. Ainsi, Baruch et Goldstein (1999) ont démontré que les plantes invasives présentes à Hawaii exploitent les ressources nutritives de manière plus efficace que les espèces natives. Cette caractéristique est aussi rencontrée chez les vertébrés envahissants (Ehrlich 1989).

L’activité continue (24 heures sur 24) constitue un facteur important en terme de compétition d’exploitation sur les sources de nourritures stables (nectaires extra-floraux, miellat produit par les hémiptères, etc.). Une fois ces ressources acquises, elles ne sont

pratiquement jamais abandonnées par les fourrageuses, c'est-à-dire que des ouvrières sont présentes sur ces sources ou à proximité à tout moment de la journée. *Solenopsis invicta*, *S. geminata* et *P. megacephala* construisent des galeries en terre autour de ces sources stables, afin de les protéger et de limiter leur accès aux compétiteurs potentiels. En terme de partition des niches (*niche partitioning*), cette occupation des sources stables est primordiale dans les communautés de fourmis envahies, puisqu'elle entraîne un chevauchement temporel des niches avec un grand nombre de compétiteurs. En effet les autres espèces (si elles sont moins compétitives, ce qui est souvent le cas), n'auront aucune créneau temporel pour fourrager sur ces sources. L'activité continue a été observée chez *A. gracilipes* (Haines 1994), *P. megacephala* (Hoffman 1998), *S. invicta* (Morrison 2000), *L. humile* (Human et Gordon 1996), *W. auropunctata* (Clark *et al.* 1982, Meier 1994).

Les capacités de fourragement et de recrutement. Les modèles généraux qui décrivent les communautés de fourmis expliquent la co-existence des espèces par des équilibres entre les capacités d'exploitation et d'interférence des compétiteurs (Holway et Suarez 1999, Davidson 1998, Fellers 1987), règles qui régissent aussi les équilibres au sein d'autres communautés animales. Davidson (1998) a montré que la capacité de briser cet équilibre compétitif pouvait expliquer le succès invasif de la fourmi d'Argentine et celui des autres fourmis invasives. Cette caractéristique résulte en grande partie de l'unicolonialité, qui leur permet une dominance numérique. De plus, à effectif équivalent, les fourrageuses des fourmis invasives patrouillent sur une plus grande superficie que les espèces à un seul nid, grâce à leurs colonies polydomiques (*Central-place foraging vs dispersed central-place foraging*, Holway et Case 2000). Cette polydomie permet aussi une flexibilité du système, car ouvrières, reines et couvain peuvent être déplacés très rapidement pour s'adapter aux ressources ou aux contraintes du milieu. Toutes les fourmis invasives pratiquent un recrutement de masse, mobilisant un très grand nombre d'ouvrières très rapidement, ce qui est un facteur décisif dans l'acquisition des ressources au sein d'une communauté (Traniello 1989). Ce recrutement nécessite un système de communication très efficace entre les ouvrières et induit un temps de réaction très court au niveau collectif.

D'autres caractéristiques moins primordiales peuvent être aussi considérées.

Moyens de défense ou d'attaque. Les fourmis les plus invasives possèdent des moyens d'attaque efficaces, qui diffèrent en fonction de la sous-famille à laquelle elles appartiennent. Les ouvrières de *S. invicta*, *S. geminata* et *W. auropunctata* utilisent leur

aiguillon pour injecter un venin mortel dans le corps de leur proies, compétiteurs ou ennemis. Les ouvrières de *P. megacephala* sont aussi des Myrmicinae, mais leur aiguillon atrophié ne leur permettent pas d'injecter efficacement du venin et leur système de défense ou d'attaque repose sur la présence d'ouvrières spécialisées très robustes, les majors (ou soldats). Leur tactique associe les ouvrières minors, qui attaquent également en groupe et écartèlent leurs proies ou leurs adversaires. Les ouvrières d'*A. gracilipes* projettent un jet d'acide formique, caractéristique des Formicinae, alors que *L. humile* déposent un venin caractéristique des Dolichoderinae. Les fourmis invasives ne sont pas particulièrement mieux « armées » que les fourmis qu'elles éliminent dans les zones envahies, mais la possession de ces « armements » est nécessaire pour faire d'elles des envahisseurs performants et destructeurs. On remarque aussi que les fourmis super invasives se distinguent de la majorité des fourmis vagabondes par leur comportement agressif lors des rencontres interspécifiques. Dans les communautés envahies par les super invasives, le déclin des espèces natives est toujours observé (Passera, 1994). Pour Holway et Suarez (1999) la plus grande agressivité des espèces invasives, comparativement aux espèces qu'elles déplacent, pourrait être liée à leurs milieux d'origines dans lesquels la forte agressivité est adaptative.

Le nombre d'études publiées sur chaque fourmi invasive varie selon l'espèce considérée, en relation avec les enjeux économiques et sociaux de leur impact. En se basant sur la base de données bibliographique FORMIS 2002 (Porter et Wojcik 2002) qui, bien que non exhaustive, est la base la plus complète à ce jour, la plus étudiée est *S. invicta*, suivie par *S. geminata*, *L. humile*, *P. megacephala*, *W. auropunctata* et *A. gracilipes*.

La petite fourmi de feu *W. auropunctata* est une espèce maintenant largement répandue dans la ceinture tropicale. Sa présence y engendre le plus souvent de nombreux problèmes d'ordre écologiques et économiques. Néanmoins, relativement peu d'études ont été menées sur les facteurs proximaux de son succès à envahir et saturer les zones d'introductions (Wetterer et Porter 2003, Holway *et al.* 2002, Jourdan *et al.* 2002).

D. *La petite fourmi de feu Wasmannia auropunctata*

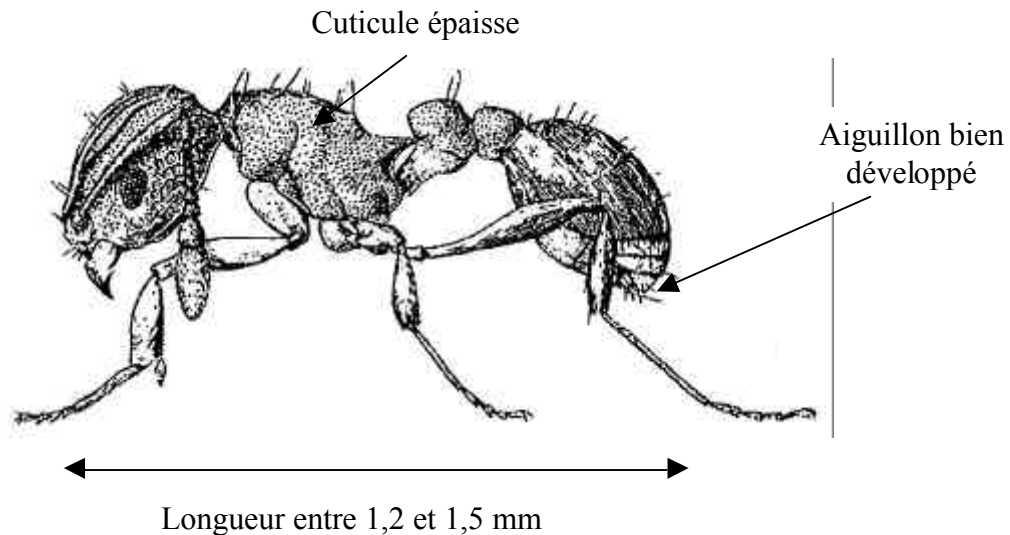


Figure 2. Dessin d'une ouvrière de *Wasmannia auropunctata* (d'après Hölldobler et Wilson 1990).

1. Morphologie de l'espèce et éléments de sa biologie

Les ouvrières de *W. auropunctata* sont petites (1,2-1,5 mm), d'une couleur variant du brun doré au brun foncé. L'espèce est monomorphe (une seule caste d'ouvrières). Les femelles sexuées (reines) sont beaucoup plus grandes que les ouvrières (4,5 à 5,0 mm), et de couleur plus sombre. Il en est de même pour les mâles.

Le cycle de développement de chaque classe d'individus de cette espèce est résumé dans la Figure 3. La durée moyenne du cycle, de l'œuf à l'adulte, est de $37 \pm 2,5$ jours pour une ouvrière et leur durée de vie moyenne est de 45 jours. Les reines vivent plus longtemps (11 à 14 mois), et l'on estime l'espérance de vie des mâles entre quelques jours et quelques semaines (Ulloa-Chacón 1990, Jourdan 1999).

La ponte est élevée chez les jeunes reines (jusqu'à 73 œufs en 24 heures) et diminue progressivement au cours de leur vie (seulement 5 œufs en fin de vie). D'autres facteurs interviennent également sur la fécondité, comme la présence de larves au sein de la colonie, ou le nombre de reines dont la coexistence dans le nid va induire un phénomène de

compétition pour la nourriture et pour l'attention des ouvrières (Ulloa-Chacón 1990).

Wasmannia auropunctata est une espèce typiquement généraliste, pour son régime alimentaire comme pour le choix de sites de nidification (Jourdan 1999, Tennant 1994, Ulloa-Chacón et Cherix 1990, Young 1986, Clark *et al.* 1982). L'espèce est décrite comme une opportuniste alimentaire, avec cependant une préférence pour les miellats d'hémiptères et les nectars floraux ou extra-floraux (Apple et Feener 2001, Blüthgen *et al.* 2000a, De La Fuente et Marquis 1999, Delabie *et al.* 1994, Schemske 1982). Des observations ont également fait état de la consommation de graines (Clark *et al.* 1982, Torres 1984), mais la majeure partie des protéines provient de petits arthropodes. Ces derniers sont tués ou récupérés morts dans le milieu (Clark *et al.* 1982, Torres 1984). Les ouvrières injectent un venin puissant dans le corps de leurs proies avec leur aiguillon bien développé (Howard *et al.* 1982). Cette capacité de prédation a valu à *W. auropunctata* d'être étudiée en tant qu'auxiliaire pour lutter contre certains ravageurs des cultures (de Souza *et al.* 1998, De Medeiros *et al.* 1995, Bruneau de Miré 1969). Mais sa propension à élever de larges populations d'insectes producteurs de miellat et la piqûre irritante qu'elle inflige aux travailleurs sont des inconvénients majeurs à son utilisation comme auxiliaire. Si *W. auropunctata* est considérée comme une fourmi agressive envers l'Homme, ses ouvrières ne piquent cependant le plus souvent que quand elles sont coincées entre des plis de la peau (cou, aisselle des bras) ou entre le corps et les vêtements. Il faut donc relativiser cette agressivité, comparée à d'autres espèces de fourmis qui attaquent réellement quand on se trouve sur leur territoire.

La petite fourmi de feu exploite une large gamme de sites de nidification. Ceci est vraisemblablement rendu possible grâce à la petite taille des ouvrières et au déplacement continu des reines et du couvain dans des sites convenables (conditions d'humidité et de température, rapprochement des sources de nourriture). Les ouvrières ne construisent pas de structures complexes pour s'abriter. Elles utilisent des cavités naturelles qu'elles aménagent avec des petits débris. Leurs nids se trouvent aussi bien au niveau du sol que dans la végétation (Way et Bolton 1997, Young 1986, Clark *et al.* 1982). On l'a souvent observée nichant dans les domaties de plantes myrmécophytes comme *Conostegia setosa* (Melastomataceae) au Costa Rica et au Panama (Alonso 1998, Tennant 1994). Elle peut occuper les domaties de *Tococa* sp. (Melastomataceae) en Guyane (obs. pers) et semble aussi affectionner certaines épiphytes (Blüthgen *et al.* 2000b, Dejean *et al.* 1995).

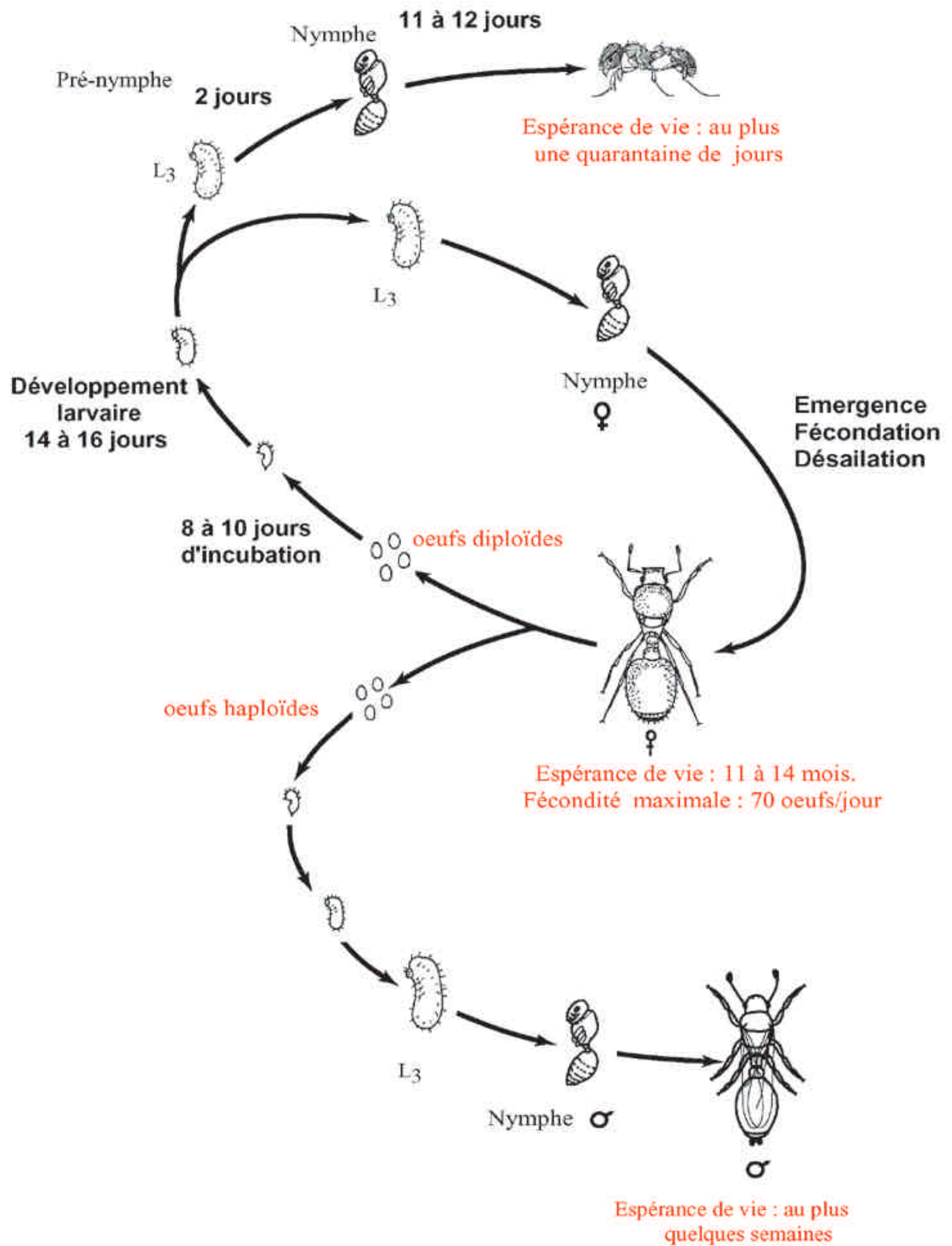
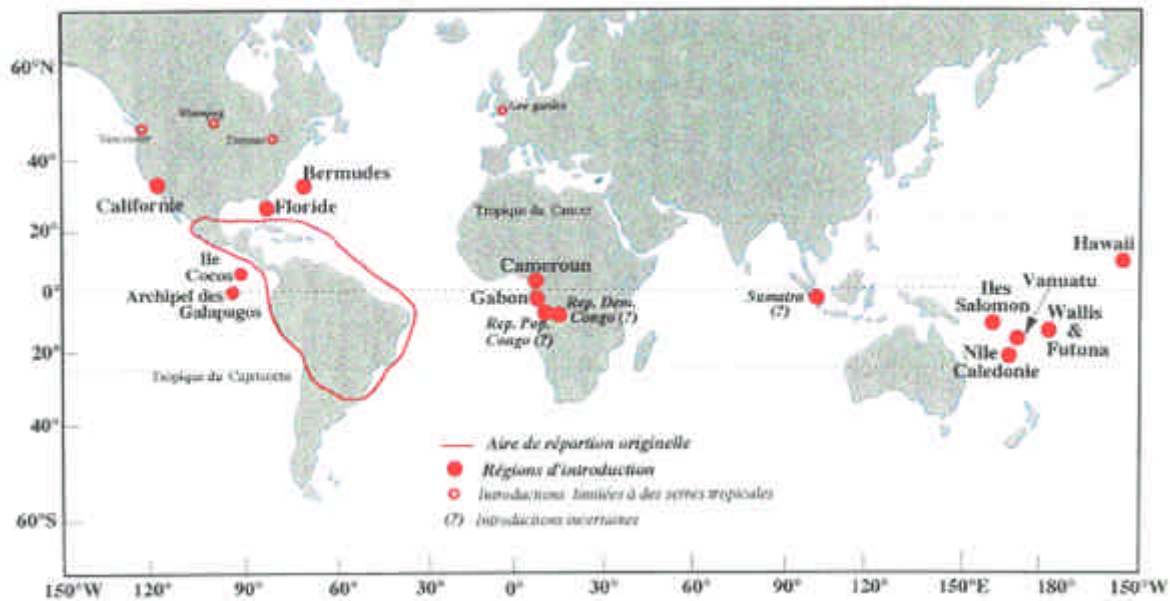


Figure 3. Cycle de développement de *Wasmannia auropunctata* (d'après Jourdan 1999, adapté de Ulloa-Chacón 1990).



2. *Wasmannia auropunctata* dans le monde

Au cours des dernières décennies, *W. auropunctata* a été dispersée accidentellement par l'Homme dans la ceinture tropicale du globe (Figure 4). Elle est connue aux Bahamas depuis 1951 (Smith 1954), aux Bermudes depuis 1925 (Hilburn *et al.* 1990), en Californie depuis 1936 (Nickerson 1983), en Floride depuis 1924 (Spencer 1941). En Afrique, elle est signalée au Gabon depuis 1914 (Wetterer *et al.* 1999) et au Cameroun (De Miré 1969) où elle peut être ponctuellement une nuisance pour les populations humaines (C. Djieto-Lordon com. pers.). Selon Wetterer et Porter (2003), sa présence intéresse aujourd'hui la côte ouest africaine sur une distance de 600 km et sur une profondeur de 400 km au moins. Elle serait aussi présente au Congo, dans la région de Pointe Noire et elle aurait été observée dans l'ex-Zaïre (République Démocratique du Congo) par Van der Meer Mohr (1927 *in* Fowler *et al.* 1994), mais cette dernière information n'est pas vérifiée.

Dans le Pacifique, on la rencontre dans l'archipel des Galápagos (peut-être envahi depuis 1935 : Pezzati *et al.* 1998), sur l'île Cocos au large du Mexique (Forel 1902) où certains la considèrent native (Hogue et Miller 1981), aux Iles Salomon (Guadalcanal, Sola, Vuluela) depuis le début des années 60 (Macfarlane *in* Waterhouse et Norris 1989), en Nouvelle-Calédonie avant 1972 (Fabres et Brown 1978), aux Iles Loyauté et sur Walpole (Jourdan 1997a), à Wallis, Alofi, Futuna, Vanuatu (Jourdan *et al.* 2002) et à Hawaii où elle a

été introduite à la fin des années 90 (Jourdan com. pers.).

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

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

La piqûre de *W. auropunctata* la fait remarquer partout où ses populations s'installent et ses noms vernaculaires sont nombreux : *small fire ant* ou *little (red) fire ant* pour les anglophones, *abdelaya*, *hormiga roja*, *hormiga colorada* (aux Galàpagos), *albayaalde* (à Puerto Rico), *satanica* (à Cuba) pour les hispanophones, *formiga pixixica* au Brésil, *tchabe* au Cameroun, *petite fourmi de feu* aux Antilles et *tsangonawenda* au Gabon (Wetterer et porter 2003, Wetterer *et al.* 1999, Jaffé et Lattke 1994, Ulloa Chacón 1990, Delabie 1989, Bruneau de Miré 1969). En Nouvelle-Calédonie, son nom vernaculaire est la *fourmi électrique*. L'origine de cette appellation est assez floue et pourrait venir de sa piqûre irritante ou de la concordance de son arrivée avec celle de l'électricité dans certaines zones rurales ?

CHAPITRE 1

SITUATION DANS UNE ZONE D'INTRODUCTION

LA NOUVELLE-CALEDONIE

CHAPITRE 1 - SITUATION EN ZONE D'INTRODUCTION

cf. article 1 : Experimental evidence of large scale unicoloniality in the tramp ant

Wasmannia auropunctata (Roger)

J. Le Breton, J.H.C. Delabie, J. Chazeau, A. Dejean & H. Jourdan

Journal of Insect Behavior (Accepté sous réserve de modifications)

cf. article 2 : Immediate impacts of invasion by Wasmannia auropunctata
(Hymenoptera: Formicidae) on native litter ant fauna in a New Caledonian rain forest

J. Le Breton, J. Chazeau, & A. Dejean

Austral Ecology (2003) 28: 204-209

cf. article 3 : Niche opportunity and ant invasion: the case of Wasmannia auropunctata (Roger) in a New Caledonian rainforest

J. Le Breton, H. Jourdan, J. Chazeau, J. Orivel & A. Dejean

Journal of Tropical Ecology (soumis)

cf. article 4 : Using Pheidole species to test the "enemy release" hypothesis on the invasive ant species Wasmannia auropunctata

J. Le Breton, J. Orivel, H. Jourdan, A. Dejean & J. Chazeau

Behavioral Ecology and Sociobiology (en préparation)

cf. article 5 : Field experiments to assess the use of repellent substances by Wasmannia auropunctata (Roger) (Formicidae: Myrmicinae) during food exploitation

J. Le Breton, J. Chazeau & A. Dejean

Sociobiology (2002) 40 : 437-442

I. Le Milieu néo-calédonien

A. *Géographie physique et contexte climatique*

L'archipel de la Nouvelle-Calédonie est situé dans le Pacifique austral, à la limite méridionale de la zone intertropicale. Il s'étend entre 18° et 23° de latitude Sud et 158° et 172° de longitude Est, approximativement situé à une distance équidistante du Nord de la Nouvelle-Zélande, du Sud-Est de la Papouasie-Nouvelle-Guinée et de la côte Est de l'Australie (Figure 5). L'archipel se compose de la Grande-Terre et d'un ensemble d'îles dont les principales sont les îles Loyautés (Ouvéa, Lifou, Maré) à l'Est et l'île des Pins au Sud, pour une superficie terrestre totale de 19 100 Km².

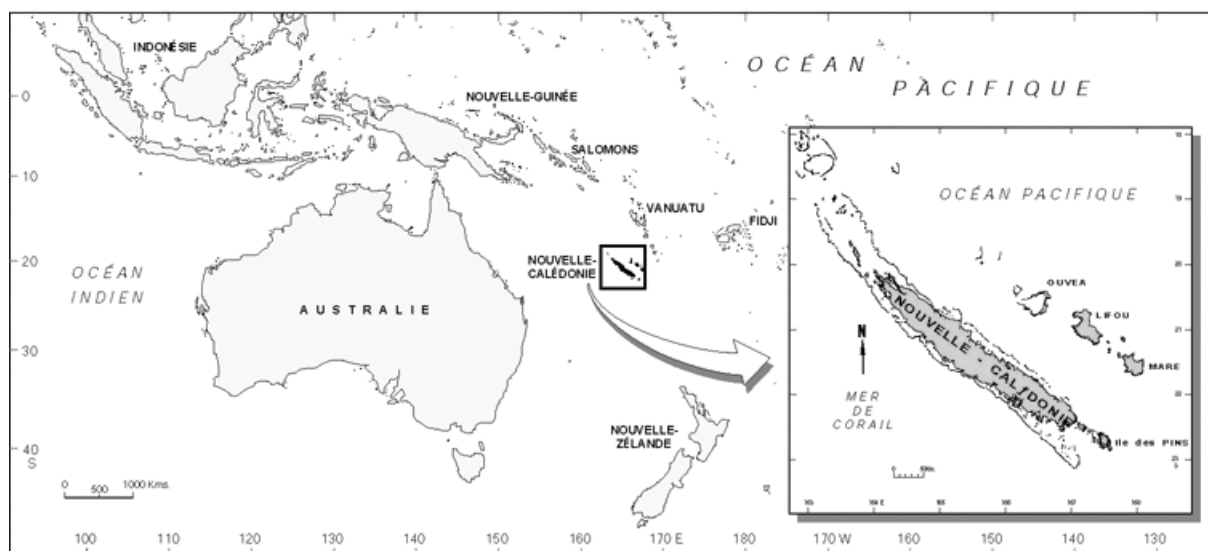


Figure 5. Situation géographique de l'archipel de la Nouvelle-Calédonie dans le Pacifique Austral.

Par son isolement géographique et sa situation dans le courant des alizés, la Nouvelle-Calédonie présente un climat relativement tempéré pour une région tropicale (climat dit “tropical océanique”). On y distingue quatre saisons, qui sont déterminées par la variation annuelle de la ceinture anticyclonique subtropicale et des basses pressions intertropicales.

- *de décembre à mars* : c'est la saison chaude, dite saison des cyclones. Ces perturbations provoquent des pluies torrentielles et des vents qui augmentent avec l'importance du phénomène.
- *avril et mai* : c'est une saison de transition. Les perturbations tropicales sont rares et généralement peu actives. La pluviosité diminue et les températures décroissent sensiblement.

- *de juin à août* : c'est la saison fraîche. Le passage de perturbations d'origine polaire s'accompagne de précipitations souvent abondantes, surtout sur le sud de la Grande Terre et d'une irruption de vent d'ouest. La température de l'air passe par son minimum annuel entre la mi-juillet et la mi-août.
- *de septembre à novembre* : c'est une saison de transition. L'alizé souffle en quasi permanence, c'est la période la plus belle de l'année, mais c'est aussi la saison sèche, propice aux feux de brousse (Anonyme 1981).

L'orientation générale de l'île, le relief et la prédominance des alizés venant de la façade Est sont à l'origine d'une dichotomie nette des régimes de précipitations entre les deux côtes. La côte Est, ou côte au vent est beaucoup plus arrosée que la côte Ouest qui est sous le vent. Cette dissymétrie dans le régime des pluies entraîne une différence nette des formations végétales sur chacune des côtes (Figure 5).

B. Particularité de la biodiversité terrestre néo-calédonienne

L'origine gondwanienne, le long isolement de toute masse continentale (80 millions d'années), le compartimentage des milieux par le relief et l'originalité des substrats édaphiques (en particulier ceux issus de la couverture ultrabasique) ont permis le maintien d'un fond primitif (paléo endémisme) ainsi que la sélection de formes in situ (néo endémisme). L'archipel offre donc une originalité et une diversité pour sa flore comme pour sa faune (Chazeau 1993). La composition de la faune néo-calédonienne est constituée d'un fond faunistique ancien, qui a évolué sur place, auquel sont venus se superposer des éléments modernes appartenant à des groupes mobiles, d'origines géographiques variées. L'archipel est ainsi classé parmi les zones de « méga diversité » de la planète, dont il est aussi un "point chaud" en matière de conservation de la biodiversité, compte tenu des menaces liées aux pressions anthropiques qui pèsent sur ces milieux (Myers *et al.* 2000).

D'une manière générale, les milieux insulaire sont caractérisés par un taux d'endémisme élevé, une radiation adaptative intense et leurs flores et faunes sont taxonomiquement « disharmoniques » avec absence de certaines familles, voir même de taxons supérieurs (MacArthur et Wilson 1967). La Nouvelle-Calédonie ne fait pas exception.

C. La Flore et les principales formations végétales de la Nouvelle-Calédonie

La flore néo-calédonienne se caractérise par son extrême richesse et originalité. Bien que son

inventaire ne soit pas complet, on recense 3344 espèces natives de plantes vasculaires, avec plus de 76% d'endémisme. On compte 191 familles, dont 5 endémiques, et 863 genres, dont 110 endémiques (Jaffré *et al.* 2001, Morat *et al.* 1995). Cette grande richesse n'est pas répartie également sur l'archipel.

On distingue quatre grands types de formations végétales :

1. La forêt sclérophylle

Elle se rencontre à une altitude inférieure à 300m, dans des zones de faible pluviométrie (< 1100 mm/an) et se caractérise par une strate arborescente lâche, de moins de 15m de hauteur, et une strate arbustive très fournie, avec de nombreuses lianes. Aujourd'hui, ce type de formation végétale ne recouvre plus que 350 km², soit 1,8% du territoire. Avant l'arrivée de l'homme, elle recouvrait l'essentiel des plaines de la côte Ouest, soit plus de 4000 km² (Figure 5). Elle ne participe plus que pour 13% de la diversité floristique néo-calédonienne, ce qui se comprend puisqu'elle n'occupe plus que 3% de sa surface originale. Son recul spectaculaire est dû aux activités humaines, telles que les feux de brousse, la mise en pâturages ou le défrichement. Tout comme les autres formations sclérophylles de la planète, elle est le milieu primaire le plus menacé de l'archipel (Cordell *et al.* 2002, Stratton *et al.* 2000, Jaffré *et al.* 1993, Bouchet *et al.* 1995).

2. La forêt dense humide

Elle recouvre près de 4000 km², soit 20% de la surface de la Grande Terre et se trouve surtout au-dessus de 300m ; elle est très présente sur la côte Est et quelques massifs montagneux à l'Ouest (Figure 5). Elle présente des faciès très différents selon le substrat et l'altitude observés, mais constitue néanmoins un ensemble cohérent. La forêt dense humide est la formation la plus diversifiée de l'archipel, avec 2011 espèces vasculaires, réparties en 132 familles, dont 1659 endémiques (82,4%) (Jaffré *et al.* 2001). La diversité végétale rencontrée est comparable à celle de la forêt amazonienne.

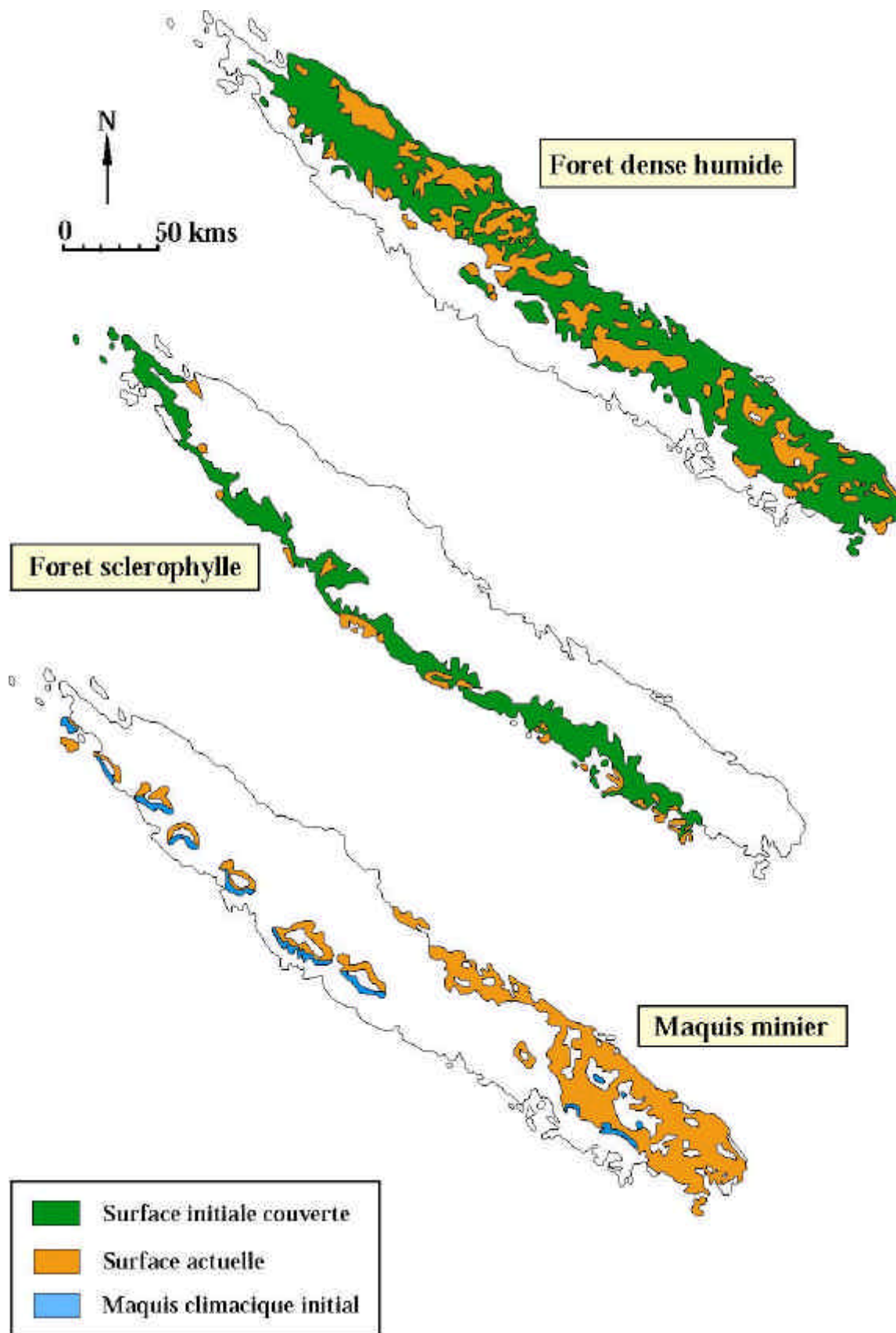


Figure 5. Surfaces initiales et actuelles des principaux types forestiers néo-calédoniens.

La strate arborée atteint en moyenne 40m de hauteur, voire 60m pour les *Araucaria*. Ce formidable réservoir de biodiversité, s'il n'est plus mis en danger par l'exploitation forestière, l'est toujours par la fréquence des feux sur ses marges. A basse altitude, on l'observe essentiellement dans des fonds de vallée encaissés ou des pentes à l'abri des alizés (Jaffré *et al.* 1997).

3. Le maquis minier

Le maquis minier couvre environ 4500 km², soit plus de 25% de la surface de la Grande Terre, il s'agit d'une formation spécialisée (Jaffré et Veillon 1994). On y recense 1142 espèces végétales avec une originalité semblable à celle de la forêt dense humide : 89,1% d'endémisme pour les espèces et 18,2% pour les genres.

La strate arbustive se développe de 50cm jusqu'à 6-8m de hauteur, et est parfois couronnée d'une strate arborescente lâche de 10m de hauteur (*Araucaria*, *Agathis*,...) (Morat *et al.* 1986). La croissance des espèces y est très lente, principalement à cause de la pauvreté des sols. Ce faible dynamisme lié au milieu constitue une barrière efficace face aux invasions : aucune espèce végétale introduite n'a envahi durablement cette formation (si on omet *Pinus caribaea*, introduit volontairement) (Lemire Pêcheux 1996). Le maquis minier, bien que très original, constitue une formation appauvrie, et sa surface augmente en raison des feux et des activités liées à l'exploitation minière, très importante en Nouvelle-Calédonie (Jaffré *et al.* 1997).

4. Les formations transformées

Par ce terme sont désignées toutes les formations secondaires, très appauvries, rencontrées entre 0 et 700m d'altitude en dehors des substrats ultrabasiques : les savanes, fourrés et maquis sur roches acides. On la trouve actuellement sur la majorité des plaines, soit 6500 km². Elles sont dues aux activités humaines, notamment feux, défrichages et pâtures. Leur surface est en pleine expansion (Jaffré *et al.* 1997).

La savane est l'élément le plus important de cette formation : il s'agit d'une formation ouverte à strate herbacée continue, clairsemée d'arbres et arbustes. La strate arborée est essentiellement composée de niaoulis *Melaleuca quinquenervia*. La strate arbustive est dominée par des plantes introduites (faux mimosa,...) ou par une espèce native : le gaïac *Acacia Spirorbis*.

On observe ponctuellement d'autres formations végétales : la mangrove, sur environ

200 km², les formations des plages et les formations marécageuses et rivulaires.

D. La faune néo-calédonienne

La faune néo-calédonienne a été beaucoup moins étudiée que sa flore, néanmoins il est admis aujourd'hui que cette faune présente une diversité et un endémisme comparables à ceux de la flore (Chazeau 1993). On dénombre à l'heure actuelle environ 5000 espèces décrites et une estimation modérée de la faune totale se situe entre 15000 et 25000 espèces (Chazeau 1993). La méthode d'estimation de la richesse en espèces d'insectes de Gaston (1992), tenant compte du nombre d'espèces de plantes, du ratio insectes/plante dans quelques régions tempérées et la contribution des insectes à la faune mondiale, donne un chiffre de 40000 espèces d'insectes (Jourdan 1999).

L'intérêt de cette faune tient à son originalité et au caractère archaïque de nombreuses espèces, en cohérence avec ce qui est observé pour la flore. Elle montre des affinités avec l'Afrique du Sud, la Nouvelle-Zélande et le sud de l'Amérique du Sud pour ses groupes les moins mobiles, avec l'Australie pour ses groupes les plus mobiles (Chazeau 1993). Comme pour la flore de la Grande Terre, le domaine ultrabasique semble avoir été une zone refuge pour certains groupes primitifs (Chazeau 1997).

1. La faune vertébrée

La faune vertébrée native a longtemps été considérée comme appauvrie par rapport à la richesse de la flore. On compte en effet moins de 215 espèces natives de vertébrés. En fait, ce jugement a été révisé à la lumière de travaux sur les fossiles d'oiseaux du Quaternaire récent et sur l'herpétofaune (Bauer et Sadlier 2000, Chazeau 1995, Balouet et Olson 1989).

Les poissons d'eau douce présentent une réelle diversité : une centaine d'espèces, dont 10 endémiques, réparties en 33 familles (Marquet *et al.* 1997). Chez les amphibiens, un seul représentant : la rainette *Litoria aurea*, introduite par l'Homme (Bauer et Sadlier 2000).

La faune reptilienne néo-calédonienne est extrêmement riche. On recense actuellement 72 espèces (87,1% d'endémisme), dans 23 genres (57,1% d'endémisme) (Bauer et Sadlier, 2000).

L'avifaune est composée de 141 espèces, dont 94 terrestres (11 introduites et 20

endémiques). On considère que l'endémisme de cette faune est sans doute sous-évalué, car 45 espèces sont considérées comme des variétés propres à la Nouvelle Calédonie (Ekström *et al.* 2002).

Les seuls mammifères autochtones sont les chiroptères. Tous les autres mammifères ont été introduits par l'Homme et 12 espèces au moins maintiennent des effectifs à l'état sauvage : trois espèces de rats (dont deux ont quitté les zones anthropisées), la souris domestique, deux espèces de lapin, la chèvre, la vache, le chat domestique, le chien domestique, le porc domestique et le cerf rusa (très abondant) (Chazeau 1993). La présence de ces mammifères a des conséquences néfastes sur la faune native, en particulier pour l'avifaune (Robinet *et al.* 1998).

2. La faune invertébrée

Chez les invertébrés, seuls trois embranchements ne sont pas représentés (Cnidaires, en eau douce, Tardigrades et Onychophores). Chez les insectes, peu d'ordres sont absents. Le taux d'endémisme varie de 100%, par exemple chez les Ephéméroptères, les Coléoptères Pselaphidae ou les Trichoptères, à 38%, chez les Lépidoptères. On remarque que plus la capacité du groupe à se disperser est faible, plus le taux d'endémisme est élevé, signalant un isolement ancien et l'absence d'une colonisation récente par des groupes introduits (Chazeau 1993). Les arachnides mygalomorphes sont endémiques à plus de 95% et les mollusques terrestres à environ 85%. Certains groupes sont très primitifs, comme les Lépidoptères Micropterygidae (Holloway 1993, 1976). De nombreux groupes se caractérisent par une radiation adaptative importante, comme les Psocoptères Philotarsidae, les Collembolles Neanuridae.

Mais, dans son ensemble, la faune invertébrée reste encore mal connue de nos jours.

3. La myrmécofaune néo-calédonienne

a) La myrmécofaune native

La dernière mise à jour a été effectuée par Jourdan (1999). A cette date, la myrmécofaune native de Nouvelle-Calédonie comptait environ 130 espèces (sans compter les introduites récentes) réparties en 45 genres et six sous-familles. Ce nombre paraît faible

comparativement aux zones tropicales continentales, ou à l'Australie toute proche qui compte 1275 espèces décrites répartie en 101 genres (Shattuck 1999). Mais si on la rapporte à la taille du territoire, la myrmécofaune néo-calédonienne est unique, parmi les plus originales et diverses de la planète. Cette myrmécofaune présente des caractéristiques archaïques, avec un fond faunistique ancien de type continental (Ward, 1985). Elle se rattache à la région australasienne (Australie, Nouvelle-Zélande, Norfolk) et non pas à la région indo australienne (Wilson 1959, Emery 1914).

Certains genres néo-calédoniens présente une radiation adaptative impressionnante : ainsi les genres *Lordomyrma* et *Rhytidoponera* qui, malgré la faible taille de l'île, comptent respectivement 19 et 18 espèces au moins. De plus, le micro endémisme apparaît très élevé : certaines espèces ne sont connues que dans une seule localité, ou même par un seul spécimen-type. L'endémisme paraît localisé principalement dans deux zones : les forêts denses humides du Nord-Est et les forêts dense sur ultrabasique du Sud-Ouest, comme pour d'autres groupes faunistiques et pour la flore (Jourdan 1999).

La myrmécofaune néo-calédonienne possède des caractéristiques propres dont les principales sont :

- Forte contribution (en terme de nombre d'espèces) des sous-familles dites primitives. Ainsi la sous-famille des Ponerinae compte 41 espèces et celle des Cerapachyinae 8 espèces (Jourdan 1999).
- Faible représentation de genres dont les espèces sont considérées comme dominantes dans de nombreuses régions tropicales. Ainsi les genres *Crematogaster*, *Dolichoderus* et *Cerapachys* ne sont représentés que par une seule espèce chacun (Jourdan 1999, Wilson 1976, Emery 1914).
- Faible participation dans la faune arboricole des arthropodes. (Article 3, Jourdan 1999, Guilbert et Casevitz Weulersse 1997, Wilson 1976, Emery 1914)
- Faible proportion de taxa adaptés aux milieux arides et ouverts, par rapport au reste de la région australasienne (Jourdan 1999). Alors que l'essentiel des genres les plus riches en Australie se trouvent en milieu aride et ouvert, les pôles de diversité en Nouvelle-Calédonie se rencontrent dans les milieux humides et fermés des forêts denses
- Absence de genres écologiquement dominant dans 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*, qui est responsable de la structuration des communautés australiennes de fourmis (Jourdan 1999, Andersen et Patel 1994, Wilson 1976)

Ces caractéristiques ont permis l'installation de nombreuses espèces de fourmis exotiques, qui colonisent les zones d'habitation et les milieux dégradés. A l'heure actuelle, la plupart des fourmis natives de la Nouvelle-Calédonie sont cantonnées aux milieux naturels non dégradés.

b) La myrmécofaune introduite

Plus de 20 espèces de fourmis introduites ont été recensées à ce jour en Nouvelle-Calédonie (Tableau 4). Quatorze d'entre elles sont des espèces vagabondes, présentes dans la plupart des écosystèmes tropicaux du globe et originaires de milieux variés (Passera, 1994). La plupart de ces espèces sont très communes dans les zones anthropisées (habitations, jardins et exploitations agricoles), mais seules quelques unes sont considérées comme des pestes par la population.

Sur les six espèces de fourmis considérées comme les plus destructrices par Holway *et al.* (2002, Tableau 3), quatre sont présentes en Nouvelle-Calédonie. Il s'agit de la « fourmi folle » *Anoplolepis gracilipes*, la « fourmi à grosse tête » *Pheidole megacephala*, la « fourmi de feu tropicale » ou « fourmi gingembre » *Solenopsis geminata* et enfin la « petite fourmi de feu » ou « fourmi électrique » *Wasmannia auropunctata*. Ces quatre espèces n'entraînent pas les mêmes impacts et les gens ne les perçoivent pas toutes comme des pestes.

La fourmi folle *A. gracilipes* est largement répandue en Nouvelle-Calédonie, particulièrement dans certains massifs de forêt sclérophylle et dans les maquis du Sud (Jourdan 1999). Cette espèce est inoffensive pour l'homme. Sur le plan écologique, l'impact de sa présence dans les formations naturelles n'a pas été étudié en Nouvelle-Calédonie, mais elle est considérée comme une réelle peste aux Seychelles (Haines *et al.* 1994).

La fourmi à grosse tête *P. megacephala* peut ponctuellement atteindre des densités de populations très importantes dans les milieux agricoles comme en zones naturelles, où son impact sur la faune d'arthropodes constitue une menace supplémentaire pour la biodiversité néo-calédonienne (Le Breton, obs. pers.). Cette espèce est largement répandue dans les milieux urbains du territoire. C'est l'espèce dominante dans les habitations.

Tableau 4. Liste des Formicidae introduites en Nouvelle-Calédonie. (Mise à jour par Jourdan en 2003, com. pers.).

DOLICHODERINAE

Tapinoma melanocephalum (Fabricius) 1793

Technomyrmex albipes

FORMICINAE

Anoplolepis gracilipes (Smith, F.) 1857

Brachymyrmex obscurior Forel, 1893

Paratrechina longicornis (Latreille), 1802

Paratrechina minutula (Forel), 1901

Paratrechina obscura (Mayr) 1862 (?)

Paratrechina vaga (Forel), 1901 (?)

Plagiolepis alluaudi Emery, 1894

MYRMICINAE

Cardiocondyla emeryi Forel, 1881

Cardiocondyla wroughtoni (Forel), 1890

Monomorium floricola (Jerdon), 1851

Pheidole megacephala (Fabricius), 1793

Solenopsis geminata (Fabricius), 1804

Solenopsis papuana Emery 1900 (?)

Strumigenys emmae (Emery), 1890

Strumigenys rogeri Emery, 1890

Tetramorium bicarinatum (Nylander), 1846

Tetramorium pacificum Mayr, 1870

Tetramorium simillimum (Smith F.), 1851

Tetramorium tonganum Mayr, 1870 (?)

Wasmannia auropunctata (Roger), 1863

PONERINAE

Hypoponera elliptica (Forel), 1900 (?)

Hypoponera opaciceps (Mayr), 1887

Hypoponera punctatissima (Roger), 1859

Ponera leae Forel, 1913

Rem : pour les espèces suivies par (?), nous ne pouvons affirmer qu'elles aient été introduites en Nouvelle-Calédonie car elles sont distribuées dans toute la région Pacifique et en sont natives.

La fourmi de feu *Solenopsis geminata*, dont la piqûre est beaucoup plus douloureuse que celle de *W. auropunctata*, n'est pas considérée comme une peste sur le territoire. Ceci est

largement lié à la structure sociale de ses populations en Nouvelle-Calédonie, où l'espèce est multicoloniale. Chaque colonie est installée dans un gros nid bien défini, avec à priori une seule reine. Bien que les nids de *S. geminata* soient très populeux et peuvent compter plusieurs dizaines de milliers d'individus, cette structure ne lui permet pas d'atteindre des densités de populations extrêmement élevées comme *S. invicta* aux Etats-Unis. De plus en terme de contrôle, la destruction d'un seul gros nid ne pose pas de problèmes particuliers.

Wasmannia auropunctata est à l'heure actuelle la fourmi introduite posant le plus de problèmes au niveau écologique et économique en Nouvelle-Calédonie. De ce fait, son invasion a fait l'objet du seul programme d'étude des fourmis introduites en Nouvelle-Calédonie.

E. *Wasmannia auropunctata* en Nouvelle-Calédonie

1. Historique de l'invasion

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

Son introduction accidentelle a pu se faire par l'importation de matériels divers (végétaux ou marchandises) en provenance d'Amérique Tropicale. L'hypothèse la plus sérieuse serait une arrivée sur le territoire dans des lots de mycorhizes destinés aux plantations de pins Caraïbe (*Pinus caribaea* var *hondurensis* (Wild)). Les premiers essais d'implantation de cet arbre ont été faits en 1957, à partir de graines seules (Cremière et Ehrhart 1990). Leurs médiocres résultats ont conduit à de nouvelles tentatives à partir de 1963, avec importation de lots d'organismes symbiotiques en provenance du Honduras ou du Costa Rica (Lemire-Pecheux 1996). La Nouvelle-Calédonie était alors très mal dotée en installations de quarantaine. L'introduction de lots contaminés par *W. auropunctata* est d'autant plus plausible que c'est à Port-Laguerre, première localité où l'espèce a été signalée, que les

pépinières de *Pinus* ont été mises en place. On peut néanmoins penser qu'une certaine latence ait pu exister entre l'arrivée de l'espèce et le moment où ses populations ont atteint un niveau susceptible de les faire remarquer.

2. Vecteurs de la dispersion

Moins de 25 ans ont suffi à *W. auropunctata* pour se disperser dans la quasi-totalité de l'archipel : les 33 communes de la Grande Terre, les Iles Loyauté, l'Île des Pins et même l'île de Walpole, pourtant très isolée et inhabitée. Compte tenu de la faible capacité de propagation des reines (aucun vol nuptial observé en Nouvelle-Calédonie), les activités humaines ont joué un grand rôle dans cette dispersion, par le déplacement de marchandises, de matériaux ou de plantes contaminés. Les programmes de reforestation en pin des Caraïbes (Kohler 1984) ou la relance de la filière café auprès des populations mélanésiennes à partir de 1978 (Kohler et Pillon 1986), ont notamment pu favoriser son extension.

Les activités humaines ne sont pas les seuls moyens de dispersion de l'espèce qui peut aussi utiliser des voies naturelles. Des nids installés dans des morceaux de bois morts près des cours d'eau peuvent être transportés lors d'épisodes de crues et ainsi permettre la colonisation rapide de certaines zones en aval. De plus, on a observé à la surface de certains cours d'eau, des amas dérivants de *W. auropunctata* vivantes, parfois soutenus par des débris végétaux. Le phénomène est connu pour plusieurs espèces de fourmis d'Amérique tropicale qualifiées de « surfing ants » (Jaffe 1993).

3. Invasion des milieux

Le territoire calédonien n'est pas complètement envahi. Il subsiste des zones exemptes de *W. auropunctata*, en particulier en altitude ou dans les régions où l'Homme est peu présent comme le domaine ultrabasique du Sud, les massifs du Humbolt et du Kouakoué, ou certaines zones peu pénétrées du massif de micaschistes du Nord Est. Les communes qui sont relativement les moins touchées sont les moins peuplées, ou celles dont les populations sont concentrées sur des zones restreintes de la commune. Mais l'envahisseur s'étend progressivement aux milieux natifs (Le Breton *et al.* 2003, Jourdan 1999, Guilbert *et al.* 1994).

L'aire envahie par *W. auropunctata* n'est pas limitée aux zones de basse altitude de la Nouvelle-Calédonie. On l'a trouvée jusqu'à 400 m d'altitude aux Monts Koghis dans le Sud,

et à plus de 700 m d'altitude au Mont Panié dans le Nord. *W. auropunctata* a été récoltée à 500 m d'altitude au col des Roussettes par Peck 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 (Jourdan 1999). Comme une très faible surface du territoire est située au-dessus de 900 m, l'altitude ne saurait constituer une barrière à l'expansion progressive de l'envahisseur dans tous les milieux naturels.

Comme dans la plupart des zones où elle a été introduite, les populations de *W. auropunctata* peuvent atteindre en Nouvelle-Calédonie des densités extrêmement élevées.

II. Structure sociale des populations de *W. auropunctata* en Nouvelle-Calédonie

La qualification d'unicoloniale, donnée à *W. auropunctata* hors de sa zone d'origine, est fondée sur la généralisation d'observations de tolérance intraspécifique entre des fourrageuses issues de nids voisins de la même localité (Jourdan 1999, Ulloa-Chacón 1990, Clark *et al.* 1982). La détection de densités de populations très élevées, l'observation de colonies polygynes occupant des sites très proches dans l'espace, sont autant d'éléments allant dans le sens du caractère unicolonial de *W. auropunctata*. Néanmoins, aucune étude expérimentale précise n'a été réalisée à grande échelle pour démontrer la réalité de ces affirmations et définir les limites spatiales d'une telle population dans les zones d'introduction.

1. Mise en évidence de l'unicolonialité de *W. auropunctata*

L'absence d'agressivité entre des ouvrières provenant de nids distants est un marqueur significatif de l'appartenance de ces ouvrières à une même population unicoloniale (Tsutsui *et al.* 2003, Giraud *et al.* 2002). En Nouvelle-Calédonie, la répartition de l'envahisseur sur la quasi-totalité du territoire offre un cadre de travail idéal pour caractériser l'unicolonialité de *W. auropunctata* sur une grande échelle spatiale. Nous avons réalisé des tests d'agressivité entre des ouvrières de *W. auropunctata* provenant de cinq sites répartis sur l'ensemble de la grande terre et d'un site sur l'île des pins (Figure 5). Le protocole utilisé est décrit dans l'article 1.

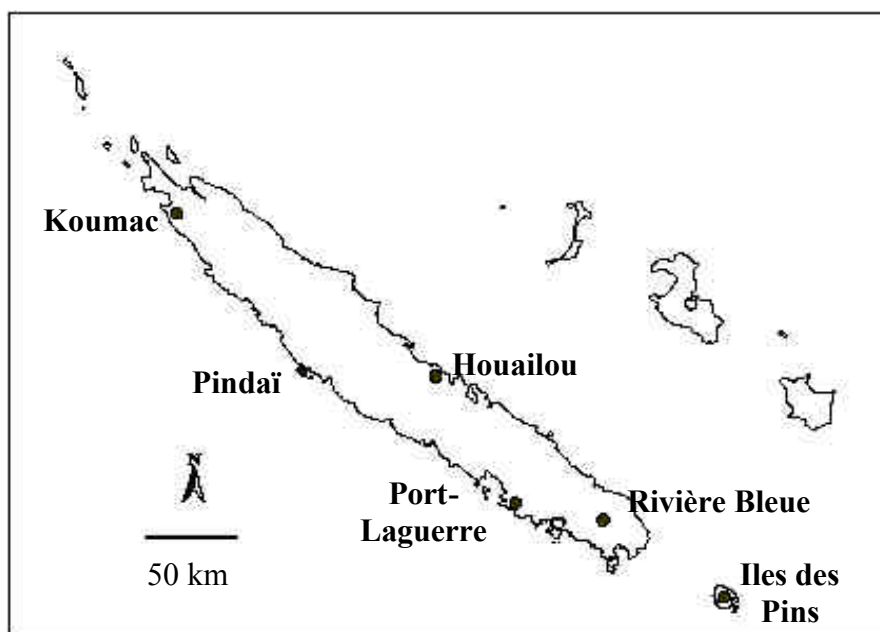


Figure 5. Cartes des différents sites de récolte des colonies de *W. auropunctata* sur le territoire de Nouvelle-Calédonie

En Nouvelle-Calédonie, les ouvrières de *W. auropunctata* mises en contact ne montrent pas de signes significatifs d'agressivité intra spécifique, quelle que soit la distance séparant les nids dont elles sont issues (Article 1). Le comportement le plus agressif est la saisie entre les mandibules, mais aucune piqure n'a été observée. Cette situation contraste avec celles observées au Brésil ou en Guyane (zones d'origine), où les ouvrières de *W. auropunctata* peuvent montrer une agressivité intra spécifique importante au delà d'une certaine distance d'éloignement entre les nids. Nous reviendrons plus en détail sur la situation dans la zone d'origine au chapitre suivant.

Nous avons donc réuni en Nouvelle-Calédonie des éléments qui indiquent que *W. auropunctata* se comporte comme une seule supercolonie à une très grande échelle spatiale, i.e. toute l'île principale (longue d'environ 450 Km) et les îles proches. Des super colonies semblables, s'étendant sur de très vastes espaces, ont été décrites pour une autre fourmi envahissante, la fourmi d'Argentine *L. humile* dans le sud de l'Europe (Giraud *et al.* 2002) et dans le sud de la Californie (Tsutsui *et al.* 2003).

Bien que l'on parle d'une super colonie à l'échelle de l'île, toutes les colonies ne sont pas reliées et certaines sont séparées depuis plusieurs dizaines d'années (sur les îles par exemple), mais l'absence d'agressivité se maintient. Les populations peuvent donc être fragmentées mais garder une cohésion.

L'unicolonialité va donc faire disparaître la compétition intra spécifique entre les

colonies proches. Or, cette compétition est un des facteurs régulateurs le plus important des espèces dans les communautés de fourmis (Ryti et Case 1988). L'unicolonialité permet alors, à l'échelle locale, de développer des populations de très fortes densités puis de briser l'équilibre des communautés par l'avantage numérique donné à l'espèce sur le reste de la guildes des fourmis, selon le modèle proposé pour *L. humile* par Human et Gordon (1999). La perte d'agressivité intra spécifique dans les zones d'introductions est un facteur primordial du succès invasif des fourmis envahissantes et destructrices (Tsutsui et Suarez 2003, Holway *et al.* 2002, Giraud *et al.* 2002, Holway *et al.* 1998).

2. Causes proximales de l'unicolonialité de *W. auropunctata*

Une question est inhérente à toutes les études portant sur les fourmis invasives unicoloniales : comment expliquer l'absence d'agressivité entre congénères de nids différents dans les super colonies ? Des travaux ont apporté des éléments significatifs sur les causes proximales de l'unicolonialité, qui sont liées aux modalités de la reconnaissance des ouvrières.

D'une manière générale, les fourmis se reconnaissent entre elles par l'odeur qu'elle portent sur leur cuticule (Vander Meer et Morel 1998). Cette odeur est due à la présence d'hydrocarbures cuticulaires, qui varient qualitativement et quantitativement selon les espèces et les colonies considérées (Astruc *et al.* 2001, Lahav *et al.* 1999, Lenoir *et al.* 1999). Chez les espèces unicoloniales, toutes les ouvrières d'une même super colonie présentent un profil d'hydrocarbures peu différent à la surface de leur cuticule (Liang *et al.* 2001). Cela a été démontré pour *W. auropunctata* en Nouvelle-Calédonie (Errard *et al.* 2002). En d'autres termes, toutes les ouvrières de *W. auropunctata* présentes en Nouvelle-Calédonie ont une odeur très proche, permettant d'expliquer la non agressivité observée lorsqu'elles sont mises en contact.

L'odeur cuticulaire est en grande partie basée génétiquement, même si l'influence du milieu n'est pas nulle (Liang et Silverman 2000). Chez la fourmi d'Argentine, il a été démontré l'existence d'une relation entre la similarité génétique des colonies et le degré d'agressivité intraspécifique (Tsutsui *et al.* 2003, Giraud *et al.* 2002). Les recherches actuelles dans ce domaine tentent de mettre en évidence les raisons de cette homogénéité génétique. Deux théories veulent expliquer ce phénomène et s'appuient sur des expériences réalisées sur la Fourmi d'Argentine. Selon la première, l'introduction d'une petite population initiale engendre un « bottle-neck », ou goulot d'étranglement génétique (Tsutsui *et al.* 2003). La

faible diversité génétique déterminant les odeurs cuticulaires de cette population de départ ne va pas augmenter au cours de l'expansion sur ces nouveaux territoires. La seconde théorie met en jeu une purification génétique, la « cleansing selection » (Giraud *et al.* 2002) : les fourmis qui possèdent une forme allélique entraînant une faible reconnaissance intra spécifique, donc une faible agressivité intraspécifique, vont être avantagées après leur introduction.

A l'heure actuelle aucune de ces deux théories n'a réellement pris le dessus, d'autant plus qu'elles ne sont pas exclusives. L'extension de ce type de recherches à d'autres fourmis invasives devrait apporter des éléments de discussion importants. La reconnaissance de l'unicolonialité de *W. auropunctata* en Nouvelle-Calédonie est fondée sur des résultats comportementaux et sur des résultats d'analyses des composés cuticulaires (Article 1, Errard *et al.* 2002). La structure génétique de *W. auropunctata* fera prochainement l'objet d'études approfondies de biologie moléculaire en Nouvelle-Calédonie.

3. Conséquences de l'unicolonialité sur les populations de *W. auropunctata*

A une échelle locale, les nids sont organisés en un réseau d'agrégats. Trois types d'agrégats peuvent être distingués (Ulloa Chacón 1990, Clark *et al.* 1982). Le plus basique ne compte que des ouvrières ; dans le second type, seuls sont présents ouvrières et couvain ; les agrégats les plus complets rassemblent des sexués, des ouvrières et du couvain. La notion de réseau est importante, car elle implique que des mouvements d'ouvrières se font constamment, d'une part entre les nids, d'autre part entre les nids et les sources de nourriture par le suivi de pistes chimiques.

Ainsi, un grand nombre d'ouvrières fourragent et sont réparties sur tout l'espace, ce qui permet la découverte rapide de sources de nourritures malgré la faible vitesse de déplacement des ouvrières. De plus, cette occupation quasi-complète de l'espace prévient le recrutement (i.e. la réinstallation) de fourmis natives dans les zones de fondation.

Au final, la densité de colonies de *W. auropunctata* dans un milieu donné va dépendre des conditions du milieu considéré. C'est ce que rapporte une étude comparative menée dans deux milieux aux conditions écologiques contrastées, une forêt sclérophylle (Presqu'île de Pindai) et une forêt humide de Nouvelle-Calédonie (Parc de la Rivière bleue). En forêt sclérophylle, la densité moyenne d'agrégats/m² est de 19,6 alors qu'elle est de 8,2 en forêt humide (Andres 2001). La densité moyenne de reines, larves et nymphes est significativement plus faible en forêt humide qu'en forêt sclérophylle (Tableau 5).

Tableau 5. Nombre moyen par m² (Ecart-type) pour chaque classe de la population de *W. auropunctata* dans la litière de deux milieux néo-calédoniens, (N = 40 m² pour chaque milieu). (D'après Andres 2001)

	Forêt sclérophylle	Forêt dense humide	P
Reines	90 (12,94)	35,70 (3,92)	*
désailées	89,7 (12,9)	28,5 (3,5)	-
ailées	0,37 (0,1)	7,2 (1,0)	-
Males	0,075	0	-
Ouvrières	2045,4 (183,7)	1745,5 (142,3)	NS
Œufs	1231,4 (228,8)	905,4 (114,0)	NS
Larves	147,3 (47,1)	16,3 (3,7)	*
Nymphes	415,2 (241,7)	70,5 (15,8)	*

Résultats du test de Mann-Whitney : NS = P > 0,05; *= P < 0,001.

Les conditions microclimatiques (température, humidité), la disponibilité de sites de nidifications (épaisseur de la litière, bois morts..) et les ressources en nourriture sont autant de facteurs pouvant influencer les densités d'agrégats observées. Cette étude a été menée dans le compartiment de la litière, mais le réseau de nids de *W. auropunctata* peut s'établir également dans le sens vertical. Des mesures effectuées dans des zones envahies de la forêt dense humide ont montré que 100% des palmiers (*Basselinia pancheri*) et d'une Araliaceae (*Meryta coriacea*) sont occupés par des nids de *W. auropunctata* (Article 3). En forêt sclérophylle, la végétation offre très peu de sites de nidifications favorables à *W. auropunctata* comparativement à la forêt humide. Cette différence dans la disponibilité en micro habitats au niveau de la végétation pourrait en outre expliquer la différence de densités de nids, de reines et de couvain entre ces deux milieux au niveau du sol. Etant donné que le nombre moyen d'œufs n'est pas significativement différent entre les deux zones, la différence observée pour le nombre de larves et de nymphes peut être expliqué par leur déplacement par les ouvrières dans des zones plus favorables, ou plus près des sources de nourriture.

Le Tableau 5 indique les densités moyennes (nombres moyens d'individus par m²) de reines, de couvain et d'ouvrières récoltées dans les deux milieux. Sachant qu'une seule reine peut pondre jusqu'à 70 œufs par jour (Ulloa-Chacón 1990), on comprend pourquoi les densités de populations de l'envahisseur sont si élevées quand les conditions sont favorables (nourriture et sites de nidification non limitants).

L'unicolonialité permet donc à *W. auropunctata* de construire des populations très denses et par conséquent d'avoir un avantage numérique primordial lors des interactions qui

les opposent aux autres espèces.

III. Interactions entre *W. auropunctata* et la myrmécofaune

L'unicolonialité, en supprimant la compétition intraspécifique, permet à *W. auropunctata* de développer des densités de populations très élevées. Pour soutenir de telles densités, elle doit acquérir des ressources alimentaires ou spatiales et les défendre contre les espèces de fourmis présentes dans le milieu. *W. auropunctata* semble capable d'occuper et de dominer la plupart des écosystèmes de l'île, avec cependant une prédominance pour les milieux dégradés.

Nous n'avons pu faire l'étude exhaustive des interactions entre l'envahisseur et toutes les autres espèces de fourmis présentes dans tous les milieux de Nouvelle-Calédonie. Notre étude s'est limitée aux interactions entre *W. auropunctata* et les espèces dominantes dans certains milieux. Comme dans les autres zones d'introduction, les populations de *W. auropunctata* vont interagir à deux niveaux avec les autres fourmis. Le premier niveau s'observe pendant la phase d'expansion qui suit l'introduction dans une nouvelle zone : les interactions se produisent au niveau du « front d'invasion » et elles vont conduire à l'exclusion quasi-complète des espèces de fourmis déjà présentes. Dans un second temps, les populations installées de *W. auropunctata* vont occuper quasiment tout l'espace : seules quelques espèces vont pouvoir se maintenir, à de très faibles densités.

Nous allons en premier lieu présenter les interactions qui opposent *W. auropunctata* et les autres espèces de fourmis introduites en Nouvelle-Calédonie. Ces espèces prédominent dans les zones agricoles, les zones perturbées et les habitations (Jourdan 1999). Dans une seconde partie, nous étudierons les interactions entre *W. auropunctata* et les espèces natives. La faune native la plus riche se retrouve principalement dans les forêts humides (Jourdan 1999).

A. *Interactions avec les autres espèces introduites*

L'étude des interactions entre *W. auropunctata* et les autres fourmis introduites a été conduite dans des milieux précédemment étudiés par le Laboratoire de Zoologie Appliquée de l'IRD Nouméa. Il s'agit de parcelles de forêt sclérophylle de la région de Pouembout (Figure 5) et de plantations de café traditionnelles réparties sur l'ensemble de la grande terre (Figure 7). Une étude a également été réalisée en partie dans le parc qui entoure les laboratoires de l'IRD à Nouméa.

1. En forêt sclérophylle

Bien que ce milieu soit un des plus typique de Nouvelle-Calédonie au plan de la flore (Bouchet *et al.* 1995, Jaffré *et al.* 1993), les communautés de fourmis présentes sont majoritairement composées d'espèces introduites (Chazeau *et al.* 2001, Jourdan 1999). Plusieurs raisons peuvent l'expliquer. Les fortes pressions anthropiques (proximité de stations d'élevage, fractionnement en reliques forestières de faible superficie) augmentent les chances d'introduction et d'installation d'espèce exotiques. La myrmécofaune native néo-calédonienne est caractérisée par la faible proportion de taxa adaptés aux milieux secs et ouverts, par rapport au reste de la région australasienne (Jourdan 1999). En conséquence ces milieux offrent alors une « opportunité de niche » pour la plupart des espèces de fourmis introduites (Shea et Chesson 2002).

On pourrait penser que ces fourmis introduites forment une communauté « équilibrée », dans le sens où toutes possèdent des caractéristiques leur permettant d'être très compétitives. Mais ce n'est pas le cas : *W. auropunctata* domine largement le milieu quand elle est présente (Jourdan 1999).

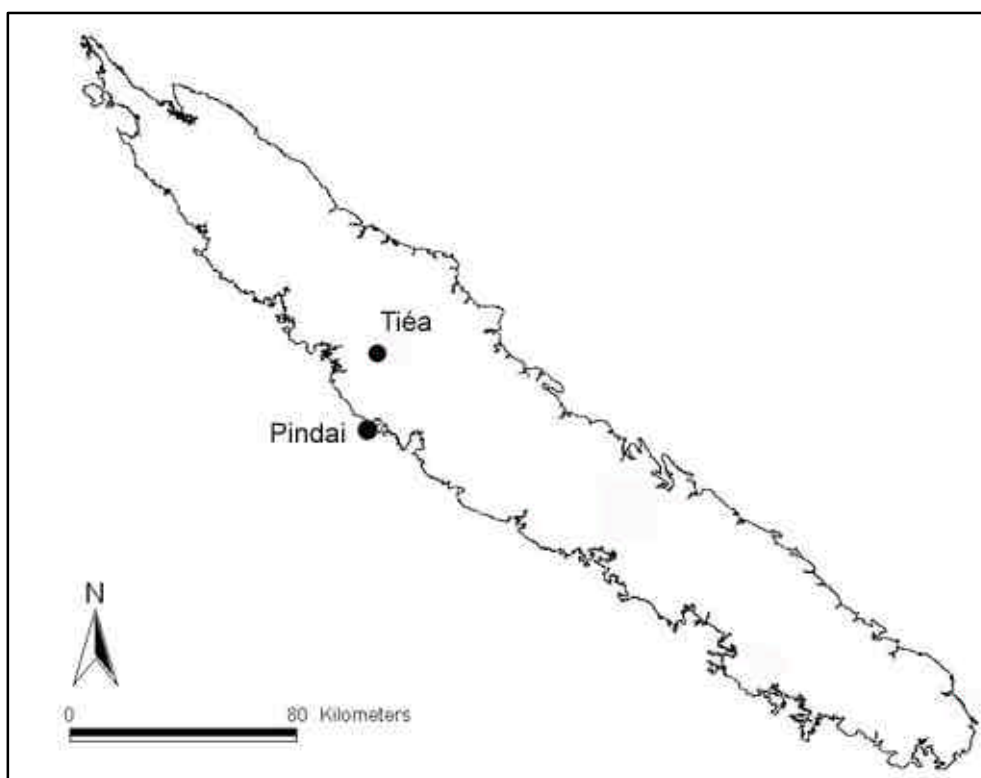


Figure 5. Localisation des deux parcelles de forêt sclérophylle envahies par *W. auropunctata*.

a) *Impact de W. auropunctata sur la myrmécofaune des forêts sclérophylles*

Dans la relique forestière de Pindaï, Jourdan (1999) a montré que *W. auropunctata* a une incidence significative sur la myrmécofaune au niveau du sol et au niveau de la strate arboricole. Dans les zones non envahies, la myrmécofaune au niveau du sol se répartit en 21 espèces et 14 genres, alors que dans les zones envahies, seulement 6 espèces appartenant à 6 genres (dont *W. auropunctata*) ont été récoltées. Au niveau de la strate arboricole, 18 espèces et 11 genres ont été récoltés dans la parcelle non envahie. Dans les parcelles envahies, seules 7 espèces appartenant à 7 genres (dont *W. auropunctata*) ont été récoltées.

Delsinne (2000) a étudié une autre relique sclérophylle, la forêt de Tiéa, située à 30 Km de Pindaï. A l'aide d'appâts (conserves de thon) disposés au sol, il a étudié la capacité des différentes espèces de fourmis à exploiter les ressources. Malgré une vitesse de déplacement faible, les ouvrières de *W. auropunctata* occupent un plus grand nombre d'appâts, qu'elles vont dominer en excluant les ouvrières des autres espèces (Figure 6). Les ouvrières de *W. auropunctata* vont aussi briser l'équilibre, ou « trade-off » remarqué par Fellers (1987), entre localisation et dominance des ressources. Ce phénomène a également été observé pour d'autres espèces invasives comme *Pheidole megacephala* (Hoffman *et al.* 1999) ou *Linepithema humile* (Davidson 1998, Human et Gordon 1996). Les travaux de Delsinne (2000) ont également permis de mettre en évidence quelques espèces qui tirent leur épingle du jeu face à *W. auropunctata* : *Brachymyrmex obscurior*, *Cardiocondyla emeryi*, *Plagiolepis alluaudi*, *Paratrechina longicornis* et *Tapinoma melanocephalum*. Pour toutes ces espèces sauf *C. emeryi*, nous avons effectué des expériences destinées à décrire les comportements durant des interactions avec des ouvrières de *W. auropunctata* sur des sources de nourriture. *Cardiocondyla emeryi*, est une espèce insinuatrice et ses ouvrières, de petite taille, ne sont jamais présentes en grand nombre sur les appâts : elles se faufilent entre les ouvrières des compétitrices qu'elles repoussent à l'aide d'une substance répulsive émise à l'extrémité de l'aiguillon.

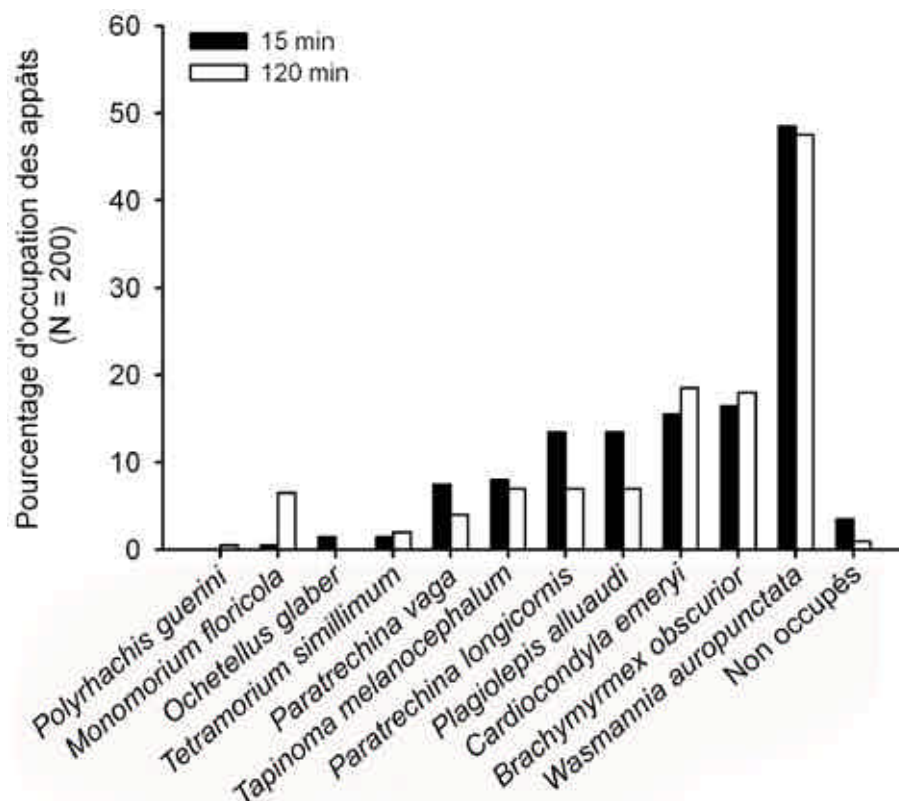


Figure 6. Pourcentage d'occupation des appâts de thon par différentes espèces de fourmis au niveau du sol de la relique de forêt sclérophylle de Tièa (d'après Delsinne 2000).

b) Présentation des espèces testées

B. obscurior, *P. longicornis*, *P. alluaudi* et *T. melanocephalum* sont des espèces vagabondes introduites en Nouvelle-Calédonie et largement répandues dans la ceinture tropicale du globe (Jourdan 1999, Passera 1994). Peu de références bibliographiques sont disponibles, car elles ne posent généralement que peu de problèmes, comparativement à d'autres pestes comme *W. auropunctata*. Seule *Paratrechina longicornis* peut constituer une véritable nuisance dans certaines conditions (Dejean *et al.* 2000A ou B, Wetterer *et al.* 1999) ; cette espèce peut même s'installer sous des latitudes plus tempérées (Freitag *et al.* 2000). La « fourmi fantôme » *T. melanocephalum* peut être considérée comme une peste domestique, car ses ouvrières fourragent dans tous les recoins des habitations en particulier sur les nourritures sucrées (obs. pers., Bustos et Cherix 1998). Des populations de cette espèce ont également été recensées sous des latitudes tempérées où elles s'établissent dans des lieux chauds et humides (Von Aesch et Cherix 2001, Bustos et Cherix 1998). *B. obscurior* et *P. alluaudi* sont

très communes en Nouvelle-Calédonie mais ne posent aucun problème (Chazeau com. pers.) bien qu'elles exploitent activement le miellat produit par les hémiptères.

Parmi les 5 espèces confrontées, *W. auropunctata* possède les ouvrières les plus petites et *P. longicornis* les plus grandes (Figure 7). Il est intéressant de noter que la taille des ouvrières de *B. obscurior* se répartit sur une gamme assez large, alors que l'espèce est décrite comme monomorphe.

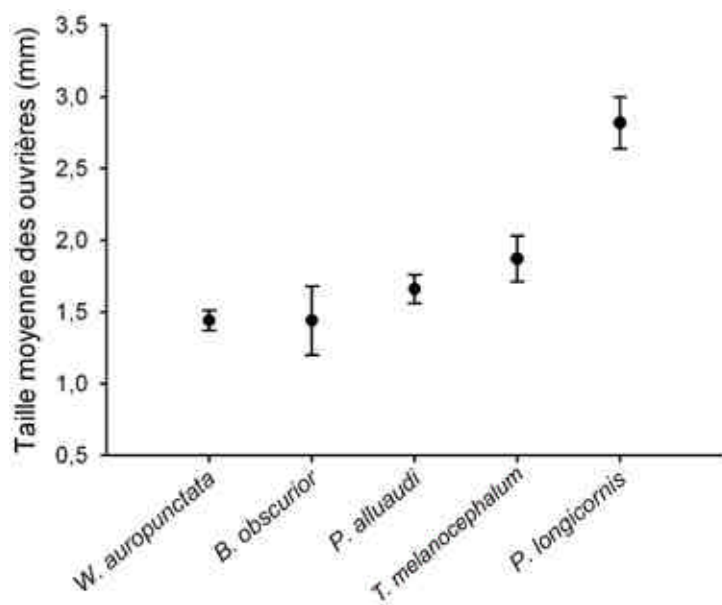


Figure 7. Taille des ouvrières des différentes espèces testées étudiées lors des interactions avec *W. auropunctata* (Moyenne pour 30 ouvrières).

Les ouvrières de *W. auropunctata* sont recrutées plus vite et en plus grand nombre sur les appâts que les ouvrières des autres espèces (Figure 7) : après 45 minutes il y a plus de 200 ouvrières de *W. auropunctata* sur les appâts alors que le nombre des ouvrières de *B. obscurior*, *P. alluaudi*, *T. melanocephalum* est d'environ 100 et celui de *P. longicornis* moins de 50. Ces résultats indiquent que toutes ces espèces sont capables d'effectuer un recrutement de masse sur des ressources. Le recrutement de masse a été étudié en détail chez *T. melanocephalum* (Von Aesch et Cherix 2001).

Les éléments de biologie exposés proviennent d'observations personnelles en Nouvelle-Calédonie. Les ouvrières des quatre espèces testées se déplacent plus rapidement que celles de *W. auropunctata*. Leur régime alimentaire est de type généraliste (miellat produit par les hémiptères, nectars végétaux, petits insectes vivants ou morts). Les sites de nidifications utilisés sont variables : cavités naturelles, installation dans des branches mortes au sol ou dans la végétation. Les colonies de *P. obscurior* peuvent creuser de véritables nids

souterrains composés de plusieurs chambres. Ces espèces semblent cependant moins généralistes que *W. auropunctata* dans le choix de sites de nidification.

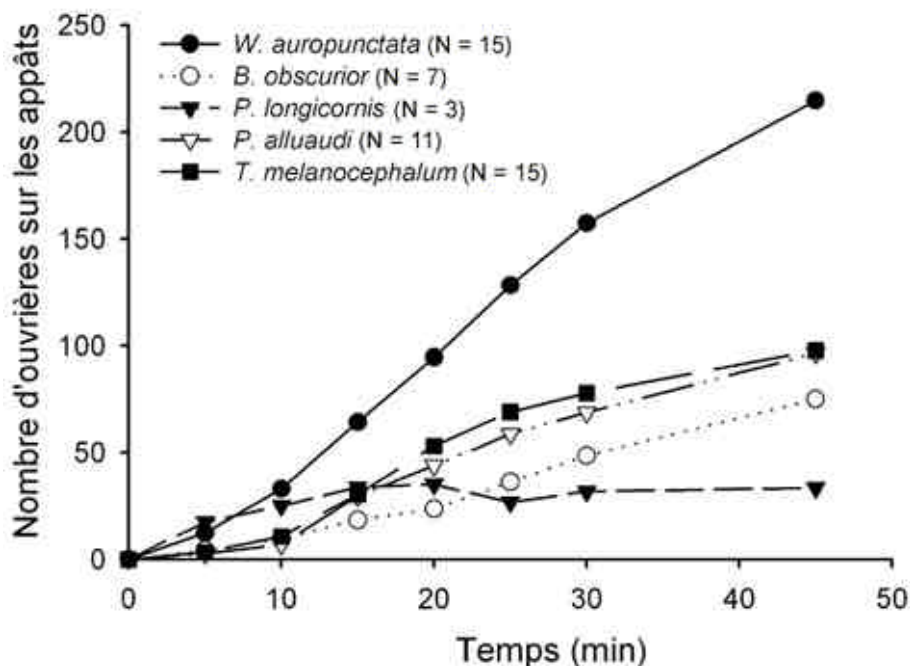


Figure 7. Dynamique de recrutement des *W. auropunctata* et des quatre espèces compétitrices sur des appâts disposés au sol en forêt sclérophylle.

c) Défense d'une ressource de nourriture contre *W. auropunctata*

Afin d'évaluer le capacité de ces espèces à défendre une source de nourriture face à *W. auropunctata*, nous avons effectué des expériences « d'introduction à court terme » de colonies de *W. auropunctata* élevées en laboratoire. Cette méthode a été utilisée par Human et Gordon (1996) ainsi que par Holway (1999) pour caractériser les interactions entre la fourmi d'Argentine et les autres espèces fourmis. Le protocole est décrit en détail dans l'article 4, et de manière imagée dans l'annexe n°1.

Cette méthode permet d'obtenir des réponses au niveau collectif, mesurées par le nombre d'ouvrières présentes sur les appâts avant et après l'introduction des ouvrières de *W. auropunctata*. Des informations comportementales sont également relevées au niveau individuel lors des interactions un - contre - un (une ouvrière de *W. auropunctata* contre une ouvrière de l'espèce testée). Nous avons distingué l'initiateur des interactions, les

mécanismes utilisés par les 2 protagonistes et l'issue de la confrontation (qui remporte l'interaction). La terminologie des mécanismes utilisés est définie dans l'annexe 2.

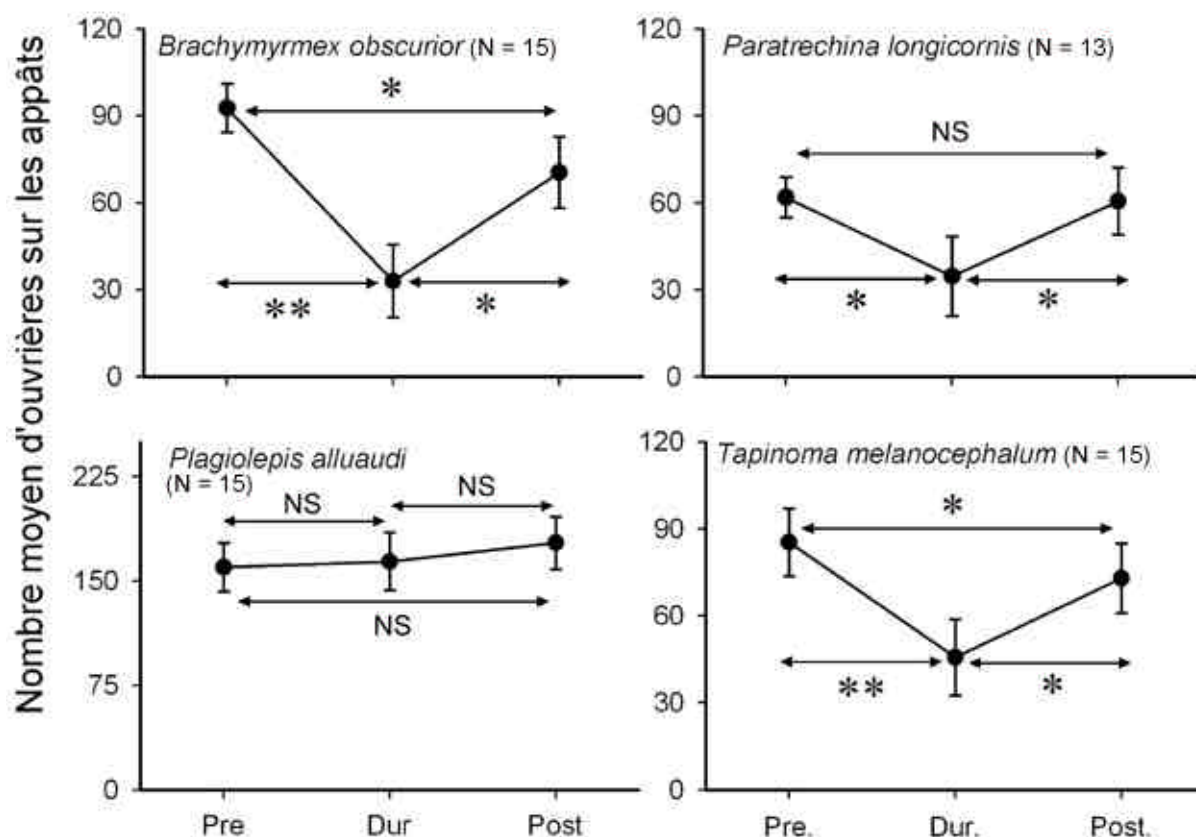


Figure 7. Nombre d'ouvrières sur les appâts (moyenne $\pm$ SE) avant l'introduction des ouvrières de *Wasmannia auropunctata* (Pre), 20 min après l'introduction et 30 minutes après leur retrait (test-t pour données appariées suivi par une correction de Bonferroni ; NS : $P > 0,05$; * : $P < 0,05$; ** : $P < 0,05$). Notez le changement d'échelle pour *P. alluaudi*

Au niveau collectif, les quatre espèces testées ne réagissent pas de la même manière à l'introduction des ouvrières de *W. auropunctata*. Le nombre d'ouvrières diminue significativement après l'introduction des *W. auropunctata* sur les appâts, sauf celles de *P. alluaudi* (Figure 7). Les ouvrières de *B. obscurior* ont abandonné les appâts en plus grand nombre (-64,4%), suivies de celles de *T. melanocephalum* (-46,4%) et de *P. longicornis* (-43,9%). Après le retrait des ouvrières de *W. auropunctata*, le nombre d'ouvrières de *P. alluaudi* est resté stable ; il est revenu au niveau initial pour *P. longicornis* alors qu'il est resté significativement plus faible pour *B. obscurior* et *T. melanocephalum* (Figure 7).

Au niveau individuel, les résultats diffèrent aussi selon les espèces (Tableau 6). Les ouvrières de *W. auropunctata* initient significativement moins d'interactions que celles de *P. alluaudi*. Pour les autres espèces, il n'y a pas de différences avec *W. auropunctata*. En ce qui concerne les issues de ces interactions, les ouvrières de *W. auropunctata* gagnent plus

d'interactions que celles de *P. longicornis*, autant que celles de *T. melanocephalum* et moins que celles de *B. obscurior* ou *P. alluaudi*.

Tableau 6. Tendance de *Wasmannia auropunctata* et des espèces compétitrices à initier ou gagner les interactions (test du χ^2 : NS = $P > 0,05$; * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$).

Espèces	No de rencontres	Initiation (%)			Issue (%)		
		Wasm	Autres	P	Wasm	Autres	P
<i>B. obscurior</i>	75	48,0	52,0	NS	37,3	62,7	*
<i>P. longicornis</i>	64	57,8	42,2	NS	73,4	26,6	**
<i>P. alluaudi</i>	75	17,3	82,7	**	14,7	85,3	**
<i>T. melanocephalum</i>	75	45,3	54,7	NS	49,3	50,7	NS
Total encounters	362	45,3	54,7		53,0	47,0	

Les mécanismes utilisés par les ouvrières dépendent de la sous-famille à laquelle appartient l'espèce. Lors des relevés, nous n'avons pris en compte que les interactions qui ont conduits à une agression avérée (les simples contacts entre ouvrières, qui conduisent à la fuite d'une ou des deux ouvrières, n'ont pas été pris en compte). Trois types de comportements ont été relevés pour les ouvrières de *W. auropunctata* : aucune action, morsure, piqûre (Figure 7). Pour les autres espèces, quatre comportements ont été notés : aucune action, morsure, jet d'acide formique (pour *B. obscurior*, *P. longicornis* et *P. alluaudi* qui sont des Formicinae), dépôt de venin pour *T. melanocephalum* (qui est une Dolichoderinae). L'annexe 2 donne une description plus précise de ces comportements.

Les ouvrières de *W. auropunctata* infligent des piqûres, par ordre croissant, aux ouvrières de *P. alluaudi*, *B. obscurior*, *T. melanocephalum* et *P. longicornis*. Pour pouvoir piquer, les ouvrières de *W. auropunctata* doivent saisir entre leurs mandibules une partie du corps de l'adversaire. Puis elles replient leur abdomen sous leur corps et cherchent une zone où elles pourront enfoncer leur aiguillon et injecter leur puissant venin. Les zones sensibles sont les membranes inter segmentaires des pattes, des antennes et de l'abdomen, et l'espace entre les mandibules. Les ouvrières de *W. auropunctata* peuvent attaquer les autres pendant qu'elles se nourrissent : dans ce cas, elles commencent par saisir une patte de l'adversaire entre leurs mandibules puis tentent de les piquer. Les attaques peuvent aussi survenir à l'occasion de rencontres lors des déplacements sur le disque en plastique qui porte l'appât. Les ouvrières qui sont piquées meurent après quelques dizaines de secondes.

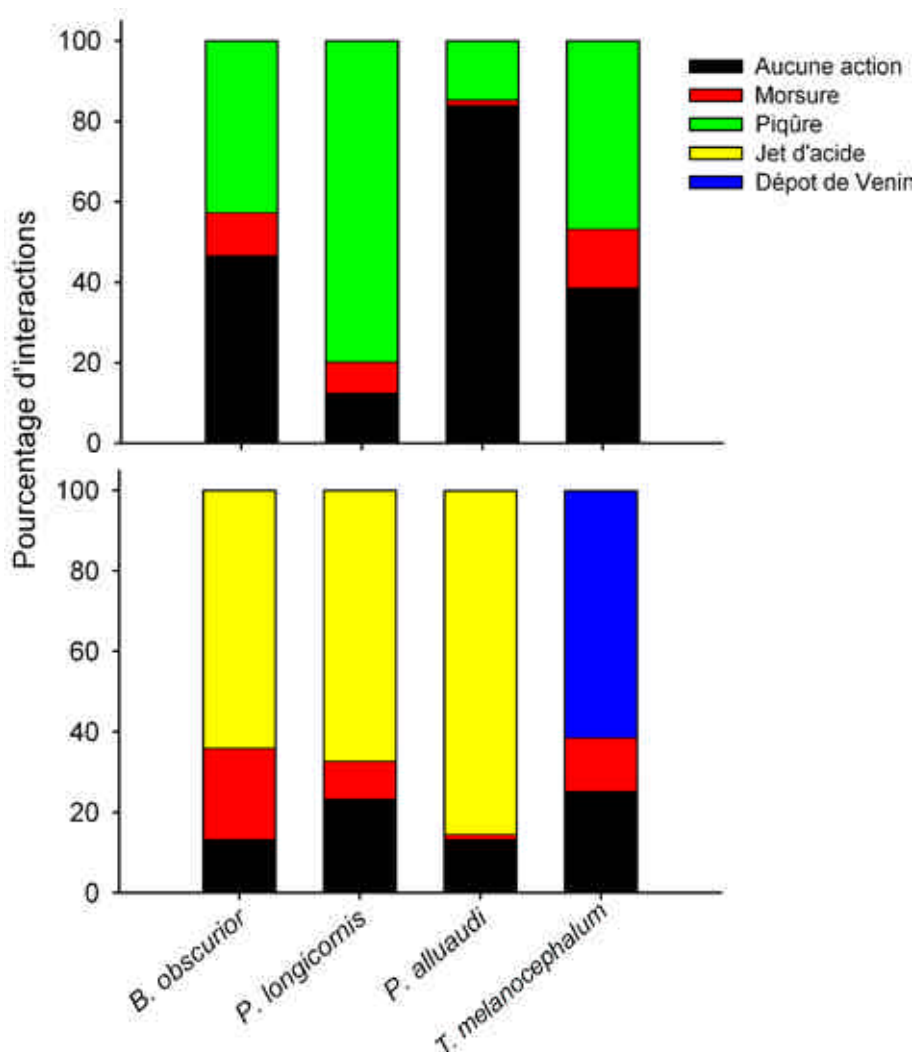


Figure 7. Mécanismes utilisés par les ouvrières de *W. auropunctata* (A) et celles des autres fourmis (B) durant les interactions un-contre-un sur des appâts disposés au sol. Les effectifs sont les mêmes que ceux du tableau 6.

Au niveau collectif, ce sont les ouvrières de *B. obscurior* qui abandonnent les appâts en plus grand nombre après l'introduction de *W. auropunctata* (Figure 7). Ce résultat contraste avec les observations réalisées au niveau individuel, où les ouvrières de *B. obscurior* gagnent significativement plus d'interactions que celles de *W. auropunctata*. Ainsi, face à *W. auropunctata* les ouvrières de *B. obscurior*, réagissent comme des « opportunistes » au sens de Wilson (1971). On peut aussi les assimiler à des territoriales de type I au sens de Savolainen et Vepsäläinen (1989) ; en effet, le fait qu'elles soient plus souvent gagnantes des interactions et qu'elles se maintiennent dans des zones fortement envahies par *W. auropunctata* laissent penser qu'elles défendent activement leurs nids, mais qu'elles abandonnent rapidement une source de nourriture au profit des espèces de rang supérieur. En

milieu naturel, il n'est pas rare d'observer des ouvrières de *B. obscurior* qui fourragent au milieu de colonies d'hémiptères largement exploitées par *W. auropunctata*. Leur vitesse rapide de déplacement leur permet de zigzaguer entre les ouvrières de *W. auropunctata* pour éviter une attaque fatale ; elles peuvent ainsi récolter le miellat nécessaire au maintien de leurs colonies. Les limites de l'unicolonialité de cette espèce ne sont pas connues. Nous avons d'ailleurs observé des vols nuptiaux et des fondations de *B. obscurior* en Nouvelle-Calédonie.

Tableau 7. Pourcentage d'interactions gagnées par les ouvrières des différentes espèces, selon qu'elles aient initié ou reçu les attaques des ouvrières de *Wasmannia auropunctata*. Les effectifs sont les mêmes que ceux du tableau 6.

Espèces de Fourmis	Initiateur	Récepteur
<i>B. obscurior</i>	97,4	25
<i>P. longicornis</i>	59,3	5,4
<i>P. alluaudi</i>	100	15,4
<i>T. melanocephalum</i>	85,4	17,6

La seconde espèce la moins résistante à l'introduction de *W. auropunctata* est *T. melanocephalum*. Ses ouvrières se déplacent très rapidement, compte tenu de leur petite taille (Von Aesch et Cherix 2001). Leur technique d'attaque est particulière. Quand ses ouvrières rencontrent celles de *W. auropunctata*, elles effectuent un retournement à 180° et pointent l'extrémité de leur abdomen vers l'adversaire. Si ces dernières avancent, elles entrent en contact avec le venin ; sinon elles ne sont pas inquiétées. Les ouvrières de *T. melanocephalum* peuvent répéter l'opération plusieurs fois. Face à des ouvrières comme celles de *W. auropunctata*, qui se déplacent très lentement, ce n'est pas la technique la mieux adaptée. L'unicolonialité a été montrée chez *T. melanocephalum* (Bustos et Cherix 1998). Néanmoins, des interactions agressives entre des ouvrières de *T. melanocephalum* ont été observées en Nouvelle-Calédonie sur des appâts en conditions naturelles (obs. pers.), ce qui laisse penser que plusieurs populations (au moins deux) de *T. melanocephalum* sont présentes sur le territoire.

Paratrechina longicornis est la troisième espèce qui résiste le moins à *W. auropunctata*. Alors que les ouvrières de *B. obscurior*, *P. alluaudi* et *T. melanocephalum* évitent le « corps à corps » direct avec celles de *W. auropunctata*, les ouvrières de *P. longicornis* les saisissent entre leurs mandibules ou les examinent avec leurs antennes après la rencontre. De ce fait, puisqu'elles initient les interactions avec *W. auropunctata* en les

mordant, elles augmentent leurs chances d'être piquées (Figure 7). C'est pourquoi elles perdent plus d'interactions que les ouvrières de *W. auropunctata*, et c'est aussi pourquoi elles perdent plus d'interactions qu'elles ont en initié (Tableau 7). Ce comportement peut être du à la différence de taille entre les protagonistes. Pour pouvoir projeter leur acide sur les ouvrières de *W. auropunctata*, les ouvrières de *P. longicornis* sont obligées de les saisir avec leurs mandibules. Le fait que nombre d'ouvrières de *P. longicornis* se débattent, quand elles se font piquer, déclenche un mouvement de panique qui va conduire à l'abandon des appâts au profit des ouvrières de *W. auropunctata* (diminution de l'effectif de 43,9 %, Figure 7). Après le retrait des ouvrières de *W. auropunctata* des appâts, les ouvrières de *P. longicornis* exploitent la source de nourriture en nombre comparable à celui observé avant l'introduction.

Plagiolepis alluaudi est l'espèce qui résiste le mieux au niveau collectif et individuel. Le nombre plus important d'ouvrières recrutées sur les appâts ne peut pas expliquer à lui seul cette meilleure résistance. Ces ouvrières font preuve d'une forte agressivité et initient plus d'interactions que celles de *W. auropunctata* ; elles gagnent 100 % des interactions qu'elles ont initié et perdent 84,6 % des interactions initiées par *W. auropunctata*. Ces dernières ne peuvent mordre ou piquer les ouvrières de *P. alluaudi* que si elles ont initié les interactions. Le fait que les ouvrières de *P. alluaudi* n'attaquent quasiment jamais les ouvrières de *W. auropunctata* en les mordant pourrait être lié de la petite taille de leurs mandibules. Durant les expériences, nous avons dû plusieurs fois interrompre l'introduction des ouvrières de *W. auropunctata* avant la fin des 20 min : en effet, les ouvrières de *P. alluaudi* ne se contentaient pas d'attaquer les ouvrières de *W. auropunctata* rencontrées autour de l'appât, mais remontaient le tube d'introduction jusqu'à l'intérieur de la boîte contenant le nid : la plupart des ouvrières de *W. auropunctata* rencontrées étaient alors tuées.

Nous avons montré la dominance nette des ouvrières de *P. alluaudi* sur celles de *W. auropunctata* lors des expériences d'introduction à court - terme. On peut alors se demander pourquoi cette espèce n'intervient pas significativement sur la régulation des populations de *W. auropunctata* en Nouvelle-Calédonie. Cela peut être lié aux caractéristiques biologiques de l'espèce, comme un taux de reproduction moins important, une unicolonialité moins marquée ou un opportunisme moins large dans le choix des sources de nourriture ou de nidification. D'autre part, les ouvrières de *P. alluaudi* ne fourragent pas la nuit comme celle *W. auropunctata* (Delsinne 2000), dont l'activité continue est caractéristique des fourmis envahissantes (Holway *et al.* 2002). Afin de pouvoir répondre à ces questions il faudrait conduire des études spécifiques plus poussées sur et affiner les connaissances sur la biologie de *P. alluaudi*.

Nos résultats montrent que plusieurs paramètres sont à prendre en compte pour expliquer la résistance des espèces face à *W. auropunctata*. Si quelques espèces peuvent ponctuellement offrir une résistance importante aux ouvrières de *W. auropunctata*, elles ne possèdent pas l'ensemble des caractéristiques nécessaires pour en faire des régulateurs efficaces. Pour les quatre espèces testées, l'issue des interactions va fortement dépendre de qui a initié l'interaction (comme l'avait montré Human et Gordon (1996) avec la Fourmi d'Argentine) ; cela est lié à leur vulnérabilité à la piqure de *W. auropunctata*.

2. En milieu agricole

Les fourmis sont une des composantes les plus importantes de la faune des agro - écosystèmes (nombreuses références in Vander Meer *et al.* 1990). Leur présence peut être bénéfique par le fait qu'elles exercent une prédation importante sur de nombreux ravageurs de cultures. Mais elles peuvent également être de véritables pestes, dégradant fortement l'état sanitaire des cultures et/ou gênant le déroulement des activités agricoles si les espèces en cause sont agressives envers l'homme.

Peu d'études ont été publiées sur la myrmécofaune des agro-écosystèmes en milieu insulaire dans le Pacifique. Seule la situation à Hawaii est relativement bien connue (Reimer *et al.* 1993, Bach 1991, Reimer et Bearsdey 1990, Reimer *et al.* 1990) et ces connaissances sont intéressantes pour notre thématique, car la totalité de la myrmécofaune présente est composée d'espèces exotiques (Reimer 1994).

En Nouvelle-Calédonie, le laboratoire de Zoologie Appliquée de l'IRD a principalement étudié la myrmécofaune des plantations de café de type familial. L'invasion de *W. auropunctata* dans ces cultures et les nuisances subséquentes ont pénalisé la production caféière ; l'attente sociale d'analyses et de solutions applicables à ce milieu est donc forte.

a) Sites d'études et méthodes d'échantillonnage

Entre mars 1998 et mars 1999, les communautés de fourmis de huit plantations de café traditionnelles ont été échantillonnées tous les deux mois (Chazeau *et al.* 2002). Toutes ces plantations étaient réparties sur la Grande Terre (Figure 7). La station du Mont Mou était entourée de forêt humide. Les zones entourant les autres plantations étaient des formations secondaires plus ou moins dégradées.

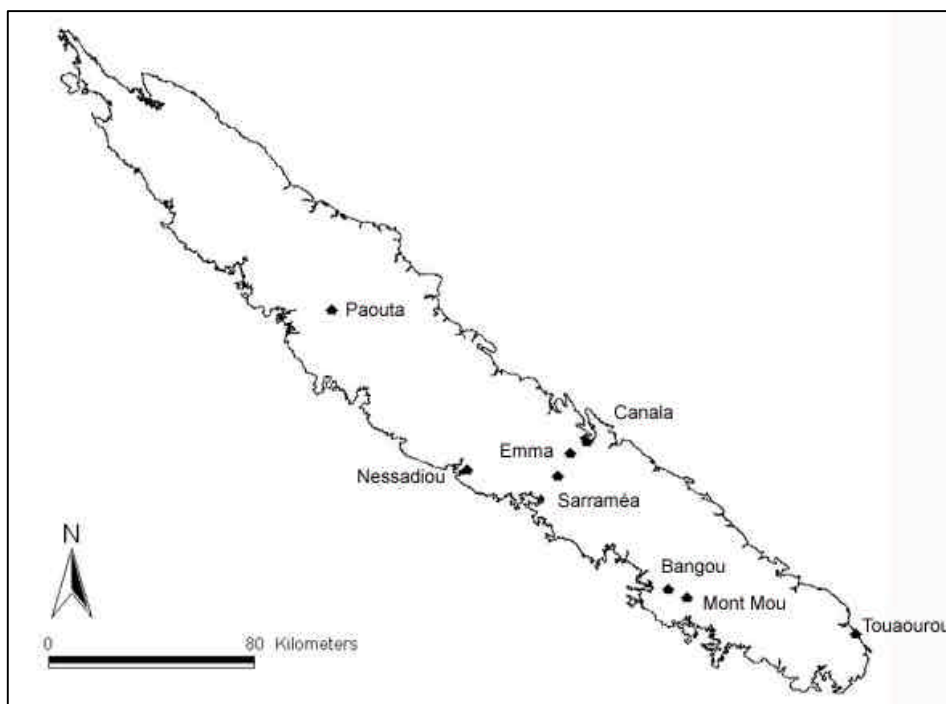


Figure 7. Répartition des différentes plantations traditionnelles de café dont la myrmécofaune a été échantillonnée par le laboratoire de Zoologie Appliquée de l'IRD entre Mars 1998 et Mars 1999.

La myrmécofaune du sol a été échantillonnée au moyen de pots de Barber (description de la méthode dans l'article 2). Cette étude étant centrée sur l'expression de *W. auropunctata* dans ces milieux, ses ouvrières ont été chaque fois dénombrées. L'identité des autres espèces a été déterminée pour chaque pot, mais leurs effectifs ont été cumulés.

b) Composition de la myrmécofaune

Au total, 19 espèces ont été récoltées dans les huit plantations, 13 d'entre elles sont des espèces natives ou endémiques, quatre sont des espèces introduites et deux sont d'origine indéterminée (Tableau 8).

Entre une et dix espèces ont été recensées par plantation au cours de cette étude (Tableau 8). La plantation située au Mont Mou était la plus riche, compte tenu de la proximité de la forêt humide avoisinante. La plantation de Touaourou arrivait en seconde position, avec huit espèces détectées. La myrmécofaune de ces deux plantations était majoritairement composée d'espèces locales, mais celle des autres stations était majoritairement composée d'espèces introduites (Tableau 8).

Tableau 8. Présence des différentes espèces de fourmis échantillonnées à l'aide de pots de Barber dans huit plantations de café en Nouvelle-Calédonie (N = 56 pots pour chaque station). Le statut indique l'origine de l'espèce: I = Introduite, N = Native et E = Endémique. Code des stations : Ca = Canala ; Em = Emma ; Mo = Mont-Mou ; Ne 1 = Nessadiou 1 ; Ne 2 = Nessadiou 2 ; Pa = Paouta ; Sa = Sarraméa et To = Touaourou. (Modifié d'après Chazeau *et al.* 2002)

Espèces	Statut	Plantations de café								No de rencontres
		Ca	Em	Mo	Ne 1	Ne 2	Pa	Sa	To	
Cerapachyinae										
<i>Cerapachys</i> sp.	E								X	1
Ponerinae										
<i>Cryptopone rotundiceps</i>	N					X				1
<i>Leptogenys sagaris</i>	E			X						1
<i>Odontomachus simillimus</i>	N				X					1
<i>Rhytidoponera numeensis</i>	E			X						1
Myrmicinae										
<i>Lordomyrma</i> sp.	E			X						1
<i>Oligomyrmex sodalis</i>	E			X					X	2
<i>Pheidole luteipes</i>	E			X						1
<i>Pheidole megacephala</i>	I	X							X	2
<i>Pheidole</i> sp. 1	E			X						1
<i>Pheidole</i> sp. 2	E			X						1
<i>Pheidole</i> sp. 3	E					X				
<i>Strumigenys godeffroyi</i>	N								X	1
<i>Tetramorium</i> sp.	?				X	X			X	3
<i>Wasmannia auropunctata</i>	I	X	X	X	X	X	X	X	X	8
Formicinae										
<i>Brachymyrmex obscurior</i>	I					X	X		X	3
<i>Camponotus gambeyi</i>	E			X						1
<i>Paratrechina longicornis</i>	I			X						1
<i>Paratrechina</i> sp.	?								X	1
Diversité par site		2	1	10	4	5	2	1	8	

Wasmannia auropunctata a été l'espèce la plus commune, ses ouvrières ont été détectées dans les huit plantations étudiées. Deux espèces (*Brachymyrmex obscurior* et *Tetramorium* sp.) ont été rencontrées dans trois plantations et deux autres (*Oligomyrmex sodalis* et *Pheidole megacephala*) dans deux plantations (Tableau 8). Toutes les autres espèces n'ont été décelées que dans une seule plantation.

Les densités de populations de *W. auropunctata* étaient très variables entre les stations (Tableau 9). Dans les plantations d'Emma et de Sarraméa, ses populations ont été les plus abondantes (Tableau 9) et aucune autre espèce n'a été décelée. Dans la station de Paouta où elle était aussi très abondante, seules des ouvrières de *B. obscurior* ont été détectées.

Plantations	<i>W. auropunctata</i>	Autres espèces
Canala	26	8 498
Emma	831 294	0
Mont Mou	823	475
Nessadiou 1	3	438
Nessadiou 2	11	1 412
Paouta	352 825	212
Sarraméa	699 067	0
Touaourou	7	3 508

Tableau 9. Sommes des individus, de *W. auropunctata* et des autres espèces, récoltés au sein de chaque plantation de café. Au total, durant toute la durée de l'étude, 56 pots de barber ont été posés par plantation. (Modifié d'après Chazeau *et al.* 2002)

Les stations de Canala et Touaourou étaient dominées par *P. megacephala* et *W. auropunctata* y était présente en très faible densité. Il est important de noter que les populations de *P. megacephala* n'atteignaient jamais des densités aussi importantes que celles de *W. auropunctata* : dans les deux plantations qui comptaient les populations les plus denses de ces deux pestes (Emma pour *W. auropunctata* et Canala pour *P. megacephala*), les ouvrières de *W. auropunctata* étaient presque 100 fois plus nombreuses que celles de *P. megacephala* à Canala (Tableau 9).

On remarque que dans les plantations du Mont Mou et de Nessadiou (1 et 2) qui ne sont dominées ni par *W. auropunctata*, ni par *P. megacephala*, le nombre d'individus récoltés des autres espèces est faible. Même en l'absence de ces deux principales pestes les autres espèces n'atteignent pas des densités de populations élevées.

Deux points principaux peuvent être dégagés de cette étude :

(1) La majorité des plantations sont occupées par des espèces introduites. Les raisons de la faible représentation des espèces natives dans les milieux agricoles de Nouvelle-Calédonie sont les mêmes que celles mentionnées pour la forêt sclérophylle. D'une part, la myrmécofaune néo-calédonienne semble peu adaptée aux milieux ouverts (Jourdan 1999) ; d'autre part, beaucoup de matériel est transporté dans les milieux agricoles, ce qui accroît les chances d'introductions d'espèces exotiques plus compétitives.

(2) Seules deux espèces, *W. auropunctata* et *P. megacephala*, semblent capables de dominer ces milieux et leur abondance va déterminer l'expression des autres espèces. Ces deux espèces exploitent activement les cochenilles présentes sur les caféiers (Figure 7). Même si les nuisances écologiques et économiques qu'elles causent sont équivalentes, les populations locales n'ont pas la même perception de ces deux pestes. D'après une étude

sociologique menée en zone rurale, *P. megacephala* bénéficie d'une perception positive et passe souvent inaperçue pour la plupart des personnes interrogées (Maïrouch 2002). *Wasmannia auropunctata* est par contre considérée comme un fléau du fait de sa piqure douloureuse. De nombreuses personnes, dont les jardins ou habitations sont infestées de *W. auropunctata*, tentent d'implanter des colonies de *P. megacephala* pour lutter contre *W. auropunctata*. Dans la majorité des cas, ces implantations n'aboutissent pas à l'éradication de *W. auropunctata*, mais quelque cas d'implantations réussies nous ont été rapportés.

c) *Wasmannia auropunctata* versus *Pheidole megacephala*

Ces deux fourmis pestes sont donc seules en mesure de dominer les plantations de café en Nouvelle-Calédonie. *Pheidole megacephala* est capable de se maintenir et de conquérir des ressources face à *W. auropunctata*. Au Brésil, Delabie *et al.* (1995) ont montré que *P. megacephala* dominait les habitations au profit d'espèces natives comme *W. auropunctata*.

Nous avons étudié l'habilité de deux populations de *P. megacephala* à défendre une source de nourriture contre les ouvrières de *W. auropunctata*. La première population de *P. megacephala* vit dans une zone totalement exempte de *W. auropunctata* (Parc de l'IRD à Nouméa) et le territoire de la seconde présente une zone frontière avec un territoire occupé par *W. auropunctata* (plantation de café de la tribu de Bangou, Figure 7), où un front stable entre les deux envahisseurs existe depuis des années (Chazeau *et al.* 2002).

Nous avons comparé les réponses des deux populations aux « expériences d'introduction à court terme ». Le protocole utilisé est toujours le même, mais nous avons également compté le nombre de majors recrutés sur les appâts toutes les 2,5 min pendant les 20 min d'introduction de *W. auropunctata*. Pour les analyses statistiques, nous avons regroupé les observations sur le nombre de majors en cinq pas de temps : T0 (début), T5 (2,5 + 5), T10 (7,5 + 10), T15 (12,5 + 15) et T20 (17,5 + 20).

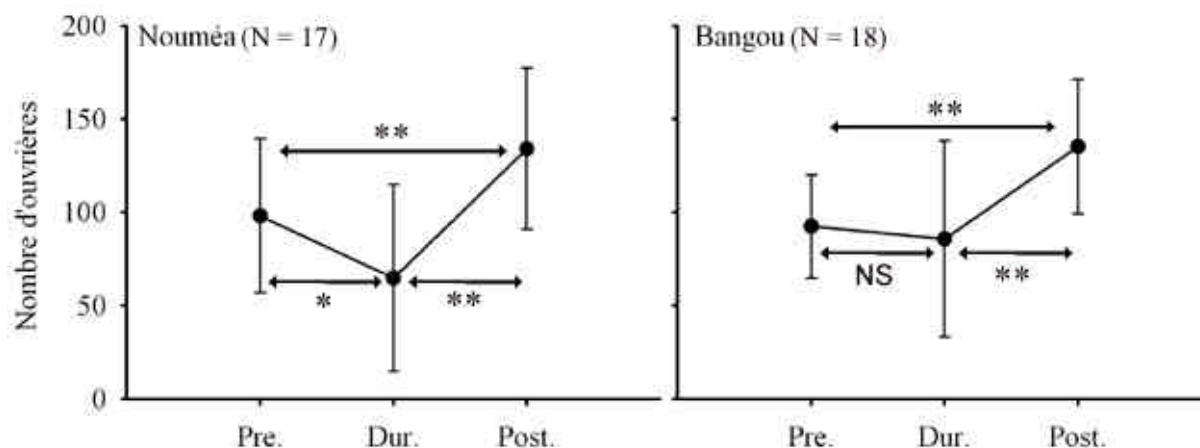


Figure 8 Nombre d'ouvrières de *Pheidole megacephala* sur des appâts (moyenne $\pm$ SE) avant l'introduction des ouvrières de *Wasmannia auropunctata* (Pre), 20 min après l'introduction et 30 minutes après leur retrait. A Nouméa, *P. megacephala* est en situation de monopole. A Bangou, *P. megacephala* co-existe avec *W. auropunctata*. (test-t pour données appariées suivi par une correction de Bonferroni ; NS : $P > 0,05$; * : $P < 0,05$; ** : $P < 0,05$).

A Nouméa le nombre d'ouvrières de *P. megacephala*, a diminué significativement après l'introduction des ouvrières de *W. auropunctata* (Figure 8). A Bangou ce nombre est resté stable : seule une faible diminution, non significative a été observée (Figure 8). Après le retrait des ouvrières de *W. auropunctata*, les ouvrières de *P. megacephala* ont été plus nombreuses qu'avant l'introduction des ouvrières de *W. auropunctata* dans les deux zones.

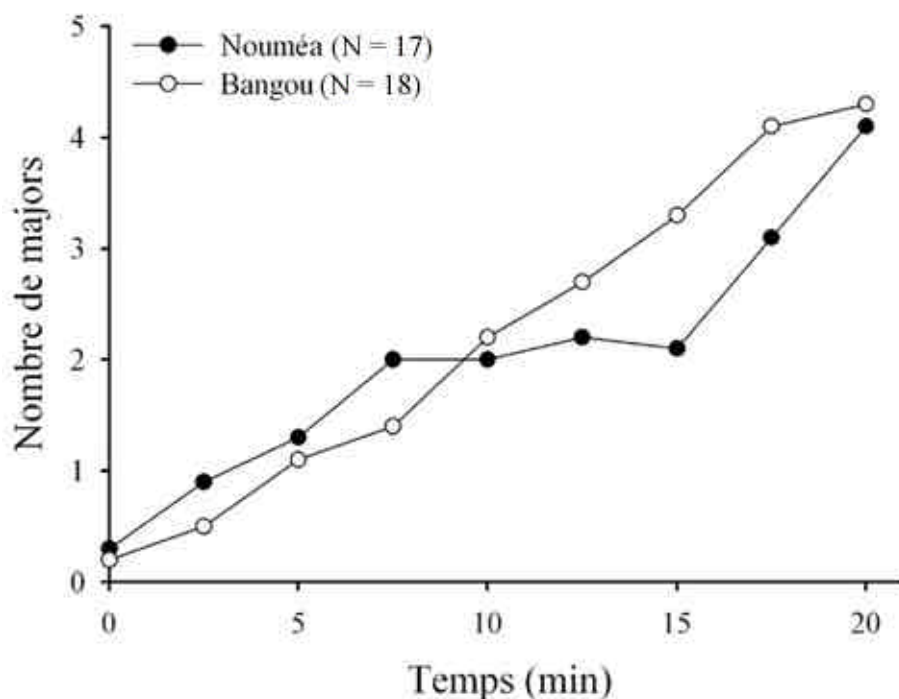


Figure 8. Nombre moyen de majors de *Pheidole megacephala* sur les appâts durant les 20 minutes suivant l'introduction des colonies de laboratoire de *Wasmannia auropunctata*. Comparaison entre Nouméa zone de monopole (? ; ANOVA : $F_{4,129} = 6,9$; $P < 0,001$) et Bangou au niveau d'un front (? ; ANOVA : $F_{4,157} = 43,6$; $P < 0,001$)

Dans les deux zones, le nombre de majors recrutés sur les appâts a augmenté significativement durant les 20 minutes d'introduction des ouvrières de *W. auropunctata* (Figure 8). Les effectifs moyens des majors sur les appâts n'étaient pas différents entre les deux zones, sauf pour T15 où il était inférieur à Nouméa (Tableau 10).

Pas de temps	U	P
T0	134	NS
T5	476	NS
T10	493	NS
T15	351	*
T20	441	NS

Tableau 10. Comparaison, entre la population de Nouméa et celle de Bangou, du nombre de majors de *P. megacephala* recrutés sur les appâts après l'introduction des ouvrières de *W. auropunctata*. Résultats du test de Mann-Whitney : NS = $P > 0,5$; * = $P < 0,05$. les effectifs sont ceux indiqués dans la figure 17.

A Nouméa, les ouvrières de *P. megacephala* ont initié moins d'interactions que celles de *W. auropunctata* (Tableau 11). A Bangou, les nombres d'interactions initiées par *P. megacephala* et *W. auropunctata* étaient équivalents (Tableau 11). Les ouvrières de Bangou ont initié plus d'interactions que celles de Nouméa ($\text{Khi}^2 = 6,58$; ddl = 1 ; $P = 0,01$). Les

majors ont initié plus d'interactions à Bangou qu'à Nouméa, mais pas de manière significative ($Khi^2 = 2,88$; ddl = 1 ; $P = 0,090$). Dans les deux zones, les ouvrières de *W. auropunctata* ont gagné significativement plus d'interactions que celles de *P. megacephala*.

Tableau 11. Tendance des ouvrières de *Wasmannia auropunctata* et de *Pheidole megacephala* à initier ou gagner les interactions. Le nombre entre parenthèses correspond aux interactions initiées ou gagnées par les majors. (test du Khi^2 : NS = $P > 0,05$; * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$).

<i>P. megacephala</i>	No de rencontres	Initiation (%)			Issue (%)		
		Wasm	P. mega	<i>P</i>	Wasm	P. mega	<i>P</i>
Nouméa	72	68,1	31,9 (6,9)	**	87,5	12,5 (6,9)	**
Bangou	88	50	50 (13,6)	NS	85,2	14,8 (13,6)	**

Dans les deux zones, les majors ont gagné 100% des interactions qu'elles ont initié (Tableau 12). Leurs puissantes mandibules leur permettent d'écraser ou même de couper en deux les ouvrières de *W. auropunctata*. A Nouméa, les minors ont gagné 22,2% des interactions qu'elles ont initiées alors qu'à Bangou cette proportion tombe à 3,1%. Néanmoins le nombre d'interactions gagnées par les minors n'est pas différent entre les deux populations différence n'est pas significative ($Khi^2 = 1,8$; ddl = 1 ; $P = 0,180$). Comme les majors, les minors attaquent en mordant les ouvrières de *W. auropunctata*, mais leurs mandibules ne sont pas assez puissantes pour les tuer. Elles perdent un pourcentage important d'interactions car la manière dont elles saisissent les ouvrières de *W. auropunctata* ne les met pas à l'abri de leur piqûres : pour éviter la piqûre, les ouvrières de *P. megacephala* doivent saisir les ouvrières de *W. auropunctata* par-dessus et au niveau du cou ; elles peuvent alors les soulever et les transporter aisément dans leur nid.

<i>P. megacephala</i>	Initiateur	Récepteur
Nouméa		
Minors	22,2	0
Majors	100	-
Bangou		
Minors	3,1	0
Majors	100	-

Tableau 12. Pourcentage d'interactions gagnées par les ouvrières de *Pheidole megacephala*, selon qu'elles aient initié ou reçu les attaques des ouvrières de *Wasmannia auropunctata*. Les effectifs sont les mêmes que pour le tableau 11.

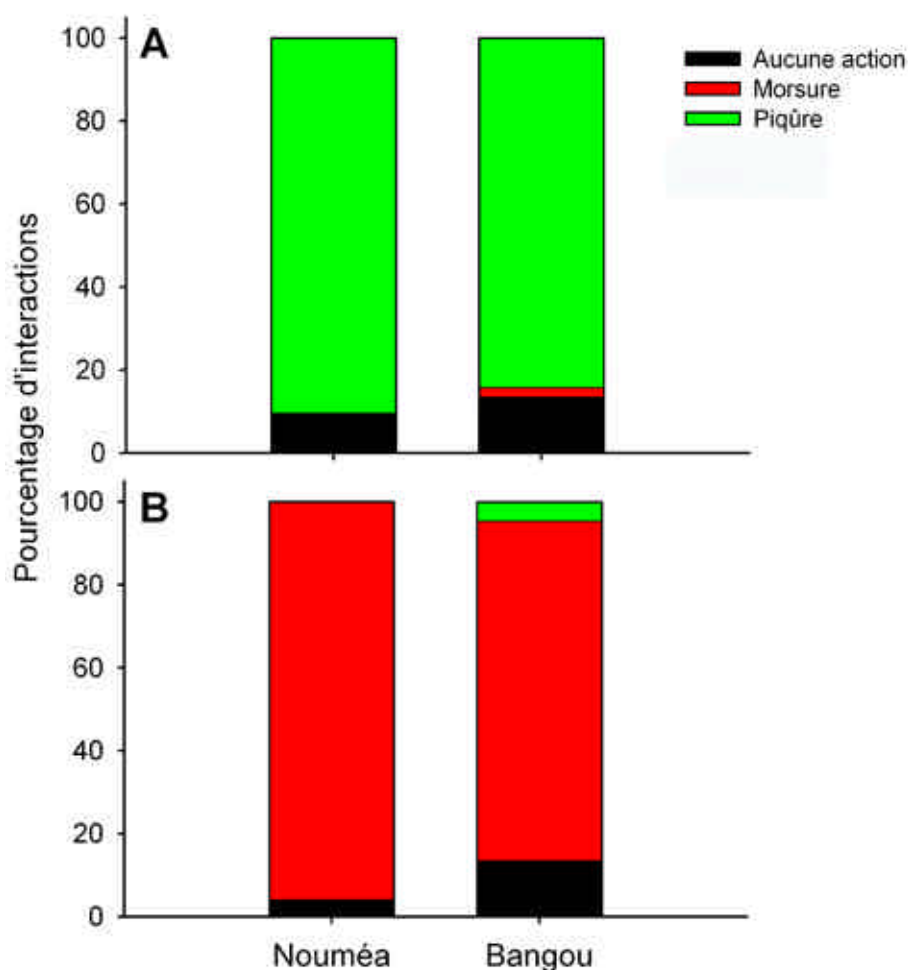


Figure 8. Mécanismes utilisés par les ouvrières de *W. auropunctata* (A) et celles de *Pheidole megacephala* (B) durant les interactions un-contre-un sur des appâts disposés au sol. Les effectifs sont les mêmes que dans le tableau 11.

Les deux espèces appartiennent à la sous-famille des Myrmicinae, mais les mécanismes qu'elles utilisent lors des interactions sont différents. Les ouvrières de *W. auropunctata* mordent puis piquent leurs adversaires alors que les ouvrières de *P. megacephala* les mordent mais ne les piquent pas. Toutefois, nous observé à Bangou des ouvrières de *P. megacephala* piquer celles de *W. auropunctata* (Figure 8). Ce comportement, observé chez des minors qui étaient en train de se faire piquer par *W. auropunctata*, pourrait être une réaction ultime de panique. L'expérimentateur peut aussi être piqué lors de la récolte de nids, mais ce phénomène est très rare (obs. pers.).

Les deux populations testées ne réagissent donc pas de la même manière à l'introduction des ouvrières de *W. auropunctata*. A Bangou, les effectifs d'ouvrières sur les appâts ne diminuent pas de manière significative, traduisant une meilleure défense qu'à

Nouméa. Cette différence peut être mise en relation avec les observations comportementales. A Bangou, les ouvrières de *P. megacephala* initient plus d'interactions que celles de Nouméa. Mais elles perdent autant d'interactions dans les deux zones. La différence ne semble pas être due aux majors, qui sont recrutés à la même vitesse et en nombre équivalent dans les deux populations (d'ailleurs, le nombre de majors recrutés chez *P. megacephala* est ici relativement faible, comparé à d'autres espèces de *Pheidole* testées (Article 4). Les ouvrières minors semblent donc jouer un rôle très important dans la défense des ressources chez *P. megacephala*. Hormis la plus grande agressivité constatée à Bangou, les observations réalisées ne permettent pas de décrire exactement les différences comportementales entre les deux zones. En effet, nous avons seulement étudié les interactions au niveau un - contre - un, alors que chez *P. megacephala* les interactions impliquent souvent plusieurs ouvrières minors (écartèlement des adversaires) ; la quantification de l'occurrence de ces phénomènes dans les deux zones devrait permettre une discussion plus approfondie.

Passera *et al.* (1996) ont montré que des colonies de *P. pallidula* en contact répétés avec des ouvrières de nids étrangers investissaient plus d'énergie dans la production de soldats. Ainsi nous avons fait l'hypothèse que des mécanismes similaires pourraient avoir lieu chez *P. megacephala*. Nos expériences n'ont pas montré une augmentation significative du nombre de majors impliqués dans la défense des appâts. Pour être sûr que ce phénomène n'intervient pas chez *P. megacephala*, il faudrait vérifier le nombre de majors à l'intérieur des nids.

L'échec des tentatives locales d'implantation de colonies de *P. megacephala* est vraisemblablement dû à la dominance numérique écrasante de *W. auropunctata* dans les zones monopolisées par cette dernière.

B. Interactions avec les espèces natives

Les travaux réalisés en Nouvelle-Calédonie antérieurement à notre étude (en particulier Jourdan 1999) ont montré que *W. auropunctata* a un impact très fort sur les populations de fourmis natives dans les milieux naturels néo-calédoniens.

Les interactions entre *W. auropunctata* et les fourmis natives ont été étudiées en forêts humides où résident encore les communautés de fourmis natives les plus riches et moins altérées (Jourdan 1999). Toutes ces études ont eu pour cadre le parc de la Rivière Bleue, dans le sud néo-Calédonien (Figure 9), réserve intégrale de faune et de flore d'une superficie de

9000 hectares qui est un des sites d'écotourisme les plus appréciés du territoire et qui abrite de nombreuses espèces d'oiseaux et d'insectes endémiques. La fourmi électrique a été détectée en 1997 et ne cesse d'étendre son territoire. L'origine de son arrivée dans le parc semble être liée au transport de matériaux lors de travaux d'aménagement.

Dans un premier temps, nous avons étudié l'impact de *W. auropunctata* au niveau du sol, puis les réactions des espèces natives dominantes à ce niveau. Dans un deuxième temps, nous avons étudié comment les populations de fourmi natives et de *W. auropunctata* exploitent les ressources présentes au niveau de la strate basse de la végétation dans les zones envahies.

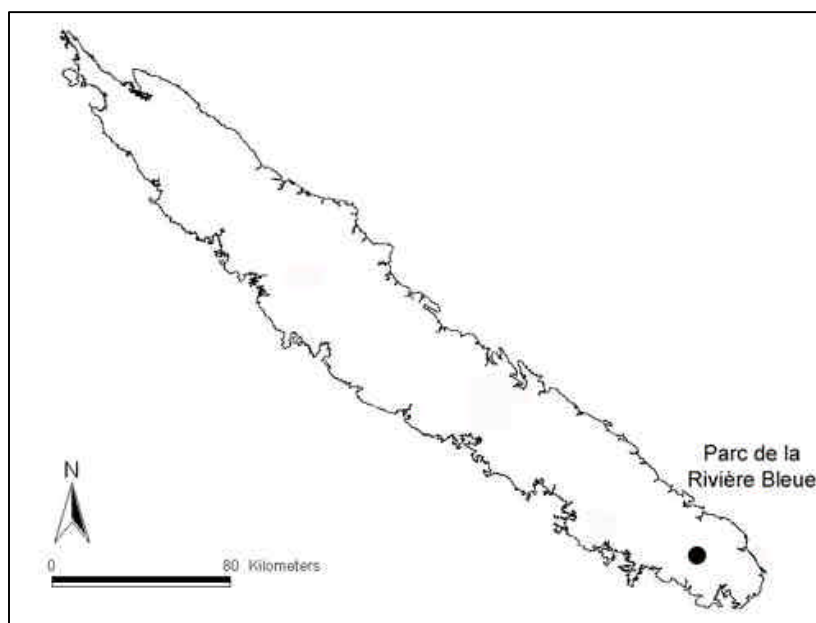


Figure 9. Localisation du parc provincial de la Rivière Bleue. C'est dans les forêts humides de ce site qu'ont été étudiées les interactions entre *Wasmannia auropunctata* et les espèces natives.

1. Au niveau du sol

a) Organisation de la communauté des fourmis natives

Dans les zones exemptes de *W. auropunctata*, l'échantillonnage de la myrmécofaune effectuée à l'aide de pots de Barber a révélé la présence de 23 espèces, toutes natives ou endémiques (Article 2). La sous-famille la mieux représentée est celle des Myrmicinae (16 espèces), suivie des Ponerinae (cinq espèces), des Formicinae (deux espèces) et enfin des Dolichoderinae (une seule espèce). Le genre qui compte le plus d'espèces est *Lordomyrma* avec cinq espèces. Ce genre est un des plus diversifié de la myrmécofaune néo-calédonienne, (20 espèces locales) ce qui, compte tenu des surfaces concernées, place cette radiation parmi

les plus spectaculaires de la planète (Jourdan 1999). Dans notre étude, le second genre le plus diversifié a été *Pheidole* (trois espèces) ; ces espèces constituent près de la moitié des ouvrières récoltées dans les pots et sont donc les dominantes numériques.

L'utilisation d'appâts a permis de déterminer l'occurrence des espèces natives et de définir la manière dont elles vont exploiter les sources de nourritures découvertes au sol. Deux espèces du genre *Pheidole* ont occupé le plus grand nombre d'appâts (Figure 10). Suivent ensuite *Rhytidoponera numeensis* et *Solenopsis* (sous-genre *Diplorhoptrum*) *papuana*.

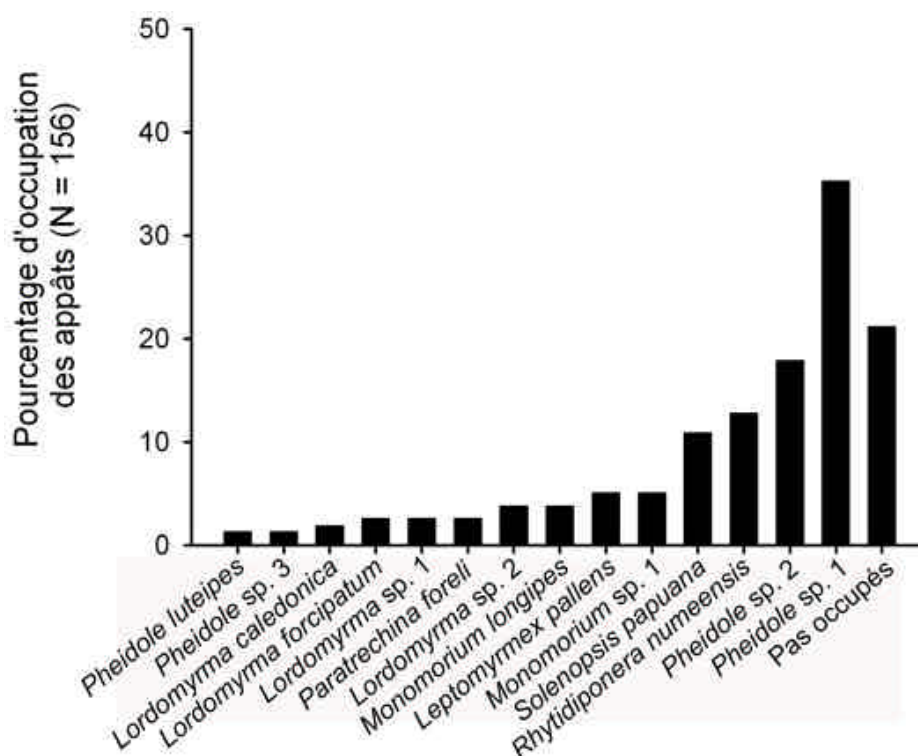


Figure 10. Occupation des appâts au sol par les espèces natives après 60 min dans une forêt humide de Nouvelle-Calédonie.

Les différentes espèces exploitent les appâts disposés au sol de plusieurs façons. Les ouvrières des espèces de grande taille (entre 1 et 1,5 cm) fourragent généralement seules ou en groupe de 4 à moins de 10 individus. C'est le cas de *Rhytidoponera numeensis* (sous-famille primitive des Ponerinae). Selon la classification de Wilson (1971), *R. numeensis* peut être soit classée comme un espèce « extirpatrice » ou « insinuatrice » car ses ouvrières de grande taille peuvent faire fuir les premiers occupants en arrivant sur un appât, ou s'insinuer et dérober rapidement une petite quantité de nourriture. Elles ne sont jamais présentes en grand nombre sur les appâts (Figure 11).

Les ouvrières de *S. papuana* ont été fréquemment observées sur les appâts. Elles sont de petite taille et monomorphes. Leur mode de fourragement est caractéristique des espèces «

insinuatrices » selon la définition de Wilson (1971) : grâce à une substance répulsive émise à l'extrémité de leur aiguillon, elles s'insinuent à reculons vers la source de nourriture en écartant les ouvrières compétitrices sur leur passage. Cette technique n'est valable que si les compétitrices ne sont pas de trop grande taille. De la même manière, les ouvrières des espèces du genre *Lordomyrma* et *Monomorium* (Myrmicinae) émettent une goutte de substance répulsive à l'extrémité de leur aiguillon et repoussent les ouvrières compétitrices grâce à ce venin. Ce mode d'attaque n'entraîne pas la mort des protagonistes mais simplement leur retrait des ressources. Le cadre insulaire de l'évolution de ces espèces peut être à l'origine de tels mécanismes.

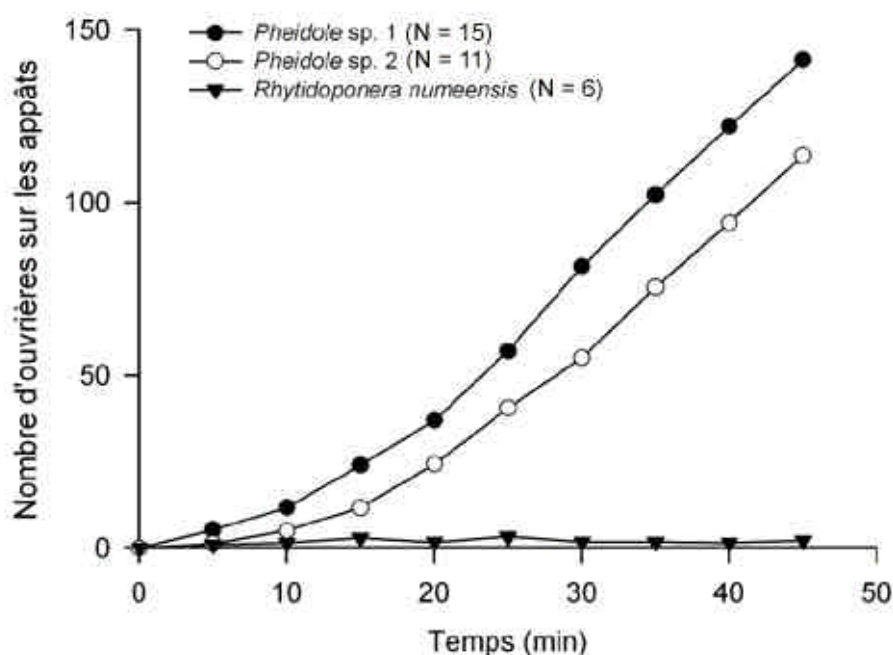


Figure 11. Dynamique de recrutement des trois espèces les plus détectées sur les appâts disposés au sol dans les zones non envahies par *W. auropunctata*.

b) Utilisation de substances répulsives par les ouvrières de *W. auropunctata* ?

Howard *et al.* (1982) ont mis en évidence la présence d'un alkylpyrazine, le 2,5-diméthyl-3-isopentylpyrazine dans des glandes salivaires des ouvrières de *W. auropunctata*. Cette molécule a un effet attractif sur les ouvrières de *W. auropunctata*. Une source de nourriture aspergée de ce composé attire moins d'ouvrières de *Monomorium minimum* qu'une source non traitée. A partir de ces observations, les auteurs ont suggéré que les ouvrières de *W. auropunctata* peuvent utiliser ce composé comme répulsif lors de rencontres interspécifiques agressives et cette idée a été largement reprise dans la littérature concernant cette espèce.

Pourtant, aucune expérience n'a vraiment démontré l'utilisation de telles substances lors de l'exploitation de sources de nourriture par les ouvrières de *W. auropunctata*.

Nous avons montré que des appâts préalablement exploités par des centaines d'ouvrières de *W. auropunctata* étaient aussi attractifs pour les espèces natives que des appâts non exploités (Article 5). De plus, les nombreuses observations comportementales lors d'interactions entre ouvrières n'ont pas mis en évidence l'utilisation de telles substances : une fourmi réagit au contact avec une substance répulsive en reculant rapidement et en frottant ses antennes contre le sol, or nous n'avons jamais observé ce comportement.

c) Défense de sources nourriture

Les deux espèces de *Pheidole* apparaissent donc comme les dominantes de la communauté de fourmis du sol des forêts humides dans le parc de la Rivière Bleue. Les pièges de Barber ont montré leur dominance numérique et les sessions d'appâts ont montré leur dominance comportementale. Nous avons confronté ces espèces aux ouvrières de *W. auropunctata* au cours d'expériences d'introductions à court terme (Le protocole utilisé, toujours le même, est décrit dans l'article 4).

Ces expériences, dont les résultats sont donnés dans l'article 4, ont montré que le nombre d'ouvrières des deux espèces de *Pheidole* diminue significativement après l'introduction de *W. auropunctata*. Le nombre de majors n'augmente pas de manière significative, alors qu'elles ont les moyens de tuer les ouvrières de *W. auropunctata* grâce à leurs puissantes mandibules. De nombreuses ouvrières minores de *Pheidole* sont tuées lors des interactions et les ouvrières de *W. auropunctata* ramènent au nid les cadavres des *Pheidole* tuées. Ces observations indiquent que les interactions entre *W. auropunctata* et les espèces natives ne se limitent pas à la compétition, il faut ajouter à cela la prédation.

Les *Pheidole* dominantes au niveau du sol des forêts humides calédoniennes sont les seules espèces potentiellement capables de bloquer l'avancée de *W. auropunctata* au tout début de l'introduction. Mais les comportements inadaptés de leurs ouvrières ne permettent au final qu'une faible résistance à l'envahisseur. Ces comportements inadaptés pourraient être expliqués par une non reconnaissance de *W. auropunctata* en tant qu'ennemi potentiel. Feener (1987) a montré que les fourmis ne distinguent pas seulement les ouvrières issues de leur colonie des ouvrières étrangères mais également les différentes espèces de fourmis, il a montré que les colonies adoptaient des comportements de défense spécifiques en fonction de l'espèce

Cette hypothèse pourrait également être appliquée à d'autres espèces envahissantes.

2. Le compartiment arboricole

Bien que le régime alimentaire de *W. auropunctata* soit généraliste, le miellat des hémiptères qui se trouvent sur la végétation constitue une grande partie des ressources ramenées au nid par les ouvrières (Delabie *et al.* 1994, Clark *et al.* 1982). Les ouvrières peuvent également récolter des nectars floraux ou extra-floraux sur la végétation (Schemske 1980). Pour que ces ressources soient exploitées sans une trop grande dépense d'énergie, la distance les séparant des nids doit être la plus courte possible, donc les colonies doivent être installées au plus près (Delabie *et al.* 1994). En forêt humide, les sites de nidifications dans la végétation sont divers : branches mortes, mousses épiphytes, petites cavités sous les écorces, sols suspendus. Nous avons caractérisé de deux manières l'exploitation des ressources arboricoles par les espèces natives et *W. auropunctata* : des appâts ont été placés sur des troncs d'arbres et nous avons relevé l'identité et le nombre des ouvrières présentes après 60 et 120 min ; nous avons aussi échantillonné les colonies de fourmis qui nichent dans deux plantes communes du sous-bois : *Basselinia pancheri* (Palmae, Figure 11A) et *Meryta coriacea* (Araliaceae, Figure 11B). Les résultats de cette étude sont détaillés dans l'article 3.

a) Exploitation de la strate arboricole par les espèces natives

Au cours de l'étude, 31 espèces natives ou endémiques appartenant à 13 genres et 4 sous-familles ont été détectées. Les ouvrières des espèces natives occupent 25 % et 45 % des appâts respectivement, après 60 et 120 min. *Paratrechina foreli*, occupe la majorité de ces appâts, les autres espèces n'ont été que très peu détectées. C'est également cette espèce qui niche le plus dans les végétaux échantillonnés.

Les ressources présentes dans cette strate sont peu exploitées par la myrmécofaune native, qui ne compte quasiment pas d'espèces typiquement arboricoles (Article 3, Jourdan 1999, Guilbert et Casevitz Weulersse 1997). Plusieurs espèces retrouvées sur les appâts nichent au sol et leurs ouvrières peuvent fourrager sur la végétation. *Paratrechina foreli* est la seule espèce retrouvée fréquemment sur les appâts et les plantes ; cette opportuniste exploite rapidement les sources de nourritures rencontrées, mais ses ouvrières les abandonnent dès l'arrivée d'une autre espèce.

Ces résultats indiquent que l'envahisseur va pouvoir exploiter les ressources présentes dans cette strate sans trouver de résistance importante de la part des espèces natives.

b) *Exploitation de la strate arboricole par W. auropunctata*

Dans les zones envahies par *W. auropunctata*, ses ouvrières ont été détectées sur 100% des appâts placés sur les troncs. De plus des nids de *W. auropunctata* ont été trouvés sur la quasi-totalité des deux plantes échantillonnées. Ces résultats montrent qu'elle exploite au maximum les ressources présentes dans cette strate et que le réseau de ses nids est en trois dimensions.

Nous nous sommes aussi demandé si la présence de *W. auropunctata* allait influencer les densités de populations des hémiptères natifs. Des insectes producteurs de miellat appartenant à la famille des Margarodidae vivent sous les stipes du palmier *B. pancheri* (Figure 11B). Ce miellat est exploité par les fourmis natives dans les zones non - envahies et par *W. auropunctata* dans les zones envahies. La densité moyenne par palmier de ces hémiptères est significativement plus élevée pour les palmiers situés dans une zone envahie (Article 3).

L'acquisition et la construction de larges populations d'hémiptères sont essentielles pour la maintenance d'un grand nombre d'ouvrières dont l'activité est principalement fondée sur les sucres (Helms et Vinson 2003, Davidson 1998). En augmentant significativement les ressources disponibles, *W. auropunctata* peut atteindre des densités de populations très importantes, car la nourriture n'est plus un facteur limitant.

Bien que *W. auropunctata* soit décrite comme une espèce terricole, nos observations montrent qu'elle exploite au maximum les ressources présentes dans la strate basse de la végétation. Nous n'avons pu échantillonner la canopée lors de notre étude, mais les résultats obtenus antérieurement confirment que *W. auropunctata* se trouve aussi au niveau de cette strate (Jourdan 1999, Guilbert et Casevitz Weulersse 1997, Guilbert *et al.* 1994).

En Nouvelle-Calédonie, *W. auropunctata* peut aisément exploiter les ressources présentes dans cette strate car beaucoup de ces ressources ne sont pas exploitées et quand elles le sont ce sont principalement des espèces opportunistes peu compétitives que l'on retrouve.

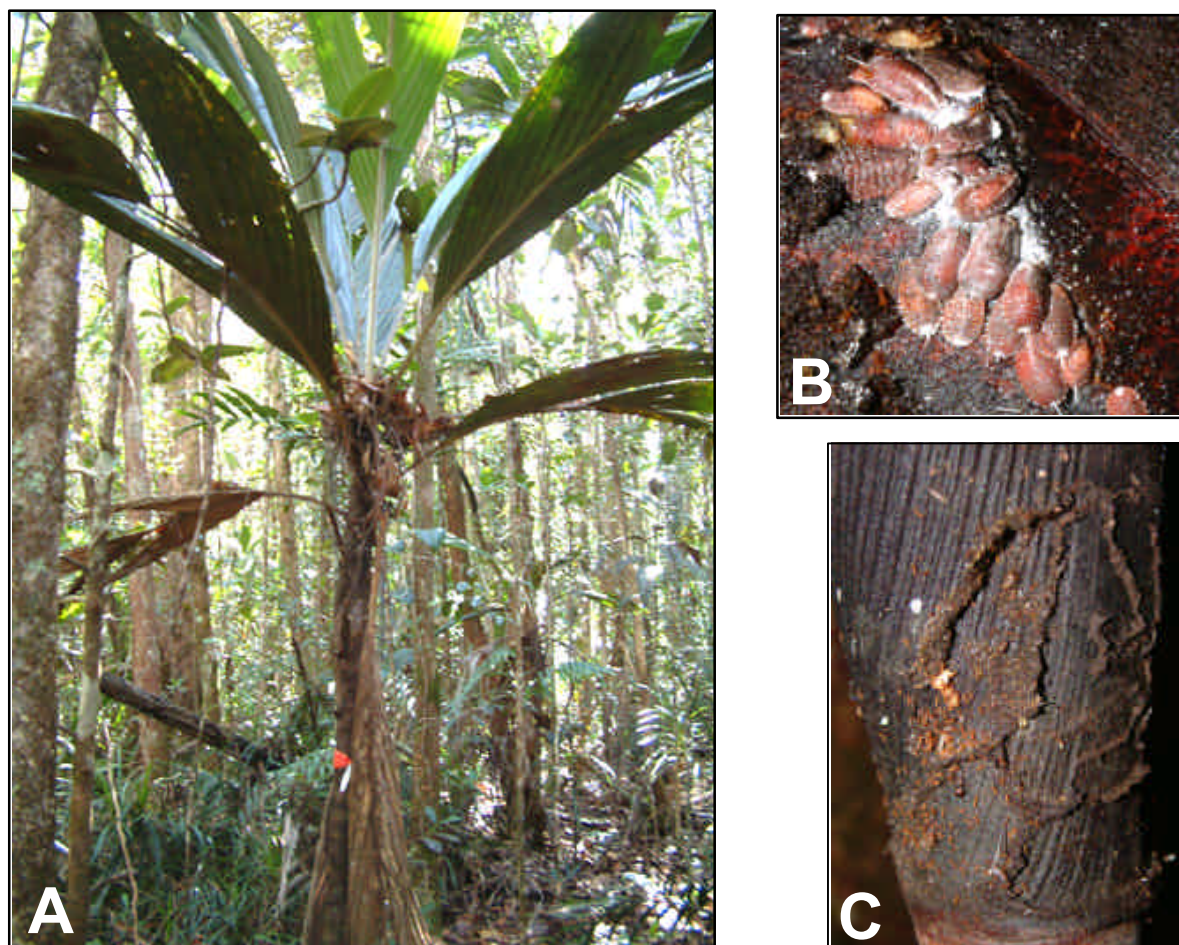


Figure 11. *Basselinia pancherri* (Palmaceae) est un palmier très commun dans le sous-bois des forêts humides du Sud néo-calédonien (A) ; Un groupe d'hémiptères (Margarodidae) dont le miellat est exploité par les fourmis natives et *W. auropunctata* (B) ; nid de *W. auropunctata* situé sous la base des stipes des feuilles mortes, ces nids peuvent contenir plusieurs reines et des milliers d'individus (C).

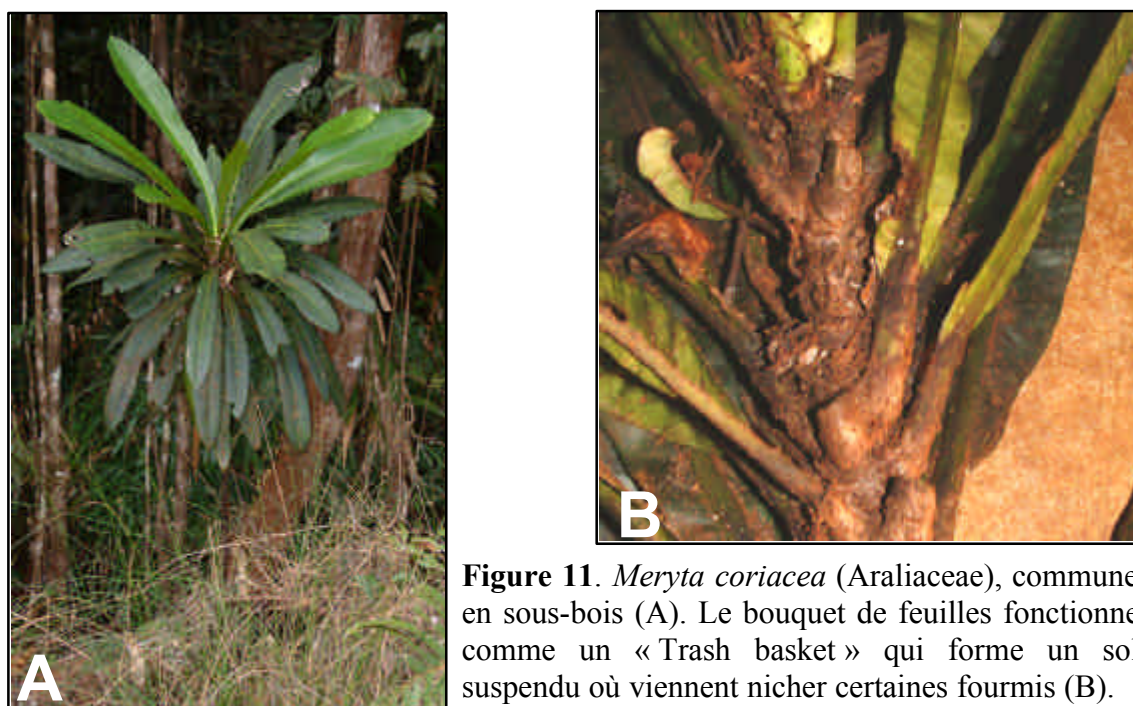


Figure 11. *Meryta coriacea* (Araliaceae), commune en sous-bois (A). Le bouquet de feuilles fonctionne comme un « Trash basket » qui forme un sol suspendu où viennent nicher certaines fourmis (B).

IV. Discussion et conclusion

Malgré une certaine dysharmonie de sa myrmécofaune, la diversité biologique de la Nouvelle-Calédonie pouvait laisser espérer une résistance biotique à l'invasion de *Wasmannia auropunctata* supérieure à celle qui a effectivement été observée. Dans la situation néo-calédonienne, *W. auropunctata* montre aussi une supériorité sur la plupart des autres fourmis introduites. Il est donc intéressant d'en analyser les raisons.

A. *Une hiérarchie chez les invasives ?*

Pour Holway et Suarez (1999) les espèces invasives sont plus compétitives que les espèces qu'elles déplacent car elles proviennent de zones où l'agressivité exacerbée est adaptative. Néanmoins, nous avons vu que la situation n'est pas si simple que cela. Entre espèces invasives, l'issue des compétitions va dépendre d'autres facteurs que l'agressivité, comme la taille des individus et leur comportement lors des rencontres ou, à une autre échelle, le rythme d'activité et le taux de reproduction. Les observations de vols nuptiaux de *B. obscurior* et d'agressivité intraspécifique chez *T. melanocephalum* indiquent que la structure sociale, et donc le degré d'unicolonialité des espèces invasives, n'est pas la même pour toutes ces espèces introduites. Ces caractéristiques pourraient intervenir dans le succès d'une espèce introduite à offrir une résistance supérieure à *W. auropunctata*.

Si les ouvrières d'une espèce possèdent un arsenal suffisant pour attaquer et se défendre efficacement contre les ouvrières de *W. auropunctata*, mais qu'elles n'expriment pas une territorialité ou une agressivité marquée, elles vont pouvoir se maintenir dans les zones colonisées. C'est le cas pour *B. obscurior* et *P. alluaudi* qui sont fréquemment rencontrées dans des zones colonisées par *W. auropunctata* ou *P. megacephala*. Aux Bernudes, Haskins et Haskins (1988, 1965), ont observé que *Brachymyrmex heeri* se maintenait fréquemment dans les zones colonisées par *P. megacephala* ou *L. humile*. Les espèces appartenant à ce genre semblent avoir des aptitudes pour se maintenir dans les zones dominées par des espèces très agressives. Une espèce qui n'est pas forcément une dominante agressive peut donc avoir un certain succès.

Les interactions entre *W. auropunctata* et *P. megacephala* sont d'une autre nature. Ces deux espèces, qui ont le potentiel pour devenir super – dominantes, s'excluent mutuellement et ont une répartition en mosaïque. Des situations similaires ont été décrites entre *P. megacephala* et *L. humile* à Hawaï (Reimer 1994) et aux Bernudes (Haskins et

Haskins 1988, 1965). En Nouvelle-Calédonie ce sont les deux seules espèces capables de construire des populations très denses dans des zones dégradées et dans certaines zones non dégradées. Néanmoins, *W. auropunctata* est plus largement plus répandue que *P. megacephala* dans les zones naturelles. Les résultats des expériences d'introductions à court terme montrent que les ouvrières d'une population de *P. megacephala* constamment en contact avec *W. auropunctata* sont plus aptes à défendre une ressource de nourriture contre cette dernière que les ouvrières d'une population « naïve ». Ainsi, les lignées dont sont issues ces ouvrières pourraient avoir « appris » le danger que représente *W. auropunctata* et donc avoir adopté des comportements adaptés au niveau individuel et collectif. Ce mécanisme « d'apprentissage » des espèces potentiellement compétitrices dans l'environnement pourrait être un des facteurs expliquant la diminution progressive d'une espèce invasive quelques années après son introduction.

A l'heure actuelle, parmi les espèces introduites en Nouvelle-Calédonie, *W. auropunctata* semble être l'espèce la plus à même de dominer de nombreuses zones dégradées et naturelles. Quand ses populations atteignent un seuil de densités trop élevé, aucune autre espèce n'est assez compétitive pour résister. C'est aussi la seule espèce introduite qui a réussi à s'implanter durablement dans de nombreuses zones naturelles et bien structurées comme les forêts humides.

B. Invasions des milieux natifs et théorie de l'écologie des communautés

L'accroissement d'une espèce dans une zone d'introduction va dépendre non seulement de ses caractéristiques intrinsèques, mais aussi d'une opportunité de niche écologique. Ainsi, la communauté dans laquelle est introduite une espèce exotique donnée offre une opportunité de niche quand elle va pouvoir se développer à partir de propagules de petites tailles. Cette opportunité de niche suppose une opportunité de ressources, l'absence d'ennemis naturels et des caractéristiques physiques du milieu favorables (Shea et Chesson 2002). Une opportunité de ressources est observée quand une grande quantité de ressources est présente dans le milieu, quand les espèces résidentes n'en réduisent pas fortement la densité (compétition d'exploitation) ou quand elles ont une faible capacité à les défendre (compétition d'interférence). Toutes les espèces introduites, animales ou végétales, sont arrivées sans leur cortège de parasites, de pathogènes ou de prédateurs qui sont des agents de régulation des populations dans la zone d'origine (Shea et Chesson 2002, Porter *et al.* 1997).

Nos observations dans les forêts humides de la Nouvelle-Calédonie permettent-elles de dire que les communautés de fourmis natives offrent une opportunité de niche pour *W. auropunctata* ?

- Caractéristiques physiques du milieu favorables : les conditions environnementales qui règnent en Nouvelle-Calédonie, sont favorables au bon développement de *W. auropunctata*. Les gammes de température et de pluviométrie sont comparables à celles retrouvées dans la zone d'origine de l'envahisseur. Seuls quelques sommets semblent inadaptés.

- Opportunité de ressources : les milieux néo-calédoniens offrent une opportunité de ressources à *W. auropunctata*. La diversité et la densité des fourmis sont relativement faibles par rapport à d'autres zones tropicales. Cette tendance est surtout observable sur la végétation, où *W. auropunctata* est susceptible de trouver les ressources qui lui sont le plus profitables. Face à ce compétiteur, les espèces locales dominantes offrent très peu de résistance. Leur avantage numérique initial est vite perdu, car l'envahisseur a une stratégie de reproduction de type « r » (Ulloa-Chacón 1990). De plus, leurs réactions lors des rencontres sont inadaptées : nous avons démontré ce point pour deux espèces de *Pheidole* natives dominantes dans les zones d'études. Nous pensons que les ouvrières des fourmis natives ne reconnaissent pas *W. auropunctata* comme un danger. Pour Wilson (1976), durant leur évolution, certaines espèces de fourmis ont adopté des mécanismes de défense spécifiques afin de réagir d'une manière adaptée à leurs plus dangereux adversaires : un système de reconnaissance spécifique des ennemis, « enemy specification », leur permet d'avoir de tels comportements.

- Absence d'ennemis naturels : *W. auropunctata* est arrivée en Nouvelle-Calédonie sans son cortège d'ennemis naturels. Par contre les espèces natives doivent en plus lutter contre les leurs.

L'existence en Nouvelle-Calédonie de cette opportunité de niche s'explique en partie par le caractère insulaire de la myrmécofaune : les communautés insulaires se caractérisent par un fort taux d'endémisme, une radiation adaptative de certains groupes et par une disharmonie taxonomique (MacArthur et Wilson 1971). Dans cet environnement divers mais fragile, les ouvrières de *W. auropunctata* peuvent éliminer les espèces natives inadaptées à un tel envahisseur (1) en tuant ou repoussant les reines fondatrices, (2) en éliminant les colonies voisines, (3) en tuant les fourrageuses ou en inhibant leur activité de fourragement et (4) en exacerbant la compétition d'exploitation pour une ressource limitée comme la nourriture ou

les sites de nidifications entraînant un déplacement compétitif (Reitz et Trumble 2002, Deslippe et Savoläinen 1995).

CHAPITRE 2

SITUATION DANS UNE ZONE D'ORIGINE

LA GUYANE

CHAPITRE 2 - SITUATION EN ZONE D'ORIGINE

*cf. article 1 : Experimental evidence of large scale unicoloniality in the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger)*

J. Le Breton, J.H.C. Delabie, J. Chazeau, A. Dejean & H. Jourdan
Journal of Insect Behavior (Accepté sous réserve de modifications)

*cf. article 4 : Using *Pheidole* species to test the "enemy release" hypothesis on the invasive ant species *Wasmannia auropunctata**

J. Le Breton, J. Orivel, H. Jourdan, A. Dejean & J. Chazeau
Behavioral Ecology and Sociobiology (en préparation)

*cf. article 6 : *Neivamyrmex* sp. is a specific predator of the pest ant *Wasmannia auropunctata**

J. Le Breton, G. Snelling, A. Dejean & J. Orivel
Insectes Sociaux (en préparation)

I. *Wasmannia auropunctata* dans sa zone d'origine

Le Tableau 13 recense, dans la bibliographie, les milieux dans lesquels des populations de *W. auropunctata* ont été détectées en Amérique du Sud et Centrale. Quand l'information existe, il est mentionné son statut au sein des communautés de fourmis et les espèces dominantes dans ces milieux, donc potentiellement compétitrices.

Wasmannia auropunctata est une espèce largement répandue et assez commune dans cette zone géographique (Kempf 1972, Wetterer 2003). Elle a été recensée dans tous les milieux : forêts primaires, zones plus ou moins perturbées, milieux agricoles et habitations. Bien qu'elle soit décrite comme une espèce terricole, des nids et des fourrageuses ont été récoltés dans toutes les strates des écosystèmes, de la litière jusqu'à la canopée : compte tenu de son opportunisme cette qualification de terricole peut être donc inexacte.

Son statut varie au sein des communautés de fourmis et semble dépendre surtout du degré de dégradation des milieux dans lesquels les études ont été effectuées (Armbrecht et Ullo-Chacón 2003).

Wasmannia auropunctata est très commune dans les milieux dégradés et agricoles. Sa présence commune dans ces milieux a incité certains auteurs à l'utiliser comme « marqueur biologique » du degré de perturbation des milieux (Armbrecht et Ullo-Chacón 2003). Dans certains milieux, ses populations peuvent atteindre des densités très élevées, au point d'en faire une véritable peste (Delabie 1990, Fowler *et al.* 1990).

Les autres espèces dominantes les plus communément recensées appartiennent aux genres *Pheidole* et *Solenopsis* au niveau du sol, aux genres *Azteca*, *Crematogaster*, *Dolichoderus* et *Ectatomma* sur la végétation.

Tableau 13. Statut de *Wasmannia auropunctata* au sein des communautés de fourmis présentes dans divers milieux des pays d'Amérique du Sud. Pour la strate : S = Sol et V = Végétation. Pour le statut : R = Rare, C = Commune (i.e. espèce accompagnatrice non-dominante), D = Dominante.

Pays	Milieu	Strate	Statut	Compétiteurs	Référence
AMAZONIE CENTRALE					
	Forêt primaire	S	C	<i>Solenopsis</i> spp. <i>Pheidole</i> spp.	Vasconcelos (1999)
	Forêt secondaire	S	C	<i>Solenopsis</i> spp. <i>Pheidole</i> spp.	Vasconcelos (1999)
	Cultures et milieux dégradés	S	C	<i>Solenopsis</i> spp. <i>Pheidole</i> spp.	Vasconcelos (1999)
ARGENTINE					
	Milieux plus ou moins dégradés	S	C	?	Bestelmeyer et Wiens (1996)
BRESIL					
	Forêt primaire	S	D	<i>Pheidole</i> spp.	Majer et Delabie (1999)
		V	D	<i>Azteca</i> spp. <i>Crematogaster</i> spp. <i>Dolichoderus</i> spp. <i>Cephalotes</i> spp.	Majer et Delabie (1999)
	Cultures et milieux perturbés	S	D	<i>Solenopsis saevissima</i>	Majer et Delabie (1999)
			D	<i>Solenopsis</i> spp.	Delabie et Fowler (1993)
			D	<i>So (Diplorhoptrum)</i> spp.	
			D	<i>Azteca chartifex</i> <i>Ectatomma tuberculatum</i>	de Souza <i>et al.</i> (1998)
		V	D	?	Delabie <i>et al.</i> (1994)
			D	<i>Azteca chartifex</i> <i>Ectatomma tuberculatum</i>	De Medeiros <i>et al.</i> (1995)
			D	?	De Souza <i>et al.</i> (1998)
	Habitations		D	<i>Solenopsis</i> sp.	Majer et Delabie (1999)
			D	<i>So (Diplorhoptrum)</i>	Majer <i>et al.</i> (1994)
			D	<i>Pheidole megacephala</i>	Delabie <i>et al.</i> (1995)
COSTA RICA					
	Forêt primaire	S	C	<i>Pheidole</i> sp.	Tennant (1994)
			D	<i>Solenopsis</i> sp.	McGlynn et Kirskey (2000)
		Myrméco- phytes (Domatie)	C	<i>Pheidole</i> spp.	
			C	<i>Pheidole bilimeki</i>	Alonso (1998)
	Forêt secondaire	V	C	<i>Pheidole annectans</i>	Tennant (1994)
			D	<i>Ectatomma ruidum</i> <i>Wasmannia</i> sp.2	De La Fuente et Marquis (1999)
			D	<i>Crematogaster</i> spp.	Apple et Feener (2001)

Tableau 13. Suite

Pays	Milieu	Strate	Statut	Compétiteurs	Référence
COSTA RICA (suite)					
	Cultures	S	R	<i>Pheidole radoszkowskii</i> <i>Solenopsis geminata</i>	Perfecto et Snelling (1995)
			C	<i>Pheidole radoszkowskii</i> <i>Solenopsis geminata</i> <i>Pheidole</i> sp. <i>Solenopsis</i> sp.	Perfecto et Vandermeer (1994, 1996) Young (1986)
			C	<i>Pheidole radoszkowskii</i>	Perfecto et Vandermeer (1994, 1996)
			D	<i>Crematogaster limata</i> <i>Solenopsis tenuis</i>	Young (1986)
COLOMBIE					
	Forêt primaire	V	D	<i>Azteca</i> sp. <i>Dolichoderus bispinosus</i>	Armbrecht <i>et al.</i> (2001)
	Forêt sèche	S	D ND	?	Armbrecht et Ulloa-Chacón (2003)
MEXIQUE					
	Forêt inondée	V	C	<i>Dolichoderus bispinosus</i> <i>Monomorium ebenium</i> <i>Solenopsis geminata</i>	Dejean <i>et al.</i> (1995)
	Forêt primaire	S	ND C	<i>Solenopsis geminata</i> <i>Pheidole</i> spp. <i>Solenopsis</i> spp.	MacKay <i>et al.</i> (1991) Brown (1957)
	Culture	S	ND	<i>Ectatomma tuberculatum</i> <i>Solenopsis geminata</i>	MacKay <i>et al.</i> (1991)
PANAMA					
	Forêt primaire	S	C	<i>Pheidole melastomae</i> <i>Pheidole bilimeki</i>	Alonso (1998)
			C	<i>Pheidole</i> sp. <i>So (Diplorhoptrum)</i>	Tennant (1994)
			D	<i>Ectatomma ruidum</i> <i>Pheidole multispina</i>	Yanoviak et Kaspari (2000)
		V (Domatie)	C	<i>Pheidole</i> sp.	Tennant (1994)
	Chablis	S	C	<i>Pheidole</i> spp. <i>Solenopsis</i> spp.	Feener et schupp (1998)
	Milieus dégradés	V	R	<i>Dolichoderus bispinosus</i> <i>Ectatomma</i> spp.	Schemske (1982)
			D	<i>Camponotus planatus</i>	Schemske (1980)
VENEZUELA					
	Forêt primaire	V (canopée) (Epiphytes)	C	<i>Pheidole biconstricta</i> <i>Solenopsis picea</i> <i>Pheidole</i> spp. <i>Cyphomyrmex minutus</i>	Blüthgen <i>et al.</i> (2000a) Blüthgen <i>et al.</i> (2000b)

II. La Guyane, cadre géographique et écologique

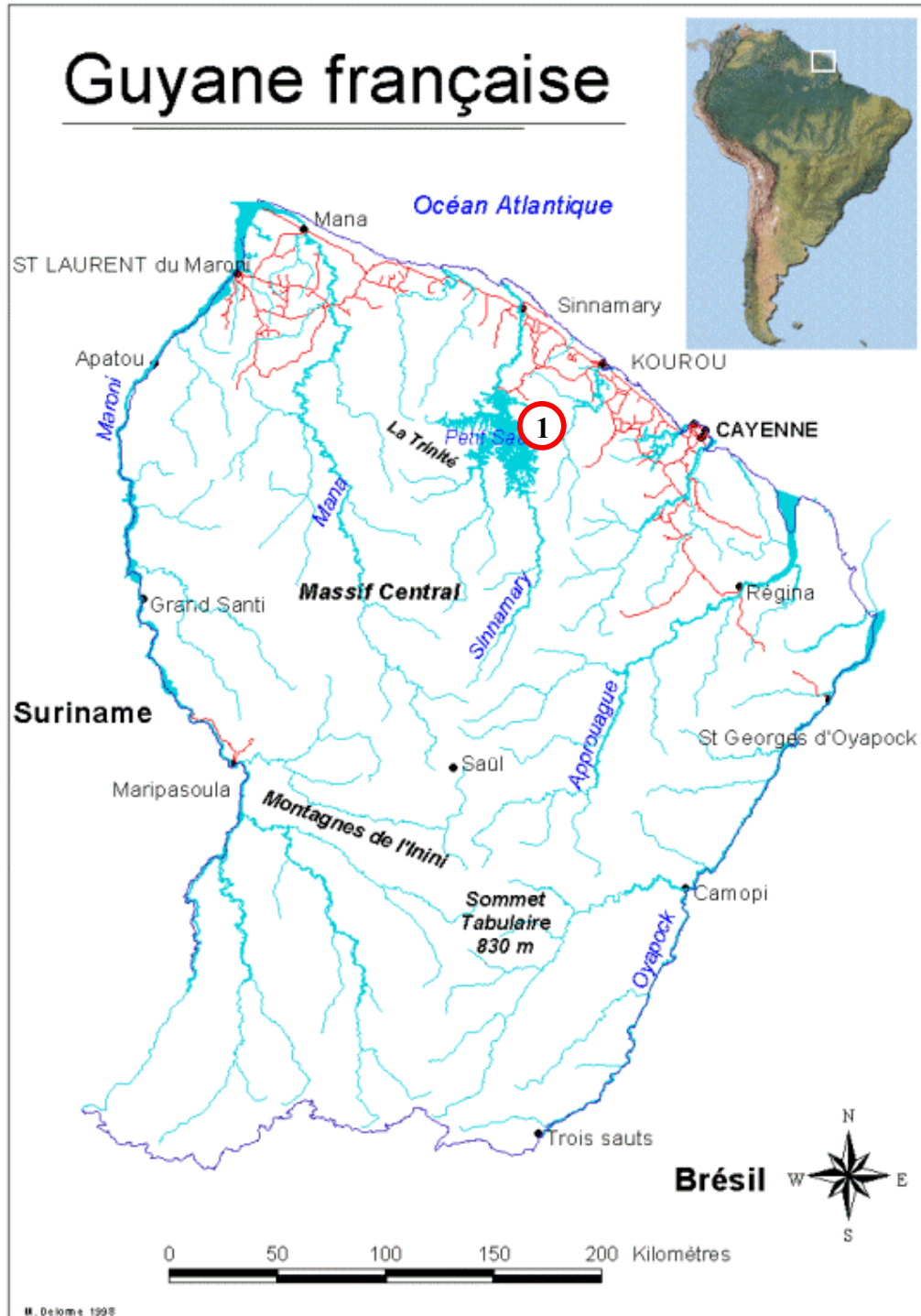


Figure 12. Localisation et carte de la Guyane Française (*Source : internet*)

1. Caractéristiques générales

La Guyane est un département français d'outre mer (DOM), situé en Amérique du sud entre le 2^{ième} et le 6^{ième} degré de latitude Nord et entre le 54^{ième} et le 56^{ième} degré de longitude Ouest (Figure 12). Le fleuve Oyapock la sépare du Brésil à l'est et au sud et le Maroni la sépare du Surinam à l'ouest. C'est le département français le plus vaste (84 000 km², 1% du Brésil) et un des moins peuplés (160 000 habitants). Environ 95 % de la population est concentrée sur la frange du littoral. L'intérieur des terres n'est accessible que par avion ou par voie fluviale.

Le climat est influencé par la Zone Intertropicale de Convergence (ZIC). Cette zone de basses pressions relatives entretenues par les alizés donne à la Guyane un climat de type équatorial caractérisé par des précipitations abondantes et des températures constantes. Le mouvement oscillatoire Nord/Sud de cette ZIC y crée quatre saisons (Figure 13) : La petite saison des pluies, le petit été de Mars, la saison des pluies et la saison sèche.

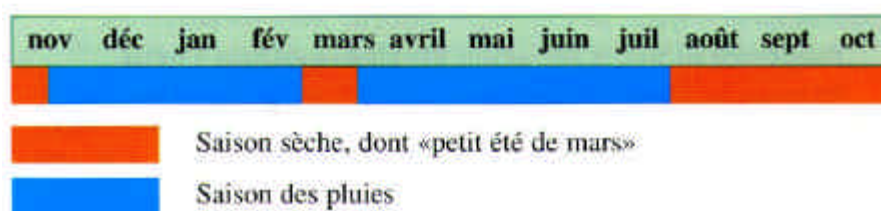


Figure 13. Rythme saisonnier de la Guyane

La température moyenne annuelle est de 26,5°C et l'humidité relative moyenne comprise entre 80 et 90 %. L'insolation est aussi très régulière et relativement importante (2200 h/an) malgré les précipitations (2400 heures/an à Petit Saut). Malgré l'absence apparente de barrières naturelles, la Guyane constitue une unité sur le plan biogéographique : la Province floristique des Guyanes. Cette région comporte une importante richesse floristique et une grande diversité d'écosystèmes : marais, mangroves, savanes, forêts marécageuses. La plus grande partie est couverte par la forêt (96,7 % de la superficie du territoire).

Dans le cadre de ce travail de thèse, deux missions ont été conduites en Guyane, la première en novembre 2002 (un mois) et la seconde en mars 2003 (2 mois). Nous étions basés au Laboratoire Environnement HYDRECO du barrage de Petit Saut (Figure 14), situé en amont du fleuve Sinnamary et qui retient un lac de 310 km² (0,3 % de la surface de la Guyane, mise en eau en 1994).

2. Diversité de la myrmécofaune

L'Amérique du Sud possède une myrmécofaune parmi les plus riches au monde (Fowler *et al.* 1990). La faune Guyanaise n'a pas encore fait l'objet d'un recensement précis, mais des estimations relativement fiables peuvent être avancées à partir des collections maintenues par Jaques Delabie au Laboratoire de myrmécologie du CEPEC/CEPLAC (Brésil). Selon ces informations, 400 espèces décrites de Formicidae ont été recensées en Guyane, mais leur nombre total pourrait approcher les 1000 espèces. Le genre le plus diversifié serait *Pheidole*, comme dans bien d'autres régions tropicales du globe (Wilson 2003, 1976), puis viendraient les genres *Camponotus*, *Crematogaster* et *Solenopsis*. En terme de biomasse, les genres dominants seraient *Solenopsis* puis *Pheidole* au niveau du sol, *Crematogaster* et *Azteca* dans la végétation. La myrmécofaune guyanaise est donc beaucoup plus diversifiée que celle de Nouvelle-Calédonie et la contribution des fourmis à la biomasse est beaucoup plus importante.

Lors de notre étude, nous avons souvent utilisé des appâts pour échantillonner la myrmécofaune et caractériser l'habilité des ouvrières à découvrir puis exploiter des ressources alimentaires. Ces appâts sont un mélange de miettes de thon à l'huile, miel et biscuits secs broyés et sont déposés au sol sur des petits carrés d'aluminium de 2 x 3cm, ou directement sur la végétation. Les espèces facilement reconnaissables ont pu être identifiées sur le terrain. Les autres ont été identifiées au niveau du genre, les échantillons récoltés sont en cours de détermination (Jaques Delabie det.). Nous présentons donc la plupart de nos résultats au niveau du genre. Les espèces non identifiées qui ont fait l'objet d'une observation particulière ont reçu un code. Au sein du genre *Solenopsis*, nous avons séparé le sous-genre *Diplorhoptrum*, car ses espèces ont des comportements et des distributions différentes dans les milieux.

III. Détection de *W. auropunctata* en Guyane

La petite fourmi de feu n'a jamais fait l'objet d'études spécifiques en Guyane Française. Il a donc fallu dans un premier temps détecter des populations de *W. auropunctata* dans divers milieux. Trois types de milieux ont été échantillonnés : des parcelles agricoles, des milieux dégradés (bords de route et terrains en friches) et des zones naturelles non perturbées par les activités humaines (forêts et marigots).

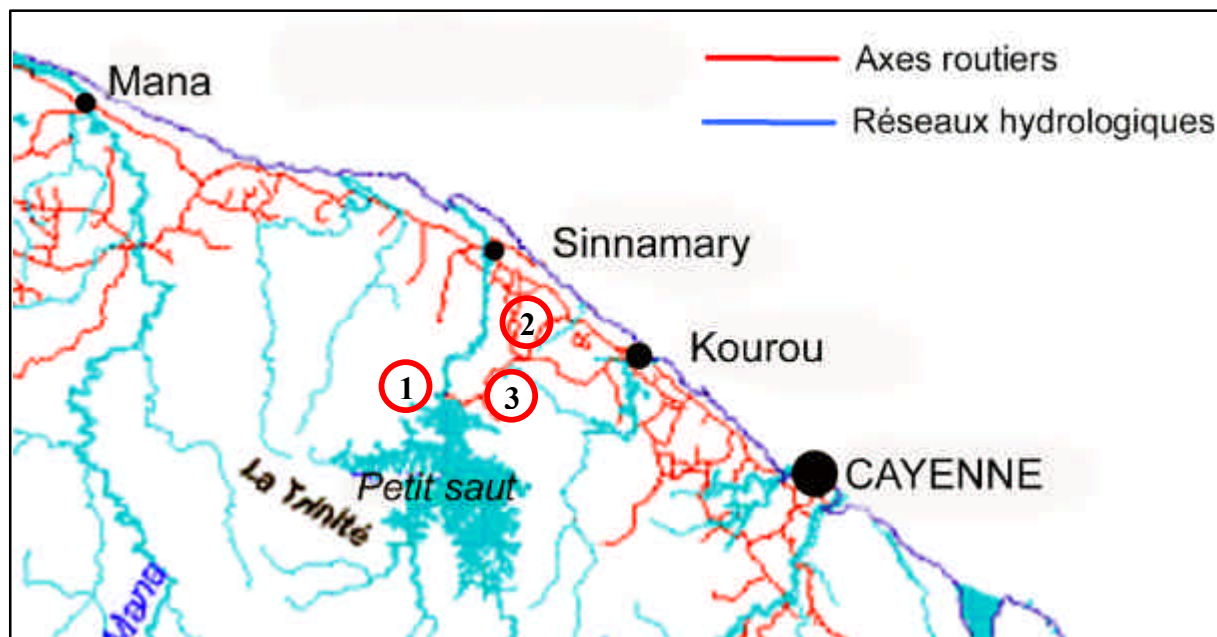


Figure 14. Localisation des différents sites d'études en Guyane. 1 : Barrage de Petit Saut ; 2 : Plantation de café de Pointe-Combi ; 3 : Route d'accès au barrage de Petit Saut.

A. Zones agricoles

Nous avons pu accéder à deux plantations expérimentales de café (*Coffea arabica*, Rubiaceae) appartenant au CIRAD et situées à Pointe-combi, commune de Sinnamary (Figure 14). Ces plantations ne subissent pas de traitements insecticides, seuls des engrais sont répandus au niveau du sol. Ces deux plantations sont distantes de 500m, séparées par une formation secondarisée. Les plants de caféiers mesurent entre 1,5 et 2 m de haut. Ces plantations sont de type moderne (selon la définition de Perfecto et Snelling 1999). Les caféiers sont plantés en lignes parallèles en plein soleil. Des haies d'arbres (rôle de coupe vent, non d'ombrage) sont intercalées entre les rangées de caféiers. Nous avons caractérisé la présence de *W. auropunctata* et celle des autres espèces en détectant à vue les ouvrières qui fourrageaient sur les plants et les nids présent à leurs bases.

1. Plantation 1

Nous avons échantillonné les 108 caféiers, disposés en huit lignes parallèles et distants de 2 mètres l'un de l'autre, que compte la plantation.

Des fourmis fourragent sur la quasi-totalité des caféiers (Figure 15 A). Les ouvrières les plus rencontrées sont des *Brachymyrmex*, suivies de *W. auropunctata*, *Dorymyrmex* sp. et *Camponotus* spp.

Des ouvrières de toutes les espèces sauf *Pheidole* sp.G2 et *Cyphomyrmex* spp fourragent sur les plants de caféiers. Les ouvrières de *W. auropunctata* fourragent sur 43 % d'entre eux et des nids ont été détectés au pied de 41 %. Sur les végétaux, les ouvrières exploitent le miellat produit par des hémiptères, en particulier des cochenilles. Au sol, *W. auropunctata* est l'espèce ayant le plus de nids à la base des plants (Figure 15 B).

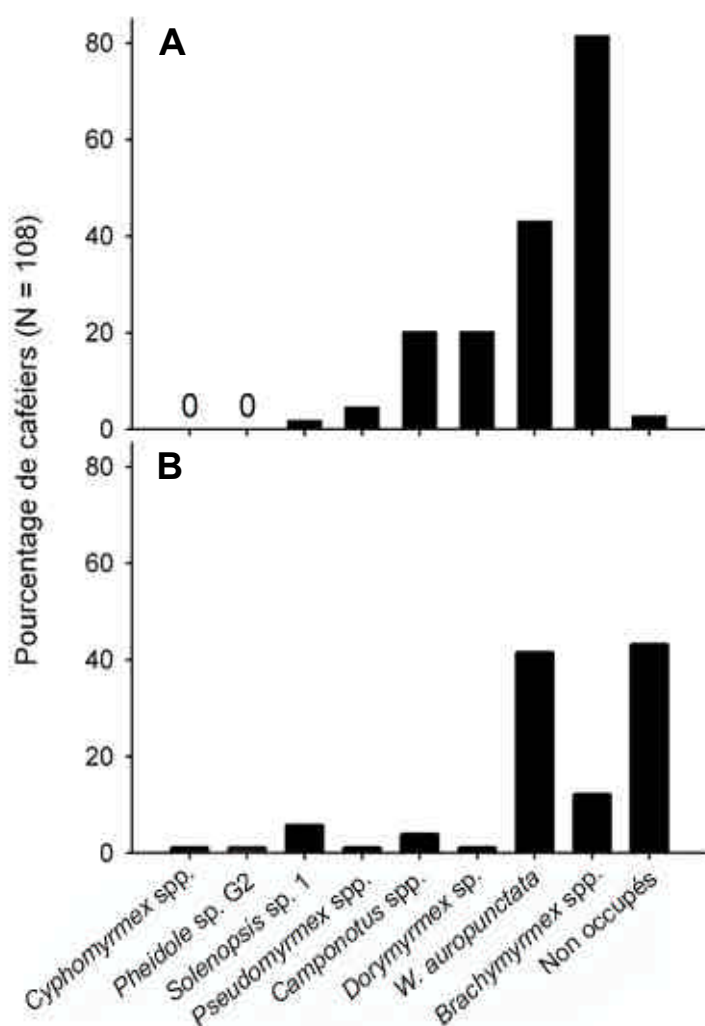


Figure 15. Résultats de l'échantillonnage à vue de *W. auropunctata* et du reste de la myrmécophage dans la plantation 1. Fourmis qui fourragent sur les caféiers (A). Fourmis qui nichent à la base (B). (N = 108)

2. Plantation 2

La seconde plantation est de taille beaucoup plus importante, comptant 1500 plants de caféiers. Nous y avons échantillonné 5 zones. Chacun des 4 angles a constitué une zone et au sein de chacune, 20 plants ont été échantillonnés ; nous avons échantillonné 40 plants dans la

cinquième zone, située dans le centre de la plantation. Les ouvrières de *W. auropunctata* n'ont été observées que sur un seul (0,83%) des 120 plants échantillonnés et des nids ont été détectés à la base de 13 plants (10,83%). La diversité de la myrmécofaune est plus importante dans la plantation 1. Les espèces du genre *Camponotus* y sont les plus fréquentes à la surface des plants, suivies par les espèces des genres *Pseudomyrmex* et *Brachymyrmex* (Figure 16A). Au niveau du sol, les espèces du genre *Solenopsis* ont le plus de nids à la base des plants (Figure 16B).

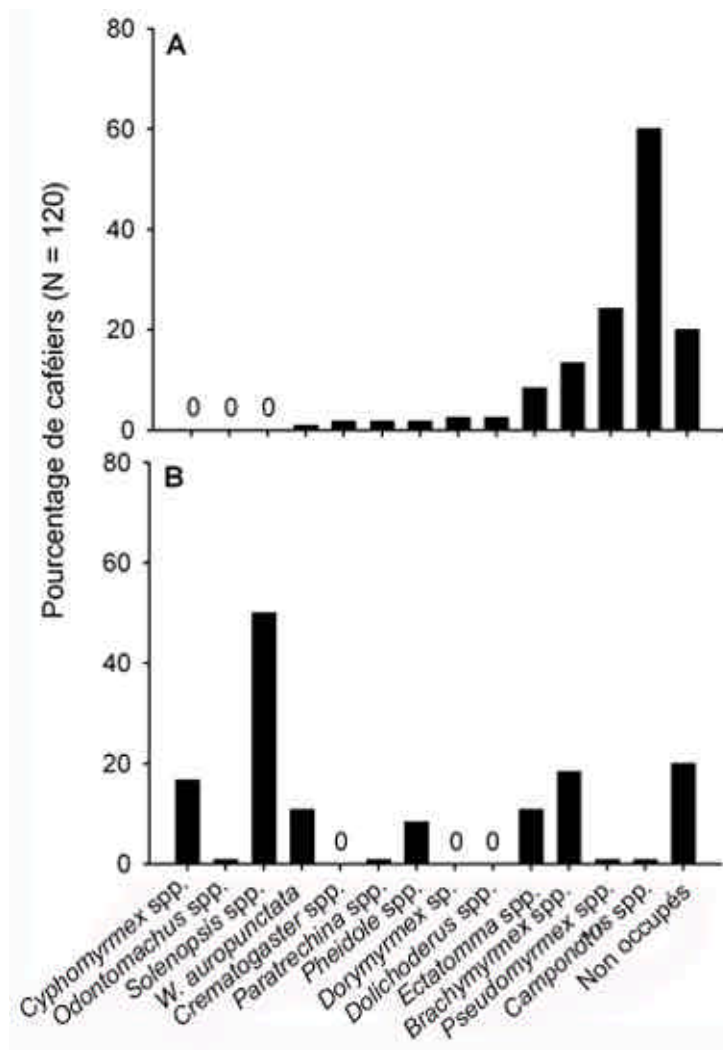


Figure 16. Résultats de l'échantillonnage à vue de *W. auropunctata* et du reste de la myrmécofaune dans la plantation 2 de Pointe - Combi. Fourmis qui fourragent sur les caféiers (A). Fourmis qui nichent à la base (B). (N = 120)

Dans les deux plantations étudiées l'expression de *W. auropunctata* est donc très différente malgré des conditions environnementales identiques et la courte distance séparant ces deux plantations. La diversité de la myrmécofaune est très supérieure dans la grande plantation, pauvre en *W. auropunctata*.

B. Zones dégradées

1. Campagne d'échantillonnage en bords de route

Les échantillonnages réalisés le long de la route d'accès au barrage de Petit Saut (Figure 14), ont permis de caractériser la présence de *W. auropunctata* et de la myrmécofaune associée dans les milieux perturbés et naturels. Vingt sites ont été échantillonnés sur une distance de 10 km le long de la route (500m entre chaque site). Au niveau de chaque site, deux transects perpendiculaires à la route ont été réalisés en disposant des appâts tous les 5m (10 appâts par transects). Les fourmis ont été recensées après 30 min et 1 heure. La présence de *W. auropunctata* a été également recherchée à vue autour des appâts pendant 2 min.

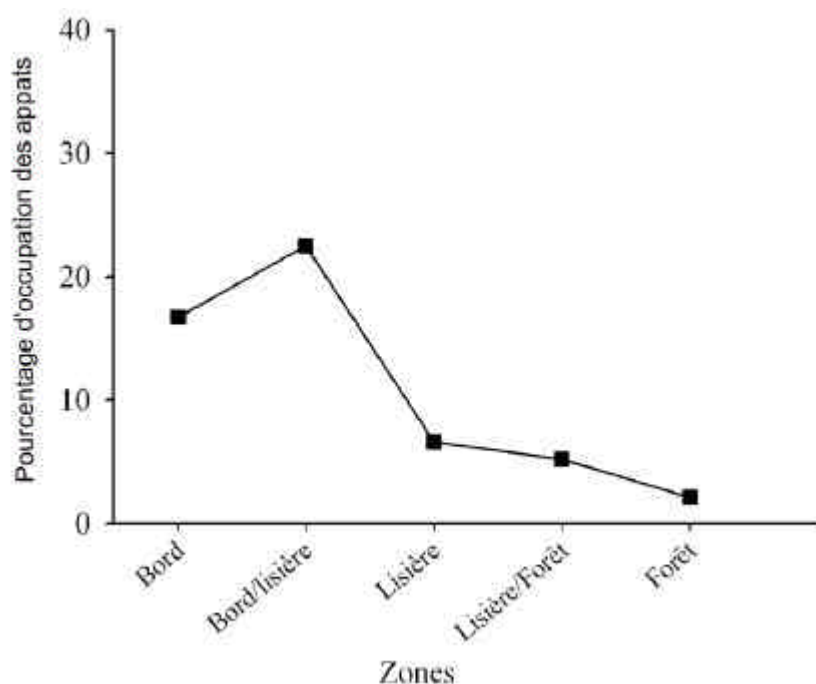


Figure 17. Pourcentage d'appâts occupés par *W. auropunctata* le long des transects réalisés en bords de route.

Nous avons cherché si *W. auropunctata* se distribue uniformément le long de ces transects, passant d'un milieu totalement ouvert à la forêt qui est un milieu fermé. La distance d'éloignement du bord de route, ne permettant pas d'intégrer l'hétérogénéité du milieu ; il a semblé plus pertinent de caractériser 5 types de zones le long des transects (Figure 17) : la zone de « Bord », correspond aux herbacées jouxtant la route, la zone « Bord/Lisière » correspond à un écotone entre les herbacées et les premiers arbustes

pionniers, la Zone de « Lisière » correspond à une formation forestière secondaire (cette zone avait été mise à nue pendant la construction de la route), la zone « Lisière/Forêt » est un écotone entre les deux milieux et la zone de « Forêt » correspond à la forêt primaire non perturbée. Ainsi, on remarque que les ouvrières de *W. auropunctata* n'ont pas été détectées de manière uniforme le long des transects, sa présence diminuant avec la fermeture du milieu (Figure 17).

Wasmannia auropunctata a été détectée dans 17 des 20 sites échantillonnés (85%). Elle est présente sur les appâts dans 16 sites et nous l'avons détectée à vue sur un seul site. *W. auropunctata* a été détectée sur 36 des 400 appâts placés le long des transects (9 %) au bout de 30 min et sur 37 d'entre eux au bout d'une heure (9,25%) (Figure 18). Néanmoins, elle a été détectée à vue autour de 85 appâts (21,25 %). Des espèces appartenant aux genres *Pheidole* et *Crematogaster* ont occupé le plus grand nombre d'appâts (Figure 18).

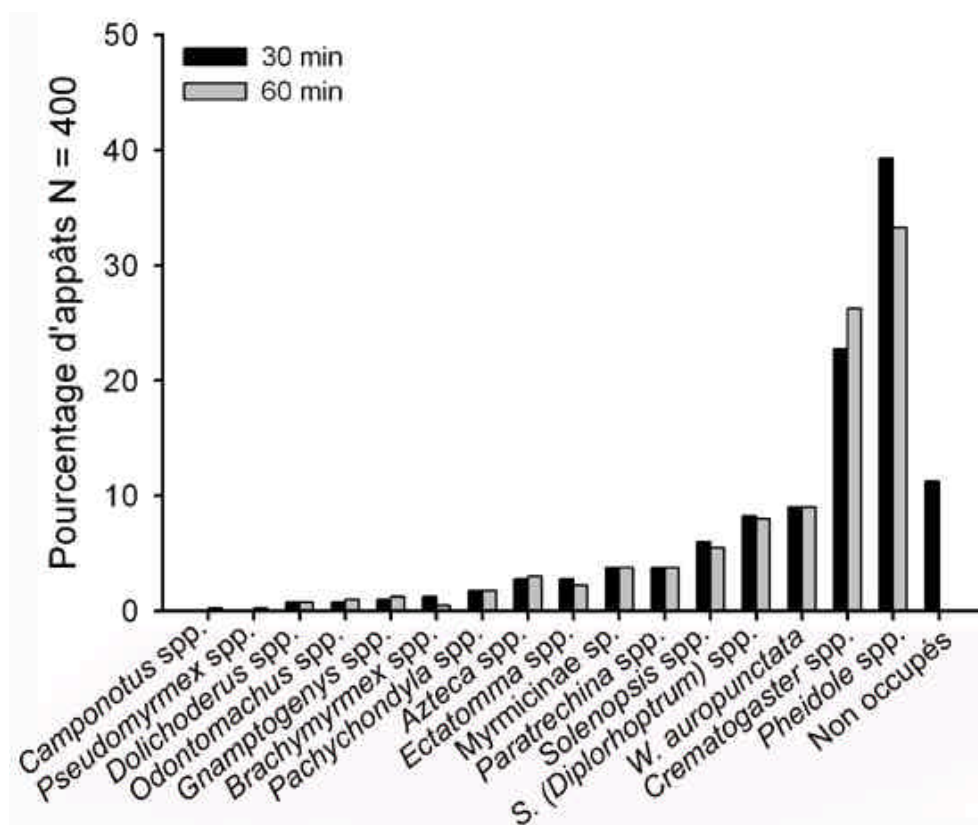


Figure 18. Pourcentage d'appâts occupés par *W. auropunctata* et les autres espèces sur les transects réalisés en bords de route.

2. Détection dans une forêt secondarisée

Le site d'étude est une forêt secondarisée située le long de la route d'accès au barrage de Petit-saut, distinct des 10 km de bords de route échantillonnés précédemment. Cette zone forestière est plus structurée que la lisière, mais n'est pas aussi riche en essences qu'une forêt primaire. Elle a été fortement perturbée lors des travaux d'électrification, il y a environ une dizaine d'années. Nous avons observé que dans cette zone les densités de populations de *W. auropunctata* étaient très importantes.

Des appâts ont été disposés sur neuf transects distants de 5 m parallèles à la lisière (10 appâts par transect disposés tous les 5 m, soit une zone quadrillée de 45 m le long de la lisière s'enfonçant sur 40 m en forêt). Les fourmis ont été recensées sur les appâts après 5, 30, 60, 90 et 120 min. Le recensement à 5 min a permis d'évaluer le temps de découverte des appâts et les autres relevés ont permis d'évaluer les successions et l'exploitation à plus long terme de ces ressources. Nous ne présentons pas ici les résultats obtenus au bout de 5 minutes, qui seront discutés plus loin.

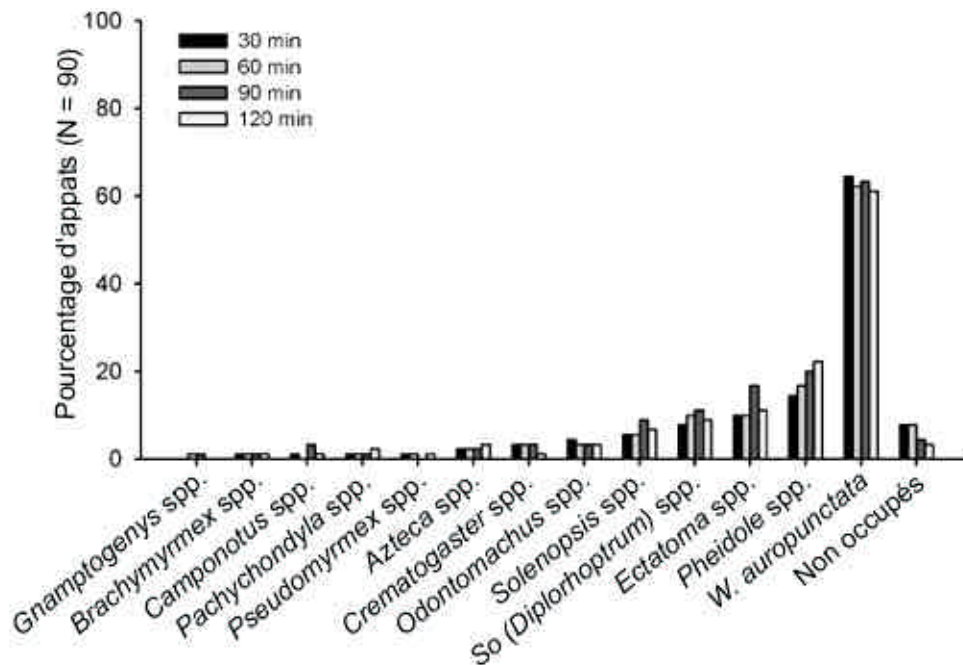


Figure 19. Pourcentage d'occupation des appâts par *W. auropunctata* et le reste de la myrmécofaune dans une formation forestière secondaire

Les ouvrières de *W. auropunctata* occupent le plus grand nombre d'appâts, suivies par celles de *Pheidole*, *Ectatomma*, *Solenopsis* (ss-genre *Diplorhoptrum*) et *Solenopsis* (Figure 19). Cette fois encore, les ouvrières de *W. auropunctata* ne sont pas été détectées de manière uniforme dans toute la zone (Figure 32). Elles monopolisent les appâts de la lisière jusqu'à 20 mètres à l'intérieur de la forêt ; au delà, les autres espèces de fourmis sont progressivement détectées et la proportion d'appâts occupés par *W. auropunctata* diminue, devenant nulle en fin de transect.

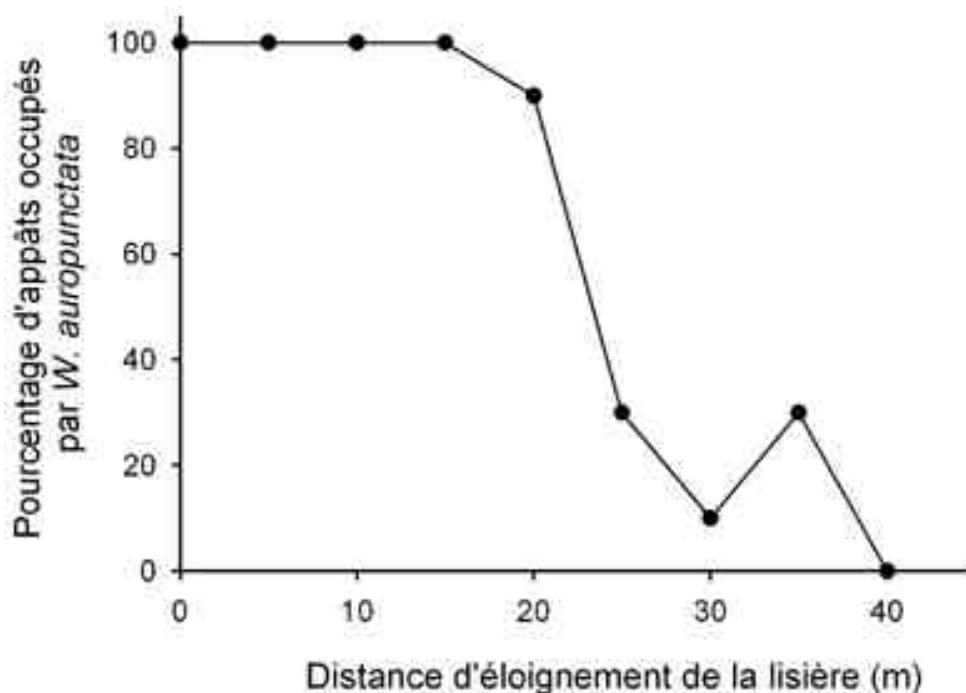


Figure 20. Pourcentage d'occupation des appâts au sol par *W. auropunctata* au bout de 2 heures dans une forêt secondarisée sur la route d'accès au barrage de Petit-saut.

C. Zones naturelles.

Certains transects des échantillonnages sur les dix kilomètres de route aboutissent dans des marigots (fonds de vallées inondables). Ces marigots sont les seules zones non perturbées des transects où *W. auropunctata* a été recensée. Une campagne d'échantillonnage spécifique de 10 marigots a permis de confirmer la présence constante de *W. auropunctata* dans ces milieux (9 marigots sur 10), au sol comme dans la végétation (troncs d'arbres, épiphytes). Mais contrairement aux zones de lisières, sa présence n'est jamais très importante.

Ainsi, sur les 100 appâts disposés au sol, *W. auropunctata* a été détectée sur 16 et 17 d'entre eux respectivement après 30 et 60 minutes (Figure 21). Sur les 398 appâts disposés sur les troncs d'arbres, elle a été détectée sur 19 (4,8%) et 25 (6,3%) d'entre eux

respectivement après 30 et 60 minutes (Figure 21). Sur les 224 épiphytes échantillonnés, 19 (8,5%) abritaient des colonies de *W. auropunctata* (Figure 21).

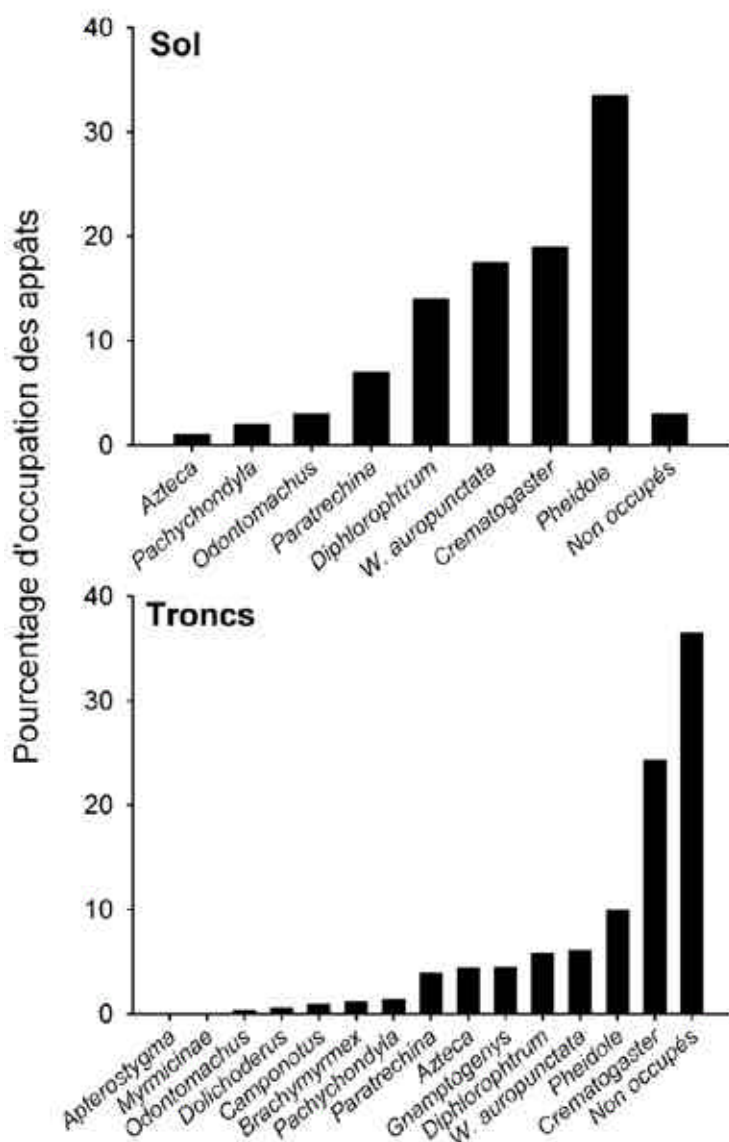


Figure 21. Pourcentage d'appâts occupés par *W. auropunctata* et le reste de la communauté de fourmis dans les Marigots en Guyane (Sol : N= 100 ; Troncs : N = 398).

Les mêmes transects réalisés dans la forêt jouxtant ces marigots n'ont pas permis de mettre en évidence la présence de *W. auropunctata*, que ce soit au sol ou sur les troncs. Cette espèce semble donc très peu commune en forêt, comme nous l'avons remarqué sur les transects partant du bord de la route. Dans les marigots, les nids de *W. auropunctata* ont été retrouvés dans plusieurs types d'épiphytes (Figure 22). Des observations similaires ont été

réalisées dans les forêts inondées du Mexique (Dejean *et al.* 1995) et au niveau de la canopée des forêts humides du Venezuela (Blüthgen *et al.* 2000b).

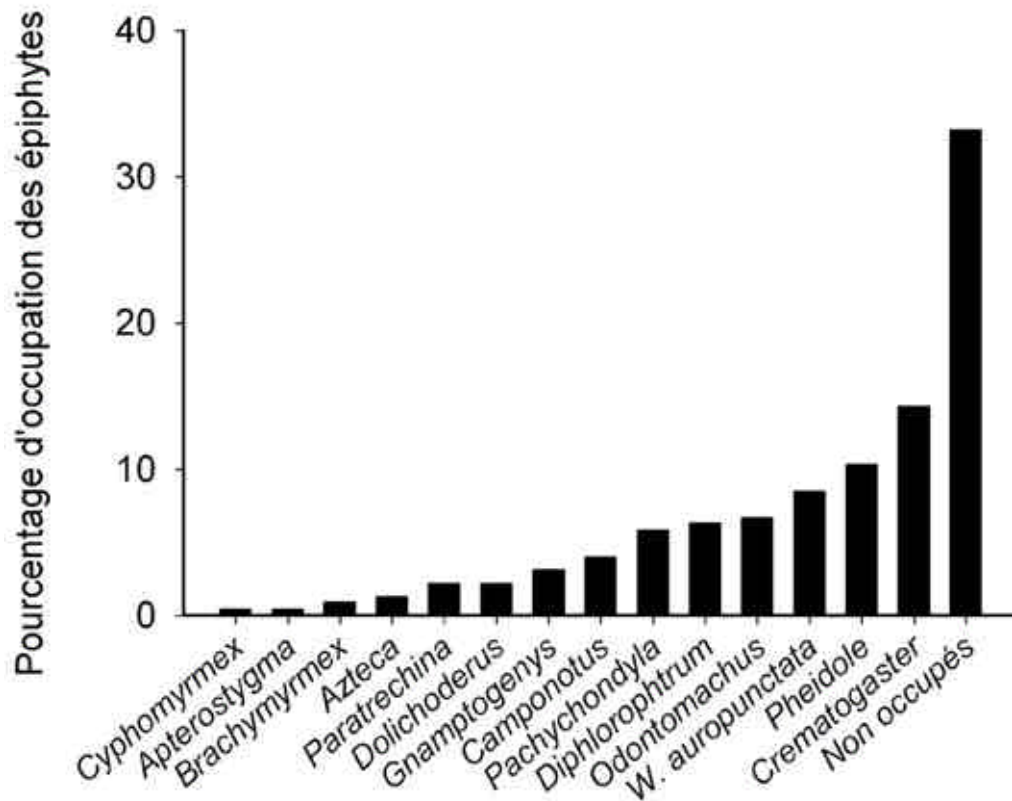


Figure 21. Pourcentage d'occupation des épiphytes par les fourmis dans les marigots.

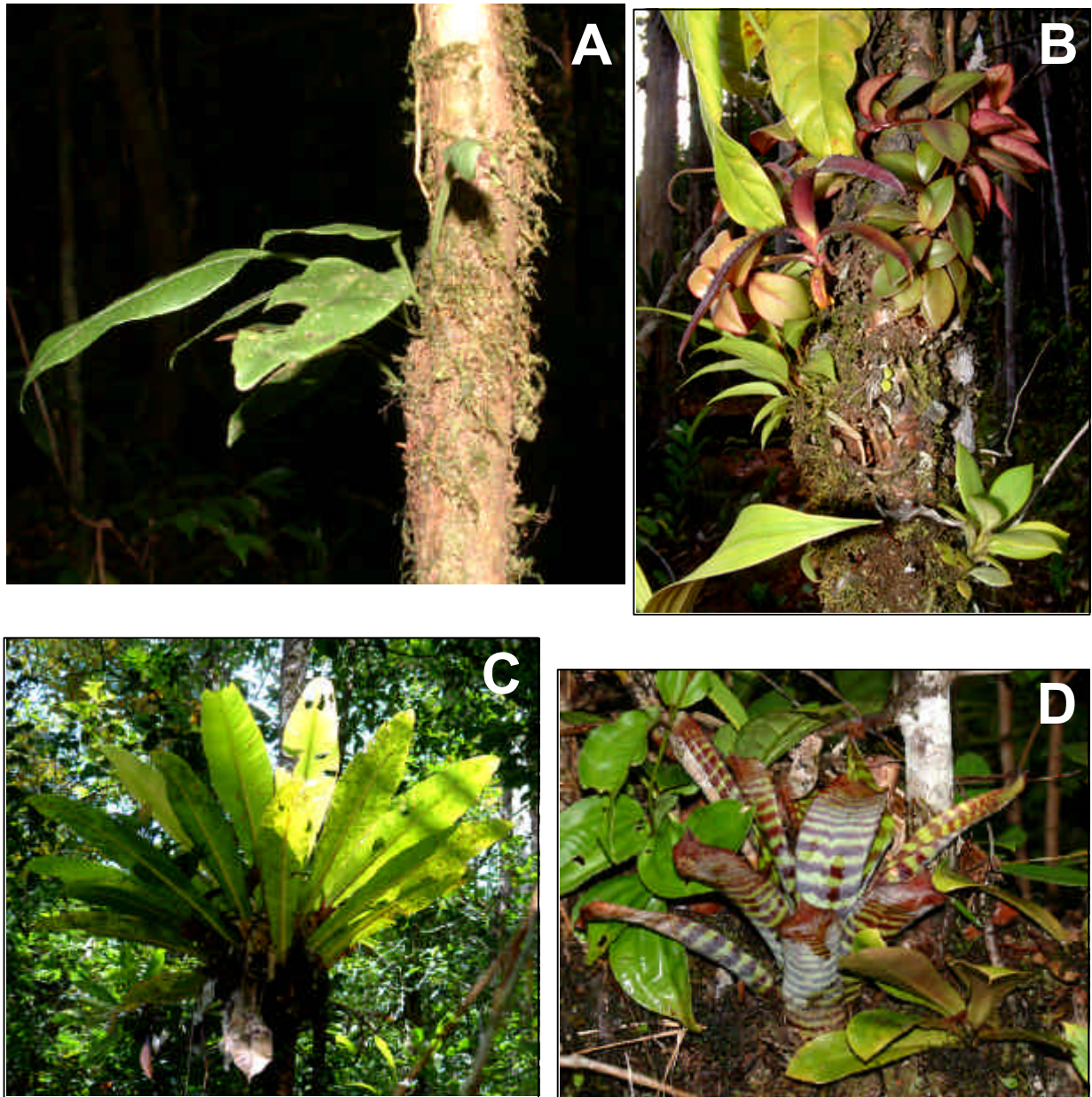


Figure 22. Quelques épiphytes présents sur la végétation en zones inondables de Guyane. Ces épiphytes abritent des colonies de nombreuses fourmis dont celles de *Wasmannia auropunctata*. Les sites de nidifications offerts par les épiphytes sont variables. Ainsi les colonies peuvent s'installer entre le tronc de l'arbre support et le réseau racinaire de la fougère épiphyte *Asplenium* sp. (A). Les racines des différents épiphytes qui composent les jardins de fourmis et la matière organique qui les soutiennent forment des cavités exploitables (B). Les feuilles mortes qui s'accumulent à la base des feuilles de *Philodendron insignie* forment un sol suspendu assurant des conditions favorables à la nidification (C). Enfin la base des feuilles de *Vriesea* sp. forme des cavités pouvant abriter des colonies (D).

D. Discussion

Wasmannia auropunctata est une espèce que l'on retrouve dans plusieurs types de milieux guyanais, allant des milieux anthropisés ou dégradés à certaines zones naturelles comme les marigots. Ces résultats sont en accord avec les informations réunies dans la littérature (Tableau 13). Néanmoins, nous ne l'avons pas retrouvée à l'intérieur des forêts humides jouxtant les routes ou les marigots.

Dans les plantations de café, les deux situations rencontrées rappellent celles observées au Brésil et au Costa Rica, où *W. auropunctata* peut être tantôt dominante, tantôt rare (c.f. Tableau 13). On a remarqué la diversité beaucoup plus faible de la myrmécofaune dans la plantation dominée par *W. auropunctata*.

Les transects réalisés le long de la route apportent plusieurs informations sur *W. auropunctata* dans ces milieux. Cette espèce y est commune mais ne domine que très rarement. Plus on s'enfonce dans l'intérieur de la forêt (i.e. plus le milieu se referme), moins on détecte d'ouvrières de *W. auropunctata* sur les appâts : elle est quasiment absente sur les appâts déposés en forêt. L'étude réalisée dans la forêt secondarisée, montre que *W. auropunctata* peut être localement ultra dominante. Les densités de population observées dans cette zone sont si importantes qu'elle est en situation de monopole : les autres espèces sont exclues et ne sont détectées à nouveau que plus loin dans la forêt. Cette situation rappelle celle observée dans une forêt de Nouvelle-Calédonie en cours d'invasion (Article 2).

La présence de *W. auropunctata* dans 9 marigots sur les 10 échantillonnés laisse penser que cette espèce est très commune dans ce type de milieu, du moins en Guyane. Elle semble être bien intégrée au sein de la communauté de fourmis et nous n'avons pas relevé de sites où ses populations dominaient des zones entières comme dans certaines zones dégradées. Les marigots sont des zones naturelles instables. En effet, en saison humide les fortes pluies font monter les niveaux des cours d'eau qui inondent les fonds de vallées. Généralement, on considère que les organismes vivant dans des environnements instables, se caractérisent par de larges niches écologiques et un niveau élevé de plasticité (Morse 1980) : le fait que *W. auropunctata* se retrouve dans ces milieux prouve qu'elle est adaptée pour y vivre.

Si l'on considère ces milieux comme les zones de répartition naturelle, on peut penser que l'instabilité qui y règne a pu sélectionner des aptitudes qui prédisposent cette espèce à coloniser d'autres zones instables, si elle y trouve des conditions favorables à son

développement. Nos résultats confirmeraient donc la qualification de « disturbance specialist » donnée à *W. auropunctata* par Majer et Delabie (1999).

Enfin, les densités de populations observées dans la petite plantation de café, dans la forêt secondarisée et dans d'autres zones perturbées laissent penser qu'en Guyane les populations de *W. auropunctata* peuvent être organisées en structures polycaliques et polygynes à une petite échelle spatiale, une situation équivalente à celle décrite par Ulloa-Chacón dans une autre zone de son aire d'origine (Ulloa-Chacón 1990).

IV. Structure sociale des populations de *W. auropunctata* dans sa zone d'origine

Comme le soulignent Tsutsui et Suarez (2003), on considère que le succès des fourmis envahissantes repose sur un changement de structure sociale durant la phase d'introduction ou quelque temps après. Ainsi ces sociétés passeraient du stade de petites colonies, avec des territoires de petites tailles à celui de « super colonies » couvrant de larges territoires, avec des densités de nids très importantes. Nous avons montré qu'en Nouvelle-Calédonie une seule super colonie de *W. auropunctata* occupe la quasi-totalité de la surface de l'île. Mais qu'en est il de la situation en Amérique du Sud, zone d'origine ?

A. *Zones agricoles*

Une étude portant sur l'agressivité intraspécifique de *W. auropunctata* a été réalisée dans quatre plantations de cacao au Brésil, une des zones d'origine de l'espèce (Article 1). A l'échelle d'une plantation, des ouvrières provenant de colonies séparées de plusieurs km ne montrent d'agressivité réciproque. Entre les plantations, les ouvrières montrent une agressivité très marquée, sauf dans un cas, mais on observe alors que des plants de cacao ont été transportés entre les deux plantations en cause. Ainsi, à l'échelle régionale, *W. auropunctata* se comporte comme une espèce multicoloniale.

En Guyane, nous avons testé l'agressivité de *W. auropunctata* au sein des deux plantations de café étudiées, distantes de 500 m. Deux colonies avec reine (s) séparées d'au moins 10 mètres ont été récoltées dans chacune des plantations. Le protocole utilisé pour évaluer l'agressivité est celui décrit dans l'article 1. Nous avons d'abord testé l'agressivité entre des ouvrières de colonies provenant d'une même plantation, puis entre des ouvrières provenant des deux plantations.

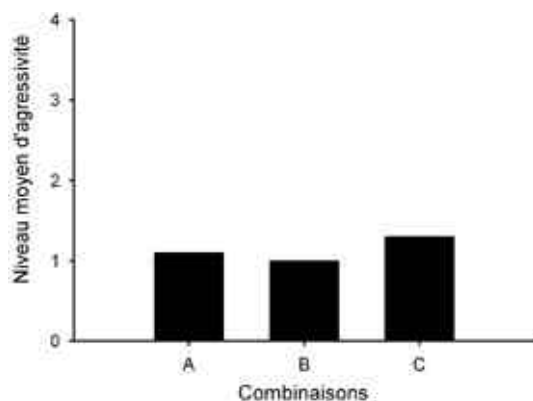


Figure 22. Résultats des expériences d'agressivité intraspécifique entre colonies de *Wasmannia auropunctata* récoltées dans des plantations de café en Guyane. **A** : Au sein de la plantation 1 ; **B** : Au sein de la plantation 2 et **C** : entre les plantations 1 et 2. (N = 10 pour chaque cas)

Aucune agressivité inter et intra plantation n'a été décelée (Figure 22). Même si les distances sont très faibles, ces résultats confirment qu'en Guyane les populations de *W. auropunctata* peuvent être organisées en structure polycalique. Nous retrouvons donc le même pattern qu'en Nouvelle-Calédonie, mais sur une petite échelle. Il faut souligner que ces expériences ont été menées dans des zones agricoles, qui sont des zones perturbées.

B. Zones naturelles guyanaises

En Guyane, les marigots sont les seules zones naturelles où *W. auropunctata* a été communément rencontrée. Ce type de milieu offre donc l'opportunité de caractériser l'agressivité entre des ouvrières provenant de zones naturelles.

Des colonies avec reine(s) ont été récoltées dans 4 marigots (Figure 23). Le protocole utilisé pour évaluer l'agressivité intra spécifique est le même que celui décrit dans l'article 1. Dans un premier temps, nous avons caractérisé l'agressivité au sein de chacun de ces marigots (agressivité « intra marigots »). Les distances entre les colonies testées varient entre 1 et 28 m (Figure 24). Ensuite nous avons confronté des ouvrières provenant des différents marigots (agressivité « inter marigots »). Dans ce cas, les distances entre les colonies varient entre 0,5 et 5 Km (Figure 23).

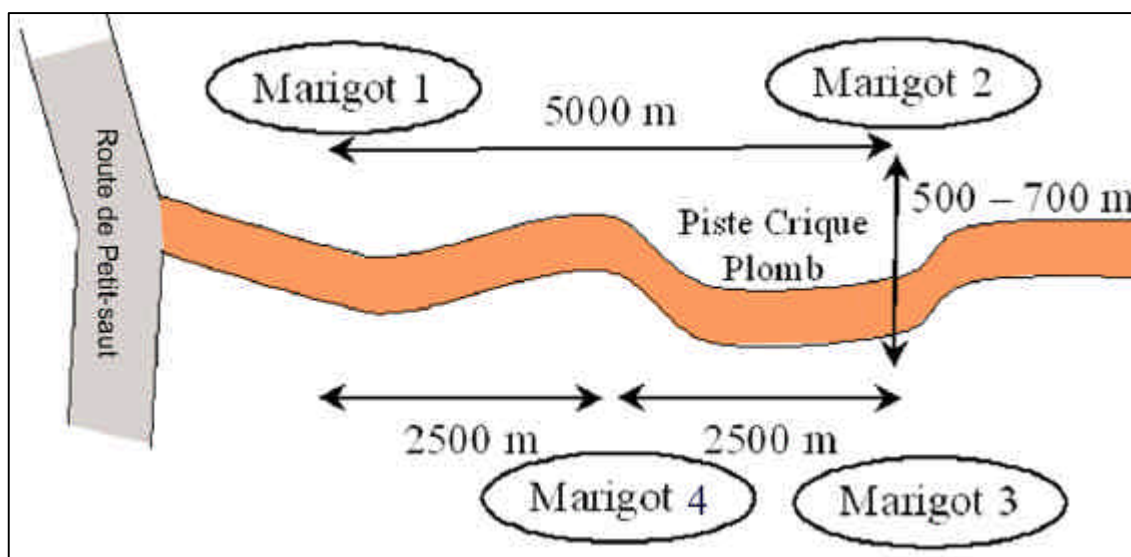


Figure 23. Schéma représentant le positionnement des marigots entre eux. L'agressivité intraspécifique des ouvrières de *W. auropunctata* a été testée au sein de chaque marigot et entre les marigots.

1. Agressivité intra-marigots

L'agressivité entre les ouvrières issues de colonies distinctes n'est pas systématique. La distance la plus petite pour laquelle une forte agressivité (>3) a été observée est de 10 m, au sein du marigot 1 (Figure 24). La plus grande distance pour laquelle nous avons noté une absence d'agressivité entre ouvrières est de 28 m, au sein du marigot 4 (Figure 24). Dans tous les marigots sauf le marigot 3, nous avons observé de l'agressivité entre certaines colonies. Les tests d'agressivité ont montré que les colonies des marigots 1, 2 et 4 appartenaient à seulement 2 populations au sein de chaque marigot.

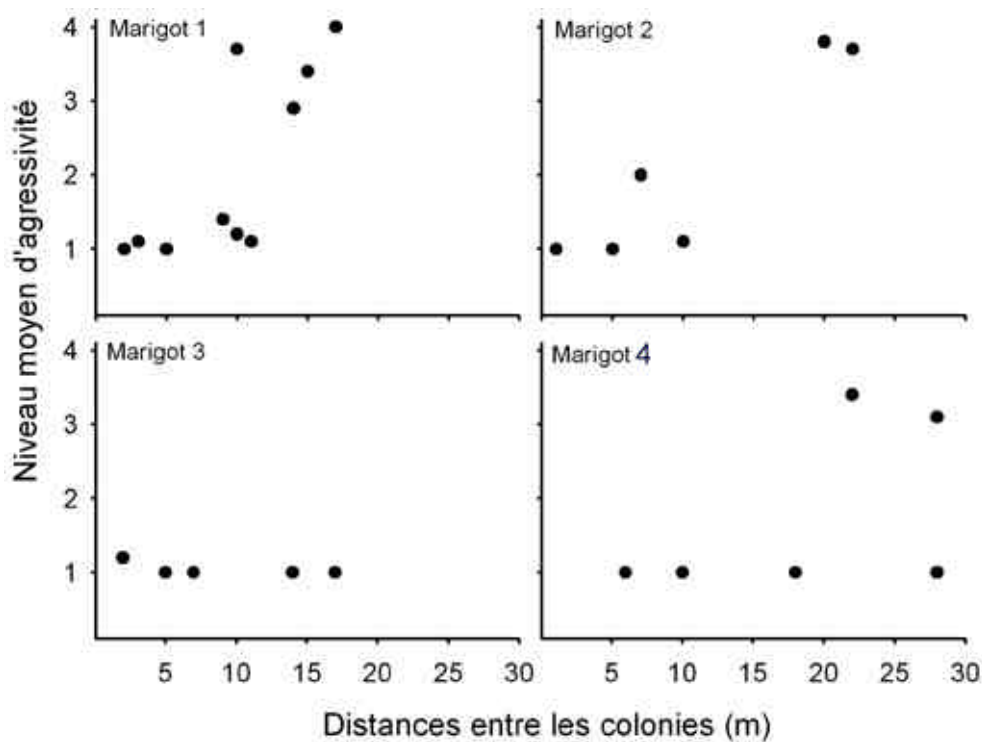


Figure 24. Résultats des expériences d'agressivité « intra-marigot » entre les ouvrières de *W. auropunctata*. (N = 10 pour chaque paire de colonies)

2. Agressivité inter marigots

Au sein des marigots 1, 2 et 4, où 2 populations ont pu être détectées, nous avons choisi une colonie de chaque population. Pour le marigot 3, qui ne compte qu'une population, seule une colonie a été choisie.

L'agressivité n'est pas systématique entre les ouvrières provenant de marigots différents (Figure 25). Une absence d'agressivité peut être observée entre des individus séparés de 2,5 voir 5 km. L'absence d'agressivité entre ouvrières indique qu'elles

appartiennent à une même population. Les résultats des expériences inter marigots nous ont donc surpris : ils montrent qu'il existe une situation d'imbrication des populations des différents sites.

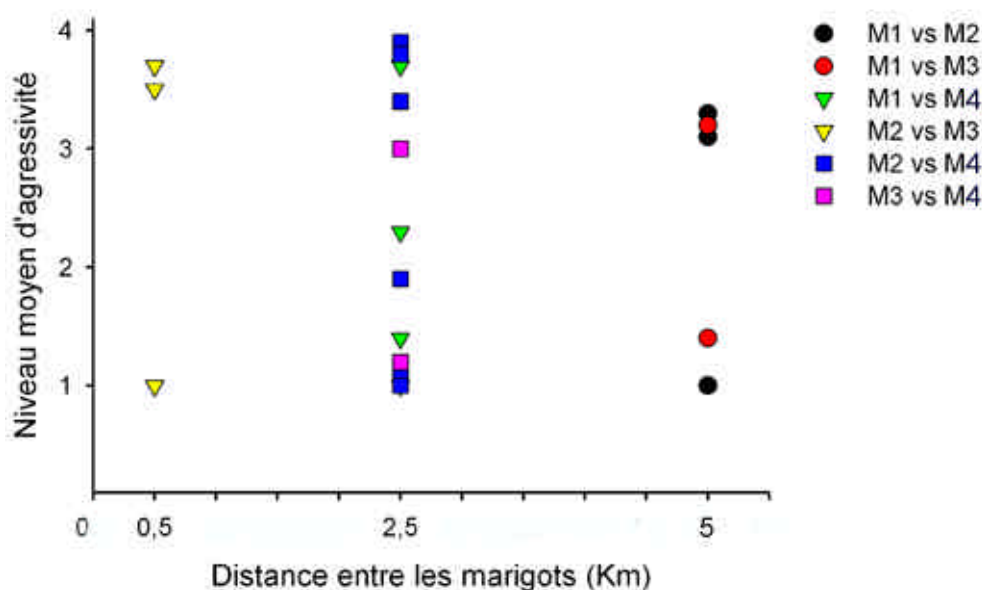


Figure 25. Résultats des expériences d'agressivité « inter-marigots » entre les ouvrières de *W. auropunctata*. (N = 10 pour chaque paire de colonies)

Un examen attentif des résultats réunis montre l'imbrication de 2 populations distinctes seulement, chaque colonie testée étant rattachable à l'une ou l'autre des populations (Tableau 14). Ces résultats montrent que ce soit à l'échelle locale (intra-marigots) ou à une échelle plus grande (inter-marigots) les résultats sont identiques et que seules 2 populations co-existent dans ce milieu naturel.

Tableau 14. Matrice des valeurs moyennes des tests d'agressivité entre ouvrières de colonies provenant de marigots différents.

	1A	1B	2A	2B	3	4A	4B
1A	/						
1B	2.9	/					
2A	1	3.3	/				
2B	3.1	1	3.7	/			
3	1.4	3.2	1	3.7	/		
4A	2.3	1.4	3.4	1.1	3	/	
4B	1	3.7	1	3.9	1.2	3.2	/

Si l'existence de 2 populations se confirmait au sein des marigots échantillonnés, cela indiquerait que ces populations, imbriquées conservent une certaine homogénéité génétique.

Plusieurs mécanismes biologiques peuvent conduire à ce maintien : l'accouplement intranidal entre sexués apparentés et le rejet de autres, ou le cleansing génétique mis en avant par certains auteurs (Giraud *et al.* 2002).

Le réseau hydrographique peut représenter une voie de dispersion naturelle de l'espèce et expliquer l'imbrication des populations. En effet, lors des phénomènes de montées des eaux, les nids installés dans des éléments transportables comme des branches mortes (ou simplement le caractère de « surfing ant » des individus *W. auropunctata* : Jaffe 1993) pourraient permettre la dispersion de populations entre différents marigots.

Toutes les ouvrières et les reines des colonies testées ont été conservées et font l'objet d'études de biologie moléculaire. Les résultats de ces études devraient permettre de valider ou d'invalidier ces hypothèses.

C. *Discussion*

Les résultats des expériences menées au Brésil et en Guyane montrent donc que les populations de *W. auropunctata* ont une organisation sociale qui les prédisposent à établir des populations unicoloniales dans les zones où elles sont introduites. On peut alors se demander si l'unicolonialité observée dans les zones d'introductions ne correspond pas simplement un changement d'échelle par rapport à la situation dans la zone d'origine. Ces résultats affaiblissent quelque peu l'hypothèse selon laquelle un bottleneck génétique lors d'une introduction dans de nouvelles zones va contribuer à « l'apparition » de l'unicolonialité (Tsutsui *et al.* 2003). Le bottleneck génétique, du à l'isolement géographique des populations introduites, viendrait alors plutôt renforcer et accentuer cette tendance à l'unicolonialité.

Ainsi dans sa zone d'origine, les colonies de *W. auropunctata* sont organisées en structures polycaliques et polygynes. Cette caractéristique avait été remarquée par plusieurs auteurs dans les milieux dégradés, mais pas encore dans les milieux naturels (Armbrecht et Ulloa Chacón 2003, Ulloa Chacón 1990).

Si les conditions lui sont favorables, *W. auropunctata* est donc capable de développer des populations importantes, ce qu'on observe dans certaines zones agricoles ou perturbées. Néanmoins, l'espèce est détectée sans être dominante dans de nombreux milieux, ce qui indique que certains facteurs la régulent. Parmi ces facteurs, les interactions avec les autres espèces de fourmis pourraient jouer un rôle primordial.

V. Interactions entre *W. auropunctata* et la myrmécofaune locale

A une échelle locale les populations de *W. auropunctata* sont organisées en réseaux d'agrégats. Au sein de ces réseaux, l'agressivité et donc la compétition intraspécifique est faible. Pourtant, sauf dans quelques situations, les populations de *W. auropunctata* n'atteignent pas des densités élevées au point de saturer le milieu.

Nous avons cherché les espèces susceptibles d'entrer en compétition avec les ouvrières de *W. auropunctata* dans différents milieux où des populations ont été mises en évidence. La technique des appâts a déjà permis d'avoir plusieurs informations : détection des ouvrières de *W. auropunctata* et estimation de leur densité de population, aperçu de la diversité des espèces susceptibles de consommer le même type de ressources alimentaires, distinction entre les espèces qui entrent en compétition d'exploitation et celles qui entrent en compétition d'interférence. Les interactions entre *W. auropunctata* et les espèces qui ont montré la plus grande habilité à exploiter les appâts ont été étudiées de façon plus approfondie.

A. *Zones agricoles*

Le statut de *W. auropunctata* est différent dans les deux plantations de cafés étudiées : dans la première, les ouvrières de *W. auropunctata* fourragent sur 43% des caféiers et des nids se trouvent à la base de 41% d'entre eux ; dans la seconde, les ouvrières ne fourragent que sur un seul plant (0,83%) et des nids ont été trouvés à la base de 10,8% d'entre eux ; la diversité de la myrmécofaune est beaucoup plus faible dans la première plantation.

Dans les deux plantations, des appâts ont été disposés au sol afin d'étudier l'habilité des différentes espèces de fourmis présentes à exploiter ces ressources de nourriture. L'identité et l'effectif des ouvrières de chaque espèce présente sur les appâts ont été notés toutes les 30 min pendant 2 heures.

1. **Exploitation des appâts**

a) *Plantation 1*

A chaque passage, tous les appâts étaient occupés par des fourmis. Quatre espèces ont occupé la majorité des 33 appâts disposés au sol : *Dorymyrmex* sp., *Pheidole* sp. G2, *Solenopsis* sp.1 et *W. auropunctata* (Figure 26) (le code de l'espèce *Pheidole* sp.G2 fait

référence à l'article 4). Les ouvrières des différentes espèces de *Brachymyrmex* n'ont été que très peu présentes sur les appâts, alors qu'elles fourragent sur plus de 80% des caféiers. Au cours du temps, le nombre d'appâts occupés par les ouvrières de *Dorymyrmex* sp. a diminué, passant de près de 50% après 30min à moins de 20% au bout des 2 heures. Le nombre d'appâts occupés par les ouvrières de *Pheidole* sp. G2 et de *Solenopsis* sp.1 est resté stable durant toute l'expérience. *Wasmannia auropunctata* a occupé plus d'appâts après 60 min.

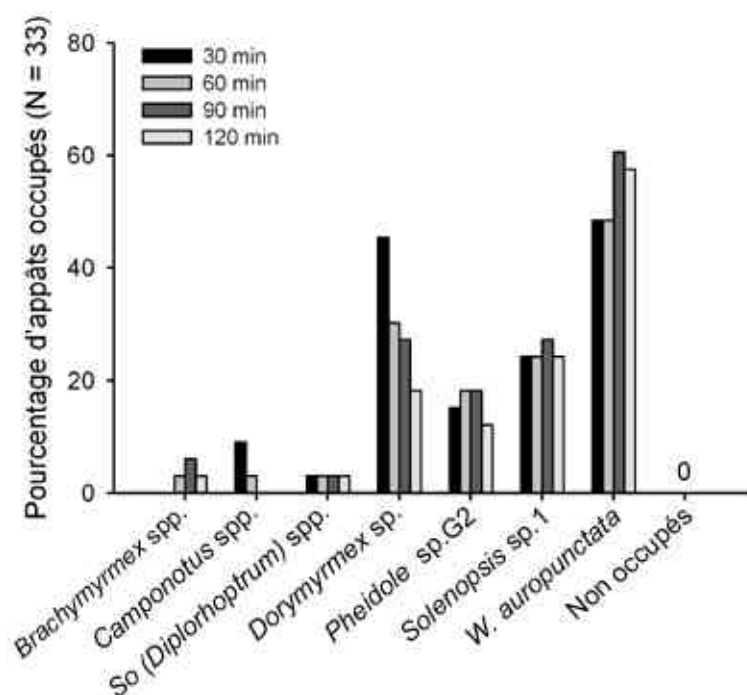


Figure 26. Evolution de l'occupation des appâts par les ouvrières de *Wasmannia auropunctata* et celles des autres espèces, au niveau du sol de la plantation 1 de café de Pointe-Combi.

Les dynamiques de recrutement de ces quatre espèces ont été différentes au cours du temps (Figure 27). Chez *Dorymyrmex* sp. et *Solenopsis* sp.1, le recrutement a atteint un plateau au bout de 30 min puis est resté stable aux autres passages, avec une valeur inférieure pour *Dorymyrmex* sp. Chez *Pheidole* sp. G2, la courbe de recrutement a une forme en cloche, leur effectif augmentant jusqu'à 60 min puis diminuant. Cette diminution d'effectif n'est pas due à l'arrivée d'autres compétiteurs : cette dynamique de recrutement est peut être normale chez l'espèce, ou peut être s'agit-il d'une réaction de défense à l'arrivée de parasitoïdes comme observé chez d'autres espèces (Orr 1998). Chez *W. auropunctata*, les ouvrières ont été plus nombreuses à chaque passage.

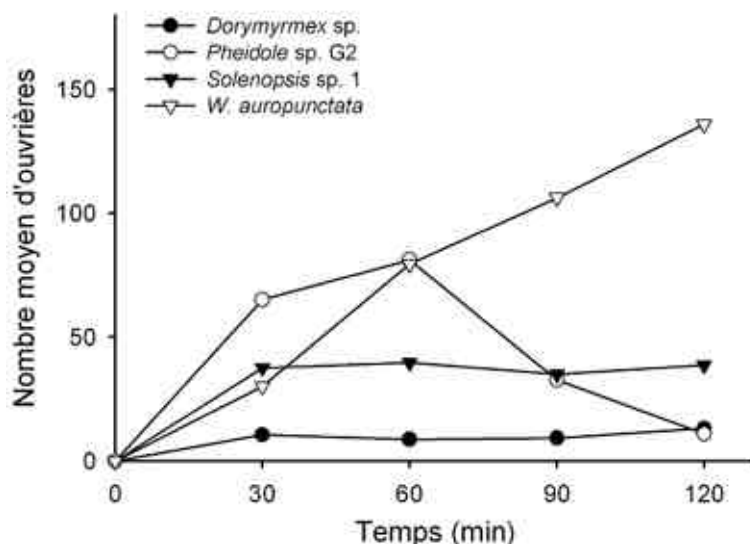


Figure 27. Dynamique de recrutement des ouvrières pour les quatre espèces les plus présentes sur les appâts au niveau du sol de la plantation 1 de café de Pointe-Combi.

A chaque passage, les nombres d'ouvrières recrutées sont différents entre les espèces, sauf à 60 min (Tableau 15). Des tests Post-hoc (c de dunnett) révèlent que les ouvrières de *Pheidole* sp. G2 ont été significativement plus nombreuses que celles de *Dorymyrmex* sp. au premier passage. A 90 et 120 min, les ouvrières de *W. auropunctata* ont été significativement plus nombreuses que les ouvrières des trois autres espèces sur les appâts.

Tableau 15. Comparaison du nombre d'ouvrières recrutées à chaque passage pour les espèces les plus présentes sur les appâts. Résultats des tests de Kruskal-Wallis. NS = $P > 0,05$; * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$.

Temps	<i>H</i>	ddl	<i>P</i>
30 min	9,90	3	*
60 min	6,25	3	NS
90 min	9,10	3	*
120 min	20,90	3	**

Dorymyrmex sp., qui appartient à la sous-famille des Dolichoderinae, est typiquement une espèce opportuniste. Ses ouvrières hautes sur pattes ont une vitesse de déplacement assez élevée. Elles exploitent rapidement les sources de nourriture en petit nombre mais les abandonnent tout aussi rapidement dès l'arrivée des espèces de rang supérieur. Les trois autres espèces sont des dominantes (« extirpator » ou « encounter » selon la classification de Wilson 1971): leurs ouvrières découvrent une source de nourriture, recrutent en masse et la défendent contre les compétiteurs.

b) Plantation 2

La diversité de la myrmécofaune recensée sur les appâts est plus importante dans cette plantation que dans la première. La plupart des genres sont représentés par plusieurs espèces. A part *W. auropunctata*, l'identité des autres espèces n'a pas pu être déterminée sur le terrain et les résultats sont donc présentés au niveau du genre (échantillons en cours de détermination). La majorité des 60 appâts disposés au sol ont été occupés par les espèces appartenant aux genres *Pheidole*, *Ectatomma* et *Solenopsis* (Figure 28). Les ouvrières de *W. auropunctata* n'ont été présentes que sur très peu d'appâts. Contrairement à la plantation 1, un certain nombre d'appâts n'ont pas été découverts par les fourmis au cours de l'expérience.

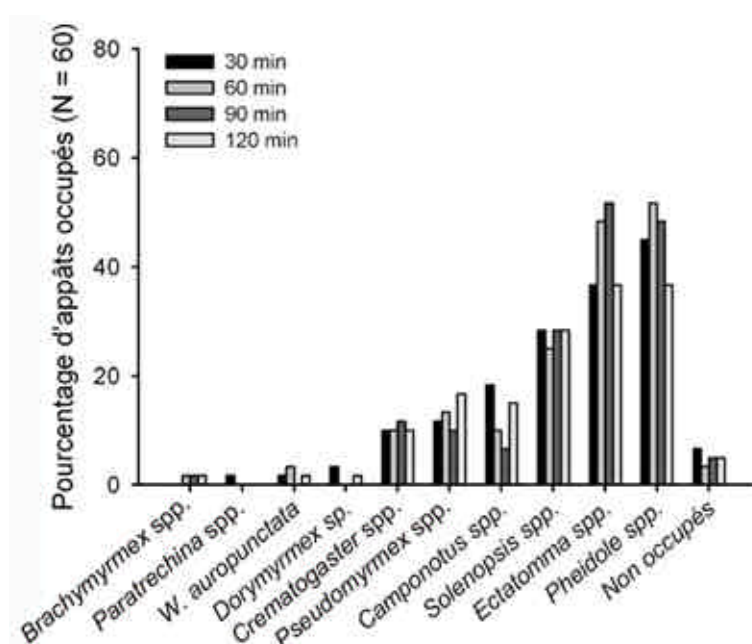


Figure 28. Evolution de l'occupation des appâts par les ouvrières de *Wasmannia auropunctata* et celles des autres genres, au niveau du sol de la plantation 2 de café de Pointe-Combi.

Les dynamiques de recrutement des espèces les plus présentes sur les appâts ont été différentes au cours du temps (Figure 29). Le genre *Ectatomma* appartient à la sous-famille des Ponerinae, ses ouvrières de grandes tailles (> 1cm) fourragent en solitaire ou en petits groupes. Leurs effectifs sur les appâts n'ont jamais été très importants. Leur grande taille leur permet de s'aventurer sur les appâts déjà occupés par d'autres espèces et de rapidement prendre un bout d'appât. Les ouvrières des espèces de *Pheidole* et de *Solenopsis* ont recruté en masse mais par rapport à la plantation 1, les effectifs moyens des ouvrières recrutées ont

été nettement inférieurs (différence d'échelle). Pour les *Pheidole*, on observe toujours le même pattern, à savoir un recrutement en forme de cloche.

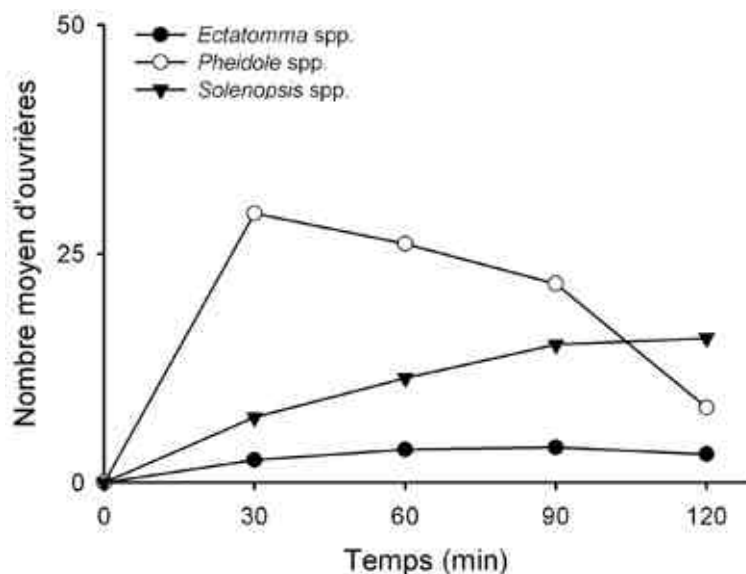


Figure 29. Dynamique de recrutement des ouvrières pour les quatre espèces les plus présentes sur les appâts au niveau du sol de la plantation 1 de café de Pointe-Combi.

Dans la plantation 1 plusieurs espèces arrivent à se maintenir dans un milieu dominé par *W. auropunctata*. Certaines sont des opportunistes comme *Brachymyrmex* spp. et *Dorymyrmex* sp. qui découvrent rapidement des sources de nourriture. Ainsi, ces espèces arriveraient à se maintenir car elles sont de bonnes compétitrices au niveau de l'exploitation des ressources, elles doivent également avoir les moyens de défendre efficacement leurs nids. D'autres au contraire sont de véritables compétiteurs d'interférence comme *Pheidole* sp.G2 et *Solenopsis* sp.1. Nous avons donc choisi d'approfondir la manière dont les ouvrières de ces deux espèces défendaient les ressources contre *W. auropunctata*.

2. Confrontations avec les dominantes

Pheidole sp. G2 et *Solenopsis* sp. 1 nichent au niveau sol dans des structures composées de galeries souterraines s'enfonçant sur plusieurs dizaines de centimètres (Figure 30). Les nids peuvent se trouver à la base des plants de café et en zones découvertes. Ces deux espèces sont polymorphes et leurs ouvrières sont bien plus grandes que celles de *W. auropunctata*. Chez *Pheidole* sp.G2, deux castes peuvent être facilement distinguées, les minors et les majors.

Chez *Solenopsis* sp.1, plusieurs castes sont présentes, mais la différence n'est pas aussi nette et on observe plutôt une gradation dans les tailles entre deux extrêmes. Les ouvrières de *Pheidole* sp. G2 n'ont pas été observée en train d'exploiter le miellat produit par les hémiptères, contrairement aux ouvrières de *Solenopsis* sp. 1. Par contre, nous avons vu des ouvrières de *Pheidole* sp.G2 ramener des graines dans le nid.

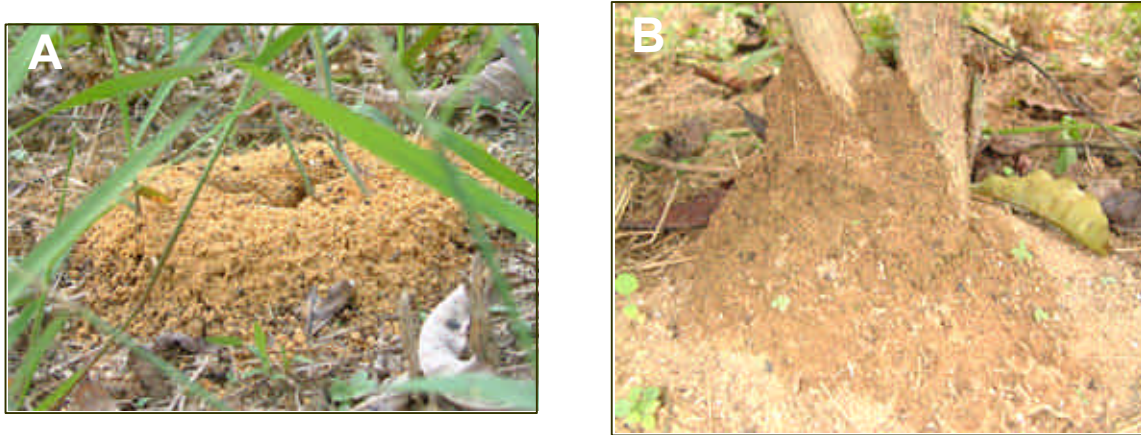


Figure 30. Vue des nids de *Pheidole* sp. G2 (A) et de *Solenopsis* sp.1 (B), au sol des plantations de café de Pointe - Combi en Guyane.

Le comportement de ces deux espèces au contact des ouvrières de *W. auropunctata* a été observé au cours d'expériences d'introduction à court terme, en suivant toujours le même protocole. Pour *Pheidole* sp.G2, nous avons également compté le nombre de majors recrutés après l'introduction des ouvrières de *W. auropunctata*. Cette information n'a pas pu être prise en compte chez *Solenopsis* sp.1 puisque les différences de taille n'étaient pas aussi nettes.

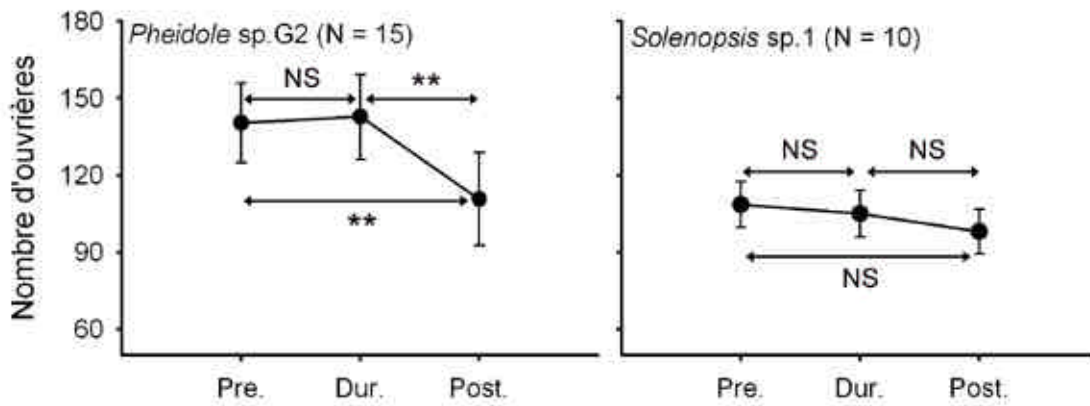


Figure 31. Nombre d'ouvrières sur les appâts (moyenne $\pm$ SE) avant l'introduction des ouvrières de *Wasmannia auropunctata* (Pre), 20 min après l'introduction et 30 minutes après leur retrait (test-t pour données appariées suivi par une correction de Bonferroni ; NS : $P > 0,05$; ** : $P < 0,05$).

Pour les deux espèces, le nombre d'ouvrières présentes sur les appâts n'a pas varié après l'introduction des ouvrières de *W. auropunctata* (Figure 31). Après le retrait des ouvrières de *W. auropunctata*, le nombre d'ouvrières de *Pheidole* sp.G2 a diminué significativement. Cette diminution rappelle la dynamique de recrutement observé qui avait une forme en cloche. La diminution n'a pas été significative pour *Solenopsis* sp.1.

Tableau 16. Tendance de *Wasmannia auropunctata* et des espèces compétitrices à initier ou gagner les interactions. Pour *Pheidole* sp.G2, les nombres entre parenthèses correspondent aux interactions initiées ou gagnées par les majors (test du χ^2 : NS = $P > 0,05$; * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$).

Espèces	No de rencontres	Initiation (%)			Issue (%)		
		Wasm	Autres	P	Wasm	Autres	P
<i>Pheidole</i> sp.G2	75	41,3	58,7 (56,7)	NS	21,3	78,7 (78,7)	**
<i>Solenopsis</i> sp.1	50	84	16	**	8	92	**

Les ouvrières de *W. auropunctata* ont initié autant d'interactions que celles de *Pheidole* sp. G2 et beaucoup plus d'interactions que les ouvrières de *Solenopsis* sp.1 (Tableau 16). Elles ont perdu significativement plus d'interactions que leurs adversaires (Tableau 16). Chez *Pheidole* sp. G2, seuls les majors sont capables de tuer les ouvrières de *W. auropunctata* grâce à leurs mandibules puissantes. Les minors évitent d'initier des interactions avec les ouvrières de *W. auropunctata* et recrutent directement les majors qui viennent se positionner à la sortie du tube d'accès des *W. auropunctata* (cf Article 4). Quand les ouvrières de *W.*

auropunctata sont saisies entre les mandibules des majors de *Pheidole* sp.G2, elles sont immédiatement écrasées et ne peuvent se défendre.

Comme *W. auropunctata*, les ouvrières de *Solenopsis* sp. 1 injectent un venin dans le corps de leurs adversaires grâce à leur aiguillon. Elles sont beaucoup plus fortes que les ouvrières de *W. auropunctata* (Tableau 16). Contrairement à *Pheidole* sp.G2, toutes les castes d'ouvrières des *Solenopsis* sont capables de tuer les ouvrières de *W. auropunctata* car toutes font usage de leur piqure.

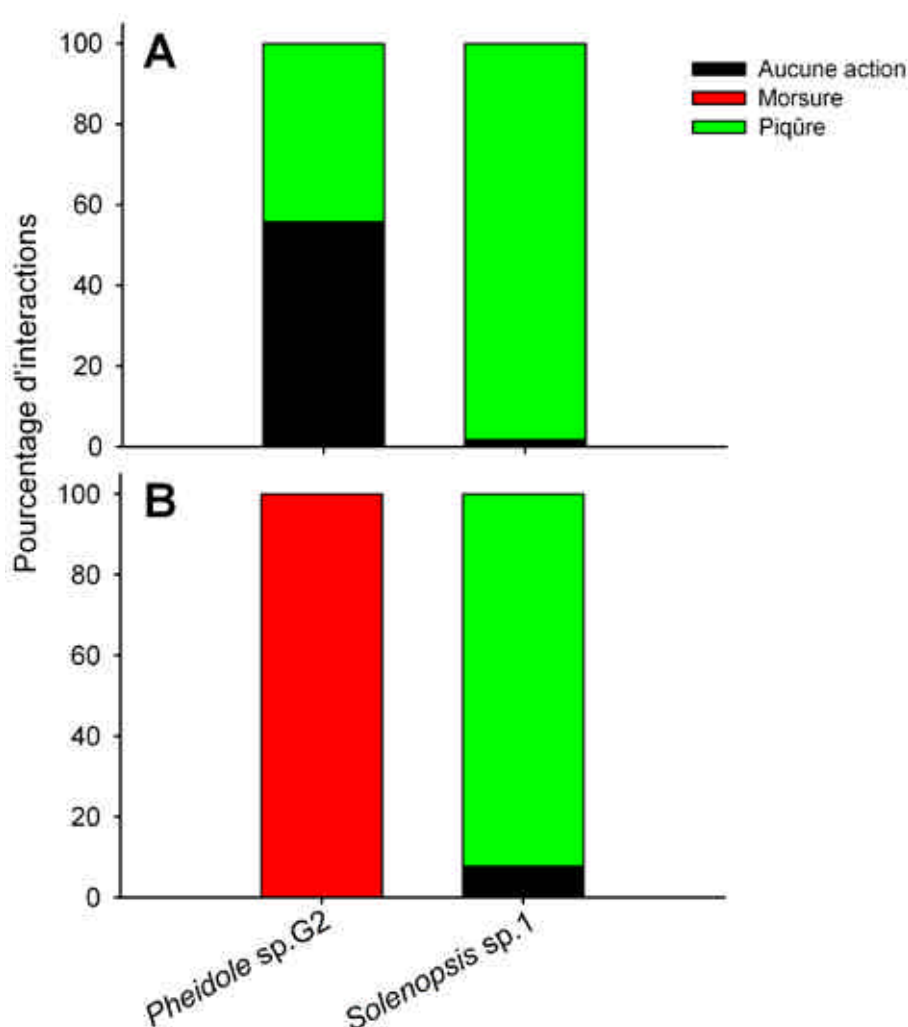


Figure 32. Mécanismes utilisés par les ouvrières de *Wasmannia auropunctata* (A) et celles des autres fourmis (B) durant les interactions un - contre - un sur des appâts dans les plantations de café en Guyane.

Ainsi, ces deux espèces sont capables de défendre efficacement une ressource de nourriture contre les ouvrières de *W. auropunctata*, mais elles ont des stratégies différentes.

Chez *Pheidole* sp.G2, dès que les minors ont détecté les premières fourrageuses de *W. auropunctata* elles vont recruter des majors. Ces derniers vont se montrer très agressifs et vont initier la plupart des interactions. La stratégie adoptée pourrait s'apparenter à la loi linéaire de Lanchester mentionnée chez *Atta laevigata* (Whitehouse et Jaffe 1996). Chez *Solenopsis* sp.1, la situation était différente. Ses ouvrières sont beaucoup moins agressives et ne vont initier que très peu d'interactions lors des rencontres avec *W. auropunctata*. Par contre elles se défendent très bien et vont gagner la majorité des interactions en tuant les ouvrières de *W. auropunctata*. Les ouvrières de *Solenopsis* sp.1 semblent relativement résistantes à la piqûre de *W. auropunctata*. Cette résistance pourrait expliquer la faible tendance à initier des interactions, elles ne vont pas considérer *W. auropunctata* comme une réelle menace.

D'après les observations que nous avons réalisé, *Pheidole* sp.G2 et *Solenopsis* sp. sont organisées dans des larges nids monocaliques, à partir desquels elles fourragent dans un territoire (central-place foraging). Pour *Solenopsis* sp.1, il peut y avoir tout de même des petits dômes satellites autour du nid central. Au niveau individuel et collectif les capacités dont elles disposent leur permettent de défendre les ressources présentes dans ce territoire contre *W. auropunctata*. Dans la plantation 1, elles constituent en fait des îlots de résistance dans un océan de *W. auropunctata*. Cette situation est possible, car nous avons affaire à des colonies adultes de grandes tailles ; mais il est peu probable que des fondations puissent se faire dans des zones déjà monopolisées par *W. auropunctata*, car cette dernière bénéficierait d'un important avantage numérique.

Les écosystèmes agricoles sont toutefois des milieux simplifiés. Les conditions environnementales qui y règnent ne permettent qu'à un relativement faible nombre d'espèce de s'installer. Nous avons donc élargi l'étude à d'autres situations écologiques.

B. Bords de route

Wasmannia auropunctata est une espèce commune dans ces milieux. Dans les 17 sites où nous l'avons détectée, ses densités ne sont très élevées et elle coexiste avec de nombreuses autres espèces. Les espèces des genres *Pheidole* et *Crematogaster* occupent le plus d'appâts.

1. Distribution de la myrmécofaune le long des transects

La composition de la myrmécofaune diffère dans les différentes zones définies le long des transects. Le nombre d'appâts occupé par certaines espèces diminue avec la fermeture du milieu, jusqu'à devenir quasiment nul au niveau de la forêt. C'est le cas de *W. auropunctata* et des espèces des genres *Ectatomma* et *Solenopsis* (Figure 31). Les *Diplorhoptrum* ont eu une distribution inverse, leur présence sur les appâts augmentant avec la fermeture du milieu.

Dans les trois premières zones (Bord, Bord/Lisière et Lisière), la seule espèce présente de *Solenopsis* est *S. saevissima* ; d'autres espèces ont ensuite été détectées dans la forêt (Figure 31). *Solenopsis saevissima* est une fourmi de feu et la piqûre infligée par ses ouvrières est très douloureuse. Elle peut ponctuellement constituer une peste dans les milieux ruraux de Guyane (Dejean com. pers.).

Parmi les différentes espèces de *Crematogaster* détectées, l'espèce la plus fréquemment rencontrée est *Crematogaster limata*, connue pour initier des jardins de fourmis (Davidson 1988, Kleinfeldt 1986). Elle est considérée comme une dominante en Amérique du Sud, où elle est une composante essentielle des mosaïques de fourmis arboricoles (Dejean *et al.* 1999, Majer 1993). Mais ses ouvrières peuvent également fourrager au niveau du sol.

De nombreuses espèces de *Pheidole* ont été détectées le long des transects et nous avons remarqué *Pheidole* sp.G2 dans les milieux ouverts.

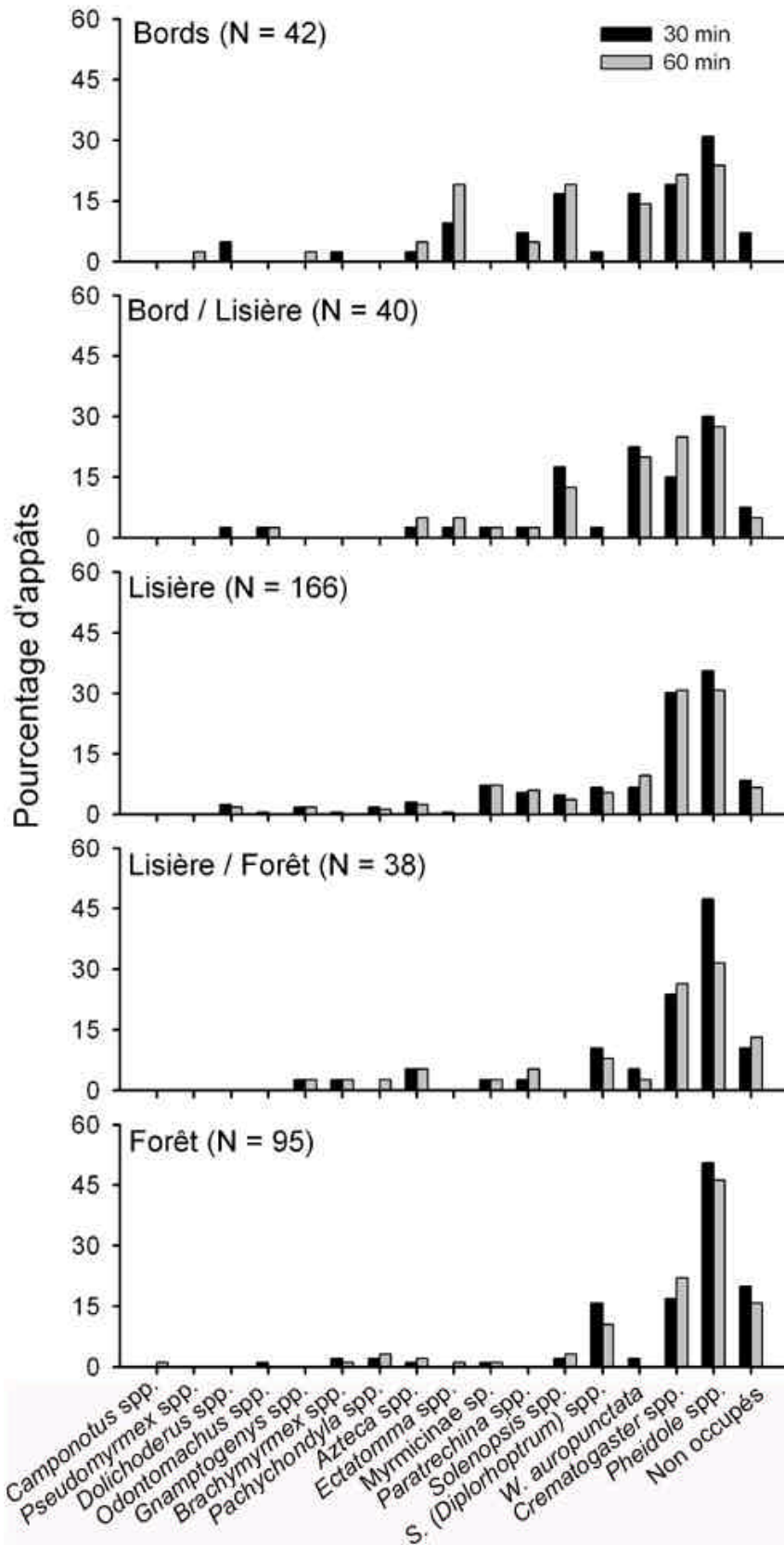


Figure 33. Distribution de *W. auropunctata* et des autres espèces de fourmis dans différentes zones le long de transects partant du bord de la route en Guyane. 20 sites sur 10 km ont été échantillonnés. Les appâts ont été visités après 30 et 60 min.

2. Exploitation des appâts

Nous avons observé le recrutement des espèces les plus présentes dans les 3 premières zones, où *W. auropunctata* était la plus présente (Figure 34).

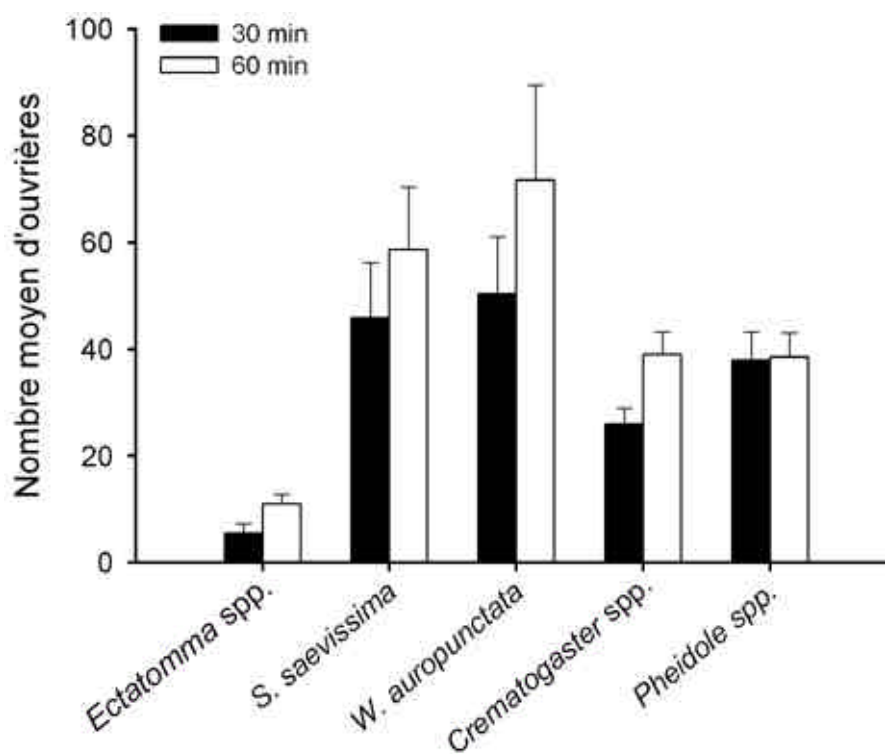


Figure 34. Nombre moyen d'ouvrières ($\pm$ ES) des fourmis les plus présentes sur les appâts dans les trois premières zones des transects de bords de routes, après 30 min (Kruskal-Wallis : $\text{Khi}^2 = 11,179$; ddl = 4 ; $P = 0,028$) et 60 min (Kruskal-Wallis : $\text{Khi}^2 = 12,79$; ddl = 4 ; $P = 0,017$).

Les nombres d'ouvrières recrutées diffèrent selon les espèces (Figure 34). Les effectifs recrutés par *Ectatomma* ont été les plus faibles à 30 et 60 minutes. *W. auropunctata* et *S. saevissima* ont recruté plus d'individus que les *Crematogaster* et *Pheidole*, mais les différences ne sont pas significatives (Figure 34).

De nombreuses espèces peuvent se trouver dans le même milieu que *W. auropunctata* (Figure 35). Quand les ouvrières de *W. auropunctata* sont détectées sur les appâts, elles y sont seules dans la majorité des cas (Figure 35A). Sur les 36 appâts où *W. auropunctata* a été détectée au premier passage, elle a été remplacée par une autre espèce dans 4 cas : une fois par *S. saevissima* et *Crematogaster limata* et 2 fois par des *Pheidole* spp. De nombreuses espèces ont été détectées sur les 85 appâts autour desquels des ouvrières de *W. auropunctata* ont été signalées (Figure 35B).

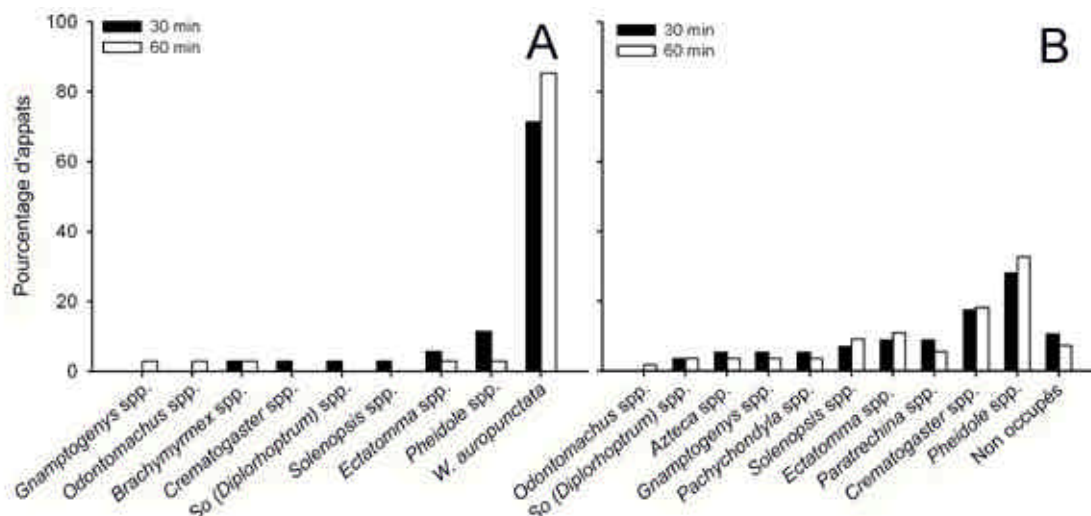


Figure 35. Occupation des appâts le long des transects de bords de routes. Espèces dont les ouvrières sont présentes sur les appâts en même temps que les ouvrières de *Wasmannia auropunctata* (A). Espèces dont les ouvrières sont présentes sur les appâts alors que les ouvrières de *W. auropunctata* sont détectées à vue autour des appâts (B).

3. Confrontations entre *Wasmannia auropunctata* et des dominantes

Parmi les nombreuses espèces présentes dans ces milieux, nous avons choisi de tester l'habilité de *Solenopsis saevissima* et de *Crematogaster limata* à défendre des ressources de nourriture contre *W. auropunctata* au cours d'expérience d'introductions à court terme, ces deux espèces étant parmi les plus présentes sur les appâts. Notre choix de *C. limata* a été aussi orienté par le fait que nous voulions tester une espèce arboricole dominante. Les expériences impliquant *C. limata* ont été réalisées en laboratoire en Guyane. Nous avons installé un jardin de fourmi sur une fourche de bois dans un bac dont les parois étaient recouvertes de fluon ; un pont permettait aux ouvrières de *C. limata* de fourrager dans un autre bac contenant de la nourriture.

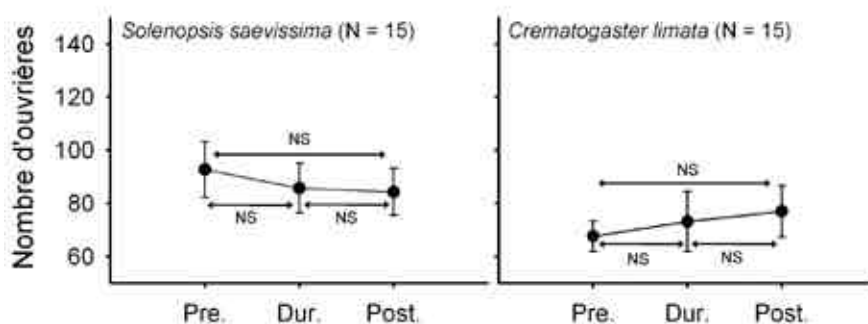


Figure 36. Nombre d'ouvrières sur les appâts (moyenne $\pm$ SE) avant l'introduction des ouvrières de *Wasmannia auropunctata* (Pre), 20 min après l'introduction et 30 minutes après leur retrait (test-t pour données appariées suivi pas une correction de Bonferroni ; NS : $P > 0,05$).

Les effectifs des 2 espèces testées n'ont pas varié de manière significative après l'introduction puis le retrait des ouvrières des *W. auropunctata* (Figure 36). On observe une légère diminution chez *S. saevissima* et une légère augmentation chez *C. limata*. Les ouvrières de *W. auropunctata* ont initié autant d'interactions que celles des deux autres espèces. Néanmoins, elles ont en perdu la majorité contre *S. saevissima*. Elles ont en gagnée autant que celles de *C. limata* (Tableau 17).

Tableau 17. Tendance de *Wasmannia auropunctata* et des espèces compétitrices à initier ou gagner les interactions (test du χ^2 : NS = $P > 0,05$; * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$).

Espèces	No de rencontres	Initiation (%)			Issue (%)		
		Wasm	Autres	P	Wasm	Autres	P
<i>S. saevissima</i>	75	56	44	NS	10,7	89,3	**
<i>C. limata</i>	75	53,3	46,7	NS	54,7	43,3	NS

Les ouvrières de *S. saevissima* ont gagné toutes les interactions qu'elles ont initiées et une grande partie de celles initiées par *W. auropunctata*. Cela indique que ses ouvrières arrivent tout aussi bien à attaquer qu'à se défendre. Les ouvrières de *C. limata*, ne gagnent que 63% des interactions qu'elles ont initiées et n'en gagnent plus que 30% si ce sont les ouvrières de *W. auropunctata* qui les ont initié, néanmoins la différence n'est pas significative (Tableau 17).

Tableau 18. Pourcentage d'interactions gagnées par les ouvrières des différentes espèces, selon qu'elles aient initié ou reçu les attaques des ouvrières de *Wasmannia auropunctata*. Sont indiqués les résultats du test du Khi².

Espèces de Fourmis	Initiateur	Récepteur	Khi ²	P
<i>S. saevissima</i>	100	81	0,015	NS
<i>C. limata</i>	62,9	30	2,946	NS

Bien que ces deux espèces soient des Myrmicinae, elles utilisent des mécanismes d'attaque différents. Les ouvrières de *S. saevissima* piquent leurs adversaires, elles injectent donc leur venin. Lors d'un corps à corps, la morphologie des ouvrières de *S. saevissima* leur permet de replier leur abdomen complètement sous elles et de piquer les ouvrières de *W. auropunctata* qui les attaquent. Les ouvrières de *C. limata* quant à elles vont déposer leur venin sur la cuticule de leurs adversaires, néanmoins elles l'utilisent le plus souvent en tant que répulsif. Leur morphologie est bien adaptée efficace pour repousser les compétiteurs, et elles ont peu de chance de s'en sortir si elles se font saisir par les ouvrières de *W. auropunctata*, qui rappelons le ne lâchent pas prise tant que l'adversaire n'est pas mort.

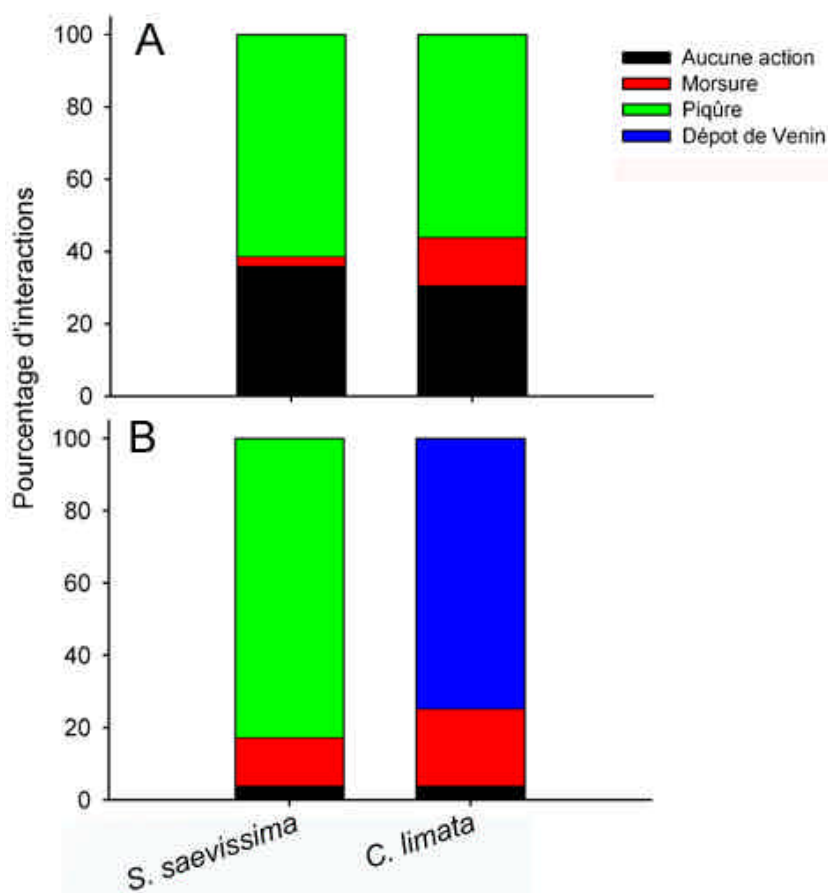


Figure 37. Mécanismes utilisés par les ouvrières de *Wasmannia auropunctata* (A) et celles des autres fourmis (B) durant les interactions un - contre - un sur des appâts.

C. Marigots

Ce sont les seules zones naturelles où nous avons pu détecter des populations de *W. auropunctata*. Bien que l'espèce soit assez commune dans ces milieux, elle ne les domine jamais et co-existe avec de nombreuses espèces, au niveau du sol comme dans la végétation.

1. Au niveau du Sol

Les ouvrières de différentes espèces de *Pheidole* ont occupé le plus grand nombre d'appâts, suivies des ouvrières de *W. auropunctata*, *Crematogaster* et *Diplorhoptrum*. Notons que les genres *Solenopsis* et *Ectatomma* étaient absents dans ces milieux.

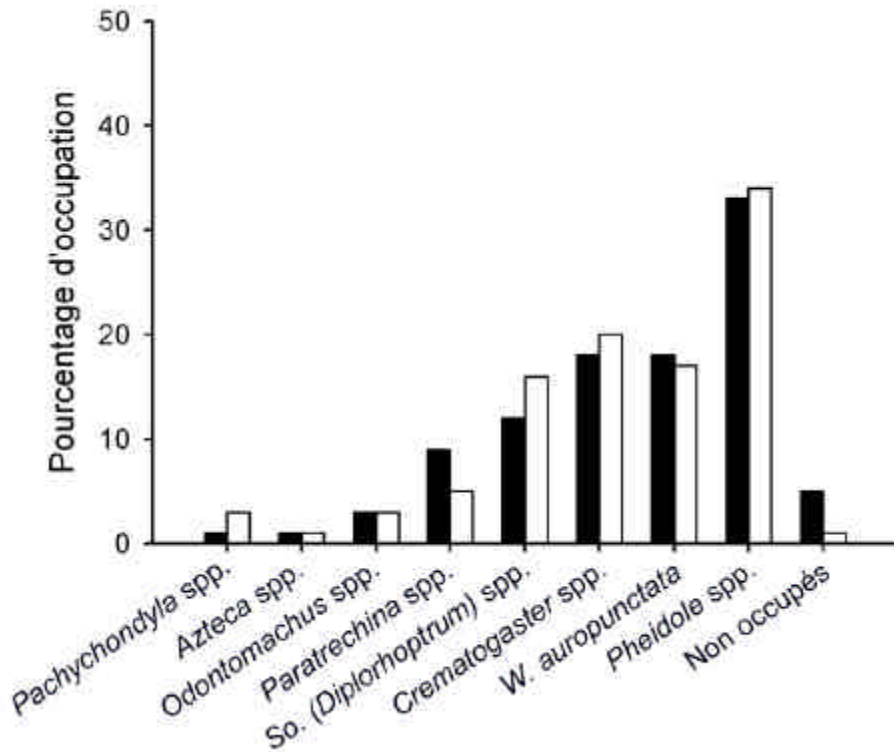


Figure 38. Occupation des appâts par les ouvrières de *Wasmannia auropunctata* et celles des autres genres, au niveau du sol des Marigots, après 30 (■) et 60 minutes (□) ; (N = 100).

Les effectifs recrutés par les 4 genres ou espèces les plus présents sur les appâts n'ont pas été très élevés (Figure 39), en moyenne moins de 50 ouvrières ont été recrutées au bout de 60 min. Les effectifs ont été équivalents entre les espèces à 30 min (ANOVA : $F_{3,74} = 0,594$; $P = 0,621$) ainsi qu'à 60 min (ANOVA : $F_{3,83} = 0,109$; $P = 0,954$).

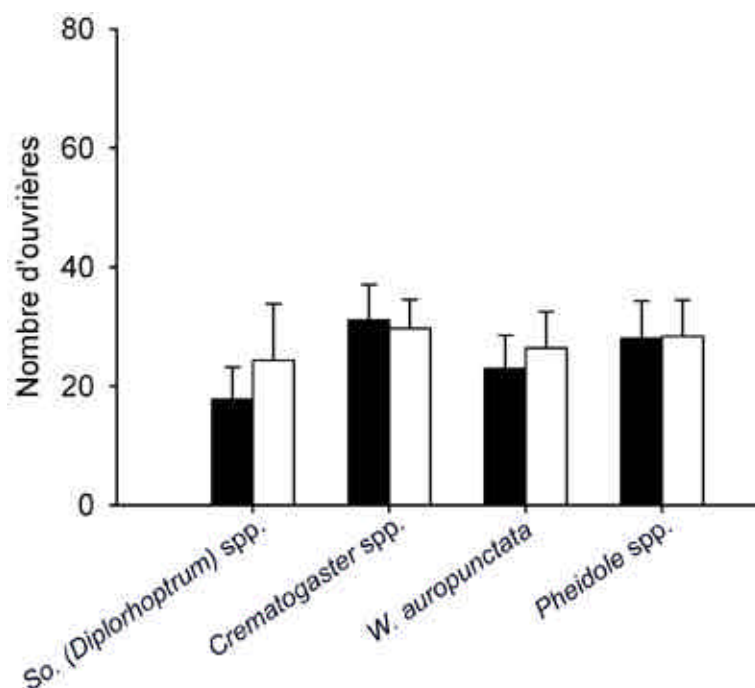


Figure 39. Nombre moyen d'ouvrières des fourmis les plus présentes sur les appâts disposés au sol des marigots, après 30 (■) et 60 minutes (□).

2. Au niveau de la végétation

a) Exploitation des appâts

Les appâts disposés sur les troncs d'arbres ont permis de détecter une myrmécofaune plus diversifiée qu'au niveau du sol, mais le nombre d'appâts disposés était également bien plus important (Figure 40). Cette fois ce sont les espèces du genre *Crematogaster* qui ont nettement occupé un plus grand nombre d'appâts. En seconde position venait les espèces du genre *Pheidole*. *Wasmannia auropunctata* occupait moins d'appâts sur les troncs qu'au sol. Le pourcentage d'appâts qui n'ont pas été visités par les fourmis a été bien plus important qu'au niveau du sol.

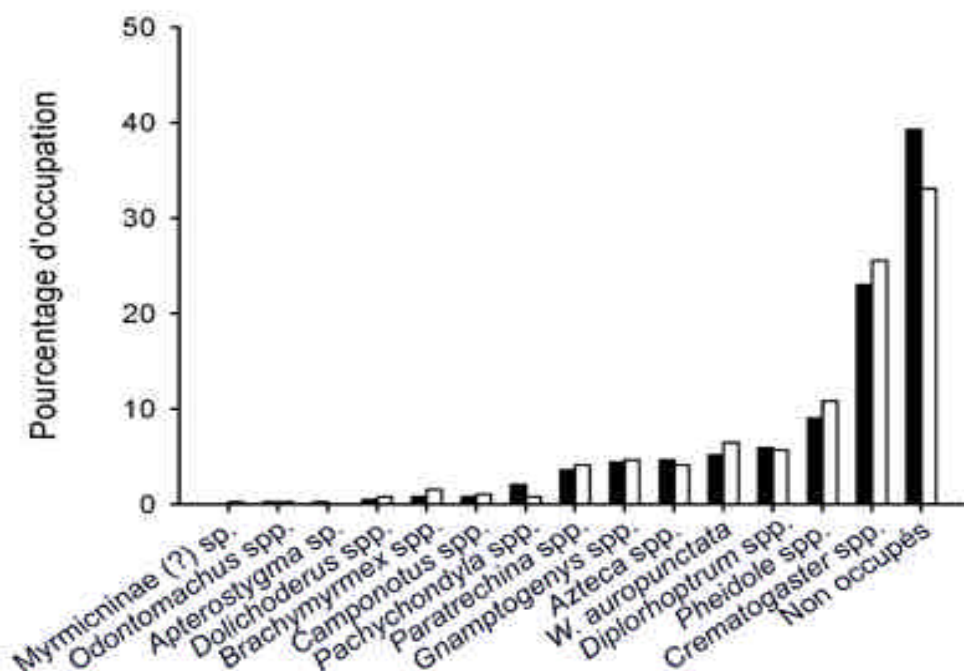


Figure 40. Occupation des appâts par les ouvrières de *Wasmannia auropunctata* et celles des autres genres, au niveau du sol des Marigots, après 30 (■) et 60 minutes (□) ; (N = 387).

Nous avons présenté les effectifs des ouvrières recrutées pour les espèces des genres *Crematogaster*, *Pheidole*, *Diplorhoptrum* ainsi que pour *W. auropunctata* (Figure 41). Les effectifs recrutés ne différaient pas entre ces espèces ni à 30 min (Anova : $F_{3,162} = 0,085$; $P = 0,968$) ni à 60 min (Anova : $F_{3,186} = 0,154$; $P = 0,927$). D'une manière générale les ouvrières ont été recrutées en plus grand nombre sur ces appâts que ceux disposés au sol.

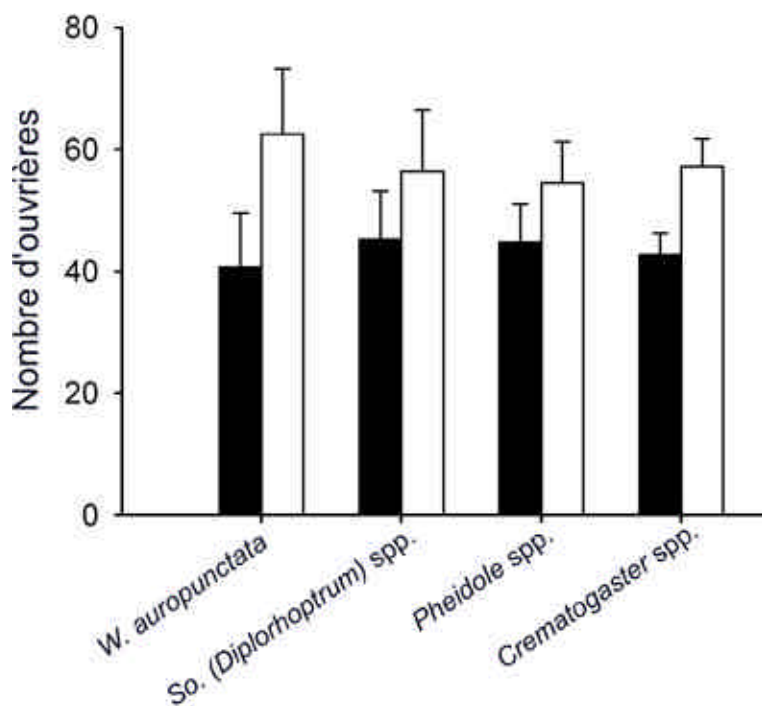


Figure 41. Nombre moyen d'ouvrières des fourmis les plus présentes sur les appâts disposés sur les troncs d'arbres des marigots, après 30 (■) et 60 minutes (□).

b) Occupation des épiphytes

De nombreuses espèces nichent dans les différents épiphytes qui se trouvent sur la végétation des marigots (Figure 42). Plus de 60 % des épiphytes que nous avons échantillonnés ont été occupés par des nids de fourmis. La composition de la myrmécofaune rappelle celle échantillonnée présente sur les appâts disposés sur les troncs. Les espèces les plus présentes appartenaient au genre *Crematogaster*.

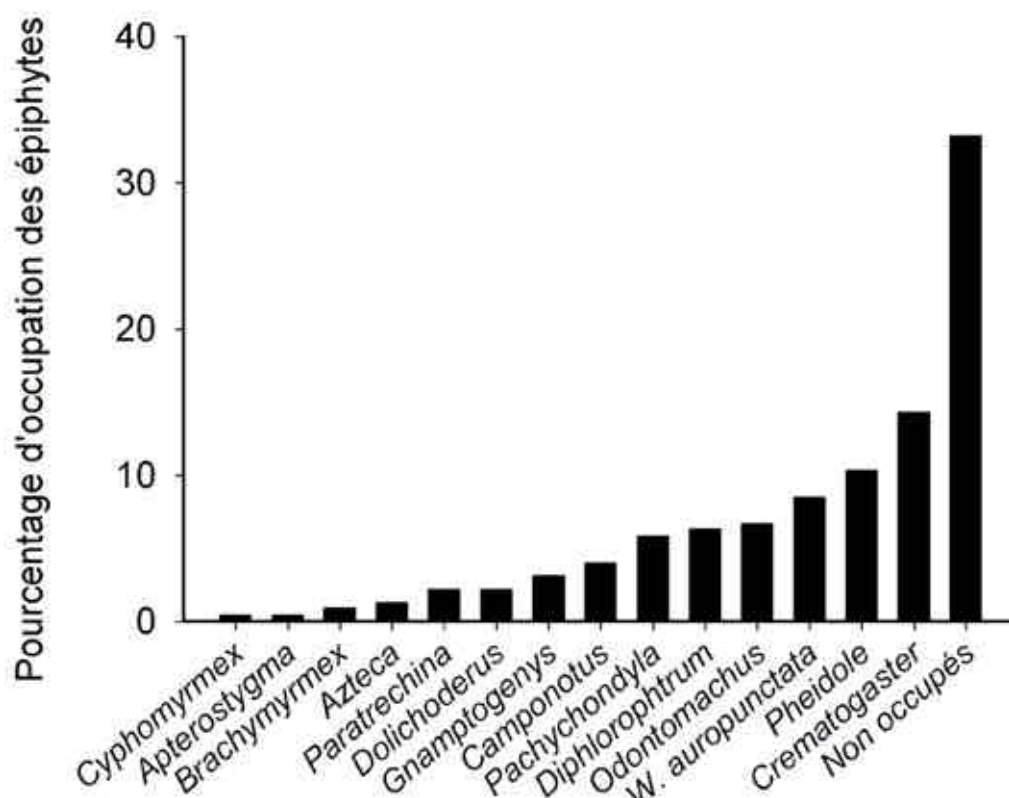


Figure 42. Pourcentage d'occupation des épiphytes par les fourmis dans les marigots (N = 224).

Dans les marigots, nous avons testé la capacité d'une espèce de *Pheidole* communément retrouvée à la fois au niveau du sol et de la végétation. Les résultats de ces expériences sont relatés dans l'article 4, l'espèce considérée est *Pheidole* sp.G1. Les résultats obtenus avec cette espèce sont assez similaires de ceux obtenus avec *Pheidole* sp.G1. A savoir, une augmentation significative du nombre de majors sur les appâts après la détection des premières ouvrières de *W. auropunctata*. Les ouvrières minors ont évité d'initier des

interactions avec l'adversaire. Ainsi à la fin des 20 minutes, le nombre d'ouvrières est resté inchangé sur les appâts.

D. Situation de super dominance

Dans une forêt secondaire, nous avons trouvé une situation où les populations de *W. auropunctata* étaient très importantes. Des appâts ont été disposés sur 9 neufs transects parallèles à la lisière, 5 m séparant chaque transect. Dix appâts ont été placés par transects, chacun séparés de 5 m. Nous avons noté l'identité au genre et le nombre d'ouvrières présentes sur les appâts 5 min après leur dépôt puis toutes les 30 min pendant 2 heures. Cette méthode nous a apporté des informations précises sur la distribution de *W. auropunctata* à partir de la lisière ainsi que sur celle des autres espèces.

A l'issue des 2 heures, *W. auropunctata* a été quasiment la seule espèce rencontrée sur les 20 premiers mètres (Figure 42). Un véritable front très net séparait ses populations des autres espèces.

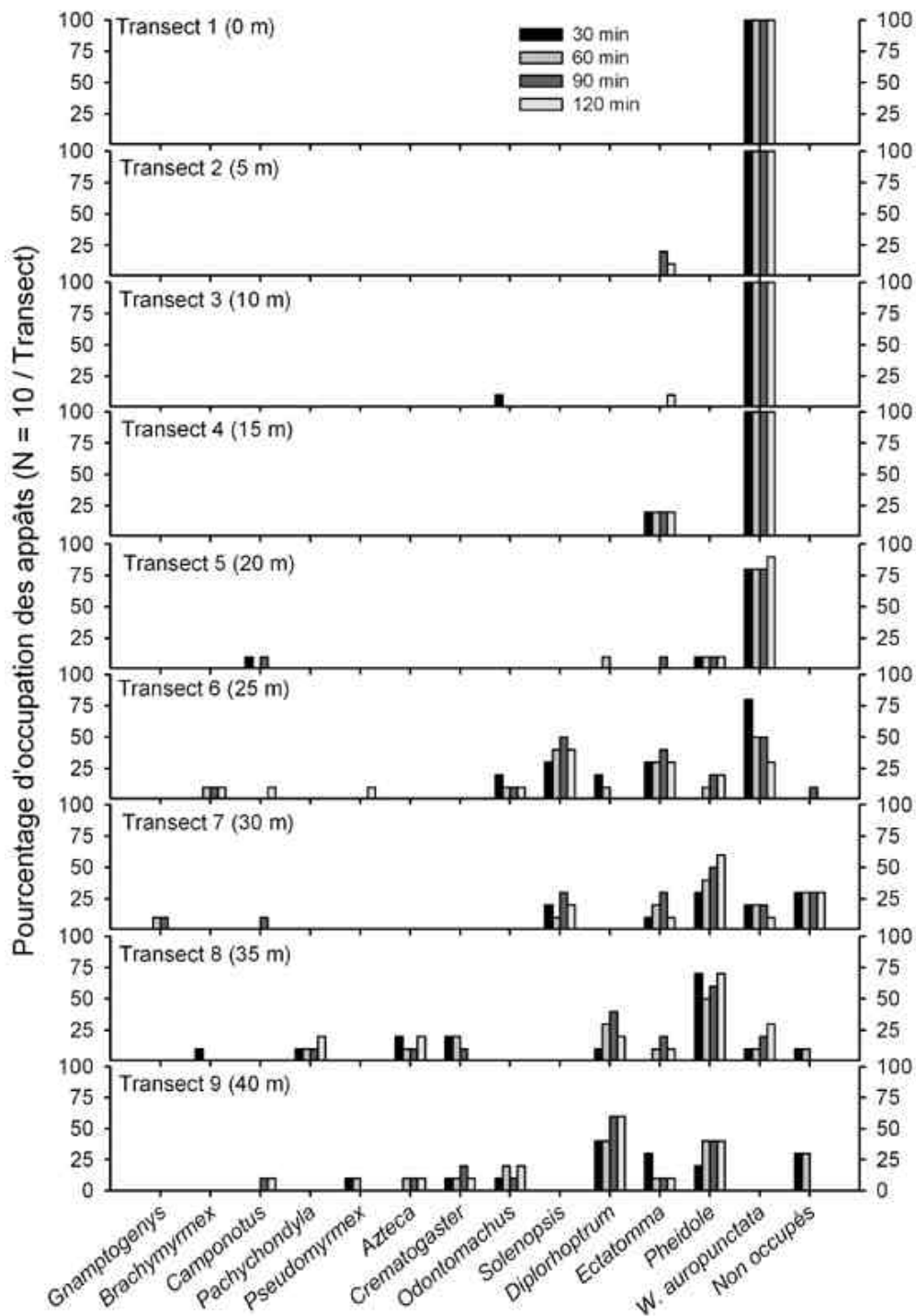


Figure 42. Pourcentage d'occupation des appâts par *W. auropunctata* et ses compétiteurs au niveau du sol d'une forêt secondarisée de Guyane Française. Les appâts ont été visités toutes les 30 minutes pendant deux heures. La distance entre parenthèses indique la position des transects disposés parallèlement à la lisière de la forêt, 0 m étant la lisière.

Tableau 19. Occurrence et effectif des ouvrières des différentes espèces présentes sur les appâts 5 minutes après leur dépôt au sol d'une forêt secondarisée partiellement monopolisée par *W. auropunctata* (N = 90).

Taxas	Occurrence		Effectif		
	N	%	Moy	Min	Max
<i>So. (Diplorhoptrum)</i>	1	1,11	1	1	1
<i>Solenopsis saevissima</i>	1	1,11	1	1	1
<i>Camponotus</i> sp.	2	2,22	1	1	1
<i>Pachychondyla</i> sp.	2	2,22	1	1	1
<i>Ectatomma</i> spp.	7	7,78	1,14	1	2
<i>Pheidole</i> spp.	10	11,11	3,40	1	13
<i>W. auropunctata</i>	54	60,00	21,13	1	90
Non occupés	20	22,22			

Nous avons regardé la découverte des appâts 5 minutes après leur dépôt (Tableau 19). Nous retrouvons déjà le même pattern que celui observé à l'issue des 2 heures. Les ouvrières de *W. auropunctata* occupaient quasiment la totalité des appâts déposés sur son territoire. Elle a recruté beaucoup plus vite que les autres espèces. On observe que le recrutement a été le plus important à 20 mètres de la lisière. Cette zone constitue la zone de front avec les autres espèces.

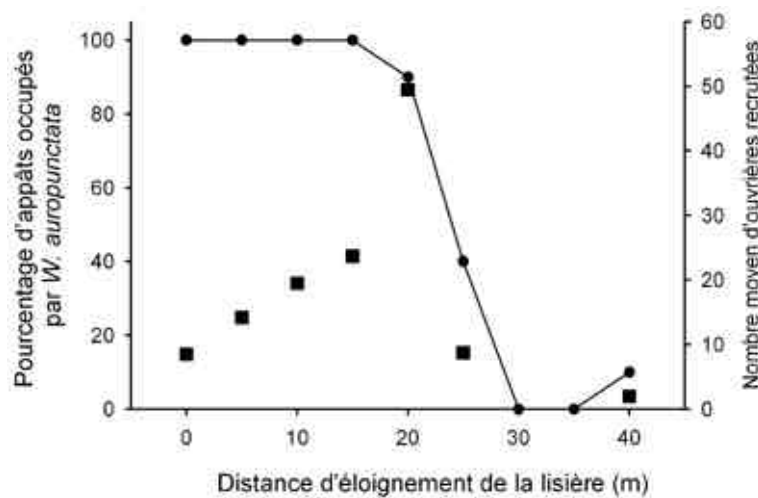


Figure 43. Présence de *W. auropunctata* sur les appâts au sol après 5 minutes. Pourcentage d'occupations et nombre moyen d'ouvrières recrutées en fonction de la distance d'éloignement de la lisière.

Dans la zone occupée par *W. auropunctata*, les très rares ouvrières des autres espèces appartenaient aux genres *Ectatomma*, *Odontomachus*, *Camponotus*, *Solenopsis* (ss-genre *Diplorhoptrum*) et *Pheidole*. Les ouvrières d'*Ectatomma* ont été détectées sur un ou deux appâts par zone. Ce genre, comme *Odontomachus*, appartient à la sous-famille primitive des Ponerinae. Leurs ouvrières, bien plus grandes et robustes que celles de *W. auropunctata*, fourragent solitairement ou en petits groupes. La présence de plusieurs centaines d'ouvrières de *W. auropunctata* ne décourage pas leurs tentatives de s'emparer d'un peu de nourriture, mais cette audace peut leur être fatale (Figure 44). Les deux *Camponotus* observées étaient également des fourrageuses solitaires de grande taille qui exploitaient la source avant l'arrivée d'un trop grand nombre d'ouvrières de *W. auropunctata*. On peut penser que ces ouvrières proviennent de zones exemptes de *W. auropunctata*. Leur grande importance leur permettant de fourrager sur des grandes distances.

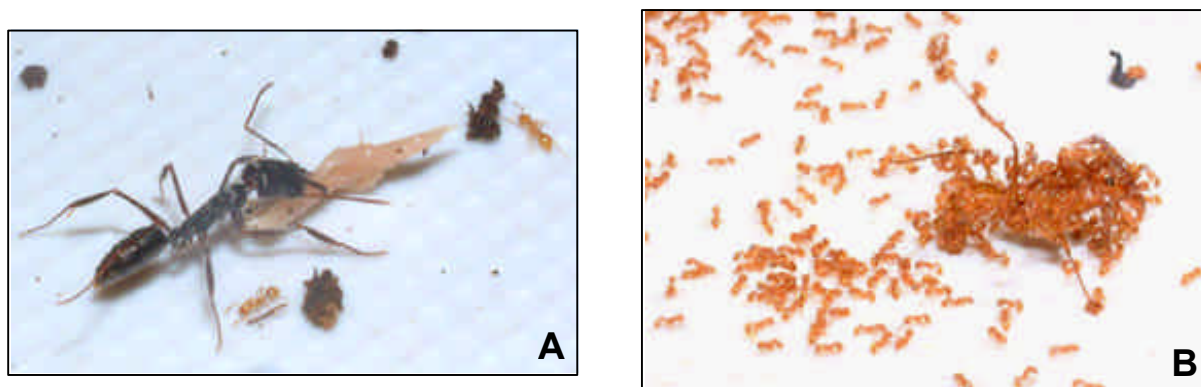


Figure 44. Ouvrières de deux espèces appartenant à la sous-famille primitive des Ponerinae, sur des appâts au niveau du sol. Une ouvrière d'*Odontomachus* sp. venant d'arracher un bout de chair de thon (A). Une ouvrière d'*Ectatomma tuberculatum* attaquée par des dizaines d'ouvrières de *Wasmannia auropunctata* dans une forêt largement dominée par cette dernière (B). L'ouvrière d'*E. tuberculatum* est morte dans les minutes suivantes.

Les effectifs de *W. auropunctata* rencontrés dans la zone qu'elle monopolisait étaient environ 10 fois plus importants que ceux des autres espèces (Figure 45). Dans les zones de très fortes densités quasiment aucune autre espèce n'a été détectée. Ce qui est remarquable dans cette situation est que le pourcentage d'occupation des appâts ainsi que le nombre d'ouvrières recrutées, change complètement sur une distance de 10 m (Figure 42 et Figure 45). *Wasmannia auropunctata* passe d'une situation de dominance absolue à l'absence.

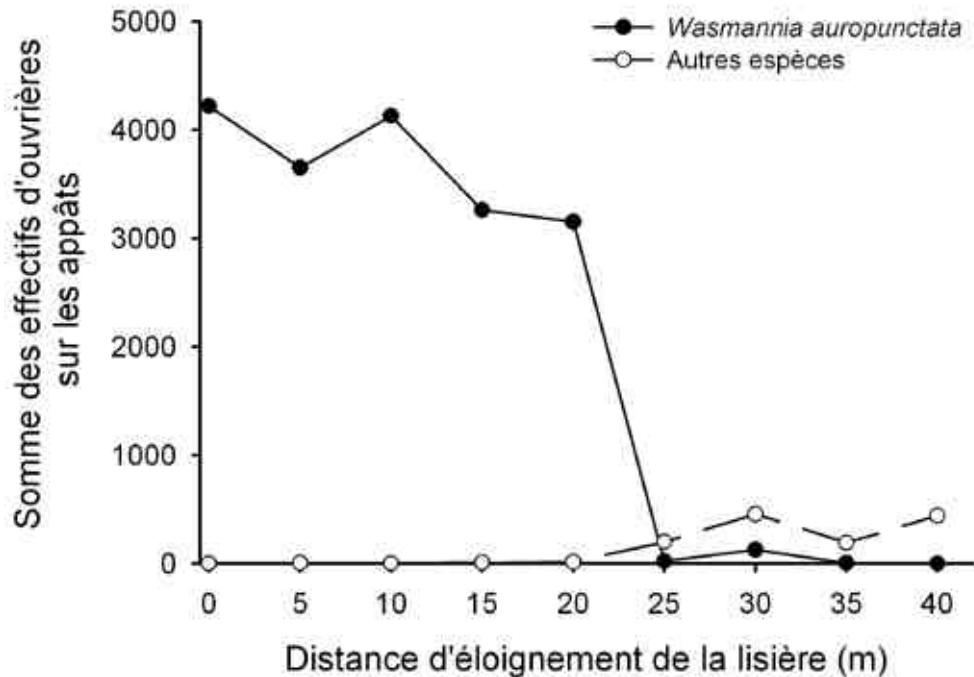


Figure 45. Somme des ouvrières de *Wasmannia auropunctata* et des autres espèces dénombrées sur les appâts au niveau du sol après 2 heures.

Les fortes densités de populations permettent à *W. auropunctata* de briser le trade-off entre la découverte et la défense des ressources alimentaires même dans sa zone d'origine.

E. Action de *Neivamyrmex* sp.

Un facteur souvent avancé pour expliquer le succès des espèces invasives dans les zones introduites est le fait qu'elles ont laissé dans leur zone d'origine leurs ennemis naturels : ce phénomène est appelée « Natural enemy escape opportunity » (Shea et Chesson 2002). Parmi ces ennemis, on compte les agents pathogènes, les parasites et les prédateurs *sensu stricto*. Un point plus précis sur les connaissances et l'utilisation éventuelles des agents pathogènes et des parasites en tant qu'agent de contrôle biologique des populations de *W. auropunctata* sera développé dans la conclusion de ce mémoire. Nous nous intéresserons ici aux prédateurs *sensu stricto*.

Les ouvrières de certaines espèces de fourmis peuvent tuer les ouvrières de *W. auropunctata* lors d'interactions agonistiques et ramener ces ouvrières mortes dans leur nid où

elles vont être consommées comme d'autres proies animales. On peut aussi qualifier ce comportement de « prédation » mais ici nous appliquons le terme de prédateurs *sensu stricto* aux fourmis qui recherchent activement les ouvrières ou les colonies de *W. auropunctata* et qui les exploitent comme une source de nourriture spécifique, au moins pendant une période donnée.

Lors d'observations sur le terrain, nous avons ainsi observé une attaque de nid de *W. auropunctata* par une autre espèce de fourmi du genre *Neivamyrmex*. Les espèces du genre *Neivamyrmex* appartiennent à la sous-famille des Ecitoninae et ce sont des fourmis légionnaires. Le compte rendu des observations et des expériences réalisées avec cette espèce est contenu dans l'article 6. On peut imaginer que l'impact de ces légionnaires sur les populations de *W. auropunctata*, à un endroit donné, n'est pas négligeable, puisque pendant les raids observés, la quasi-totalité du couvain a été pillé par la fourmi légionnaire.

VI. Interactions avec d'autres insectes

Les fourmis entretiennent des liens avec de nombreux organismes en particulier d'autres insectes. Ces relations sont issues de processus co-évolutifs entre les fourmis et leurs associés. Les types de relations sont diversifiés : parasitisme, commensalisme, mutualisme ou symbiose.

A. *Parasitisme*

La présence de parasites affecte de plusieurs manières les populations de fourmis hôtes. Ces parasites vont réduire la population cible en induisant une mortalité des individus parasités. Les effets peuvent être indirects : de nombreuses études ont montré l'impact des parasites sur l'issue d'interactions compétitives (Orr *et al.* 2003 a et b, Feener 2000, Morrison *et al.* 2000, Folgarait et Gilbert 1999, Morrison 1999, Orr et Seike 1998). Leur présence diminue l'activité de fourragement et donc de récolte de nourriture des ouvrières. Les parasites apparaissent donc comme des éléments importants de l'organisation des communautés de fourmis.

Lors de nos observations d'interactions entre *W. auropunctata* et les autres espèces de fourmis, nous n'avons pas pu mettre en évidence la présence de tels parasites affectant l'issue des interactions. Dans la littérature, on recense au moins une espèce parasite appartenant à la

famille des Eucharitidae, *Oreasema minutissima*, capable de se développer sur *W. auropunctata* (Heraty, 1994). La présence d'autres parasites ne fait pas de doute, mais si leur taille est adaptée à celle des ouvrières de *W. auropunctata*, leur mise en évidence demandera des efforts importants. On peut penser que ce sont dans les zones de fortes densités de populations de *W. auropunctata* que les chances de trouver les parasites de l'espèce sont les plus grandes et que c'est dans ces zones que les spécialistes du parasitisme devront axer leurs recherches.

B. Mutualisme

Les chenilles d'un grand nombre d'espèces de lépidoptères vivent de manière étroite avec des fourmis, auprès desquelles elles trouvent généralement protection contre leurs parasites ou prédateurs et également dans certains cas une source de nourriture intéressante (Pierce *et al.* 2002, DeVries *et al.* 1992, Hölldobler et Wilson 1990).

Wasmannia auropunctata entretient des relations mutualistes avec la chenille du papillon *Eurybia lycisca* (Lycaenidae: Riodininae) (Devries *et al.* 1992). En Guyane, nous avons pu détecter l'association entre les ouvrières de *W. auropunctata* et les chenilles d'un autre lépidoptère. Cette association s'observe à l'extérieur des nids, à la surface des végétaux dont les jeunes pousses sont consommées par les chenilles. Des nymphes ayant donné des adultes nous ont permis de faire déterminer l'espèce (Luc Legal det.). Il s'agit de *Calospila emylius* (Lycaenidae: Riodininae ; Cramer, 1775), dont quelques éléments du cycle de développement sont présentés Figure 45. La littérature indique que les chenilles de cette espèce ont également été retrouvées associées avec des ouvrières d'*Ectatomma tuberculatum* et avec une espèce du genre *Crematogaster* (DeVries 1992), mais nous ne l'avons observé qu'avec les ouvrières de *W. auropunctata* en Guyane.

Les chenilles ont été détectées sur des lianes communes en zones dégradées ainsi que sur des caféiers dans la plantation 1 de Pointe-Combi. Les chenilles, en particulier les derniers stades se montrent extrêmement attractives pour les ouvrières de *W. auropunctata*. En effet, elles ont toujours été observées avec une cohorte d'ouvrières sur le dos (Figure 45). Les branches portant les chenilles sont beaucoup plus fréquentées par *W. auropunctata* et cette attractivité semble augmenter avec la taille, donc l'âge des chenilles. En fait, les premiers stades des chenilles sont tolérés sur le territoire des fourmis mais ne semblent pas attractives.

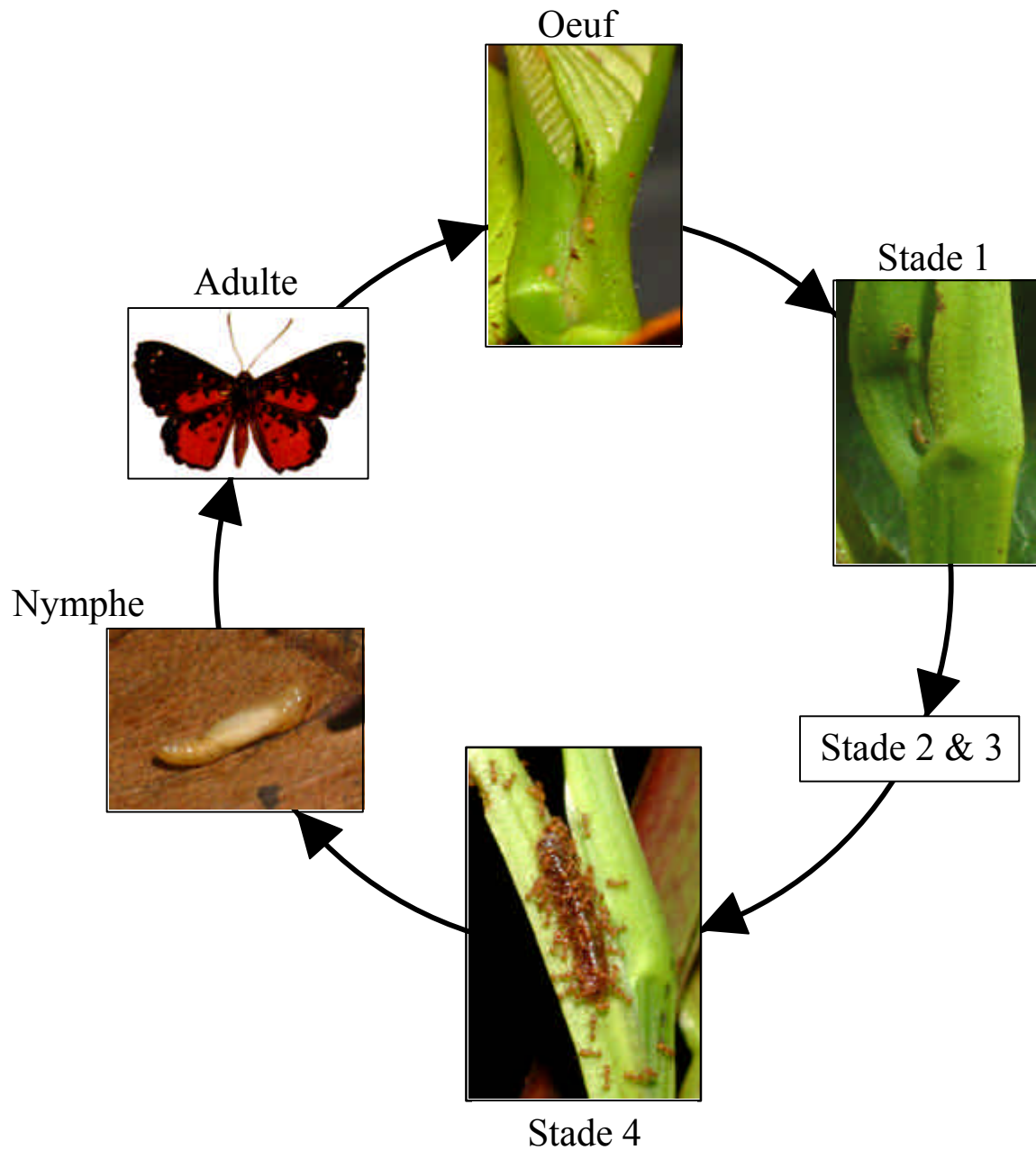


Figure 45. Cycle de développement de *Calospila emylius* (Lepidoptera : Riodinidae), une espèce myrmécophile. On remarque qu'un nombre important d'ouvrières de *W. auropunctata* est présent sur la chenille de stade 4 alors que la chenille de stade 1 est tolérée sur le territoire de *W. auropunctata* mais n'est pas attractive.

La compréhension des mécanismes permettant une telle relation pourrait être d'une grande utilité pour optimiser les moyens de lutte actuels contre *W. auropunctata*.

C. *Compétition avec d'autres insectes sociaux*

Tous comme les fourmis, les termites sont des insectes sociaux qui jouent un rôle très important au sein des écosystèmes terrestres tropicaux (Bond 1993). Les fourmis et les termites se sont livrés à une course à l'armement pendant 100 millions d'années de coexistence et de co-évolution. La plupart des interactions entre les fourmis et les termites sont de type prédateur-proie, les fourmis chassant les termites : les termites ont donc adopté symétriquement des moyens de défenses efficaces. Ces deux grands groupes d'insectes sociaux peuvent également entrer en compétition pour des sites de nidifications comme par exemple des morceaux de bois mort ou les feuilles formant la litière des forêts (Leponce *et al.* 1999, Hölldobler et Wilson 1990).

Dans plusieurs zones forestières Guyanaise de la région de Petit-saut, Davies (2002) a mis en évidence la présence d'au moins 100 espèces de termites. De nombreuses termitières sont observées au sol ou sur la végétation et de nombreux morceaux de bois morts sont occupés par ces insectes. Il y a donc compétition pour ces sites de nidifications entre ces sociétés d'insectes. Même si cette compétition ne joue pas un rôle majeur dans la régulation des populations en milieu naturel, elle doit être intégrée avec tous les autres mécanismes comme un des facteurs de régulation de *W. auropunctata* dans sa zone d'origine.

VII. Discussion et conclusion

Dans les différents milieux étudiés en Guyane et dans les plantations de cacao du Brésil, les populations de *W. auropunctata* sont polycaliques et polygynes. Peut-être existe-il une forme monocalique et monogyne de l'espèce, mais nous n'avons pas pu la mettre en évidence. Si cette forme monogyne existe, au regard de la taille, de la vitesse de déplacement des ouvrières et du taux de ponte des reines de *W. auropunctata*, on peut penser que ces colonies ne devraient pas dépasser plus de quelques milliers d'individus et donc devraient être très peu compétitives.

Nos observations en Guyane, comme que celles de nombreux auteurs dans d'autres régions d'Amérique du Sud, montrent que *W. auropunctata* peut atteindre des densités de population très importantes, au point de dominer complètement les communautés de fourmis et de monopoliser des zones étendues. Comment expliquer l'apparition de telles explosions démographiques dans sa zone d'origine ? On peut penser que des zones de « vide écologique » ont été créées après des perturbations intenses, en particulier d'origines anthropiques. Dans ces zones, seules quelques espèces de fourmis peuvent s'installer, parmi lesquelles *W. auropunctata*. Sa présence dans les zones de forêt amazonienne fraîchement brûlées (MacKay *et al.* 1998) montre sa capacité de colonisation rapide des milieux perturbés. Cette capacité, couplée à son opportunisme, lui permet très vite s'approprier les ressources, si elles ne sont pas encore exploitées par d'autres espèces. Dans ces zones où la compétition est réduite, sa stratégie de reproduction (proche du type « r ») et sa structure sociale (polycalie et polygynie) vont lui permettre de construire rapidement des populations importantes. Si les ressources sont suffisantes, elle va acquérir un avantage numérique essentiel sur les autres compétiteurs. Une fois un certain seuil de population atteint, seules quelques espèces peuvent subsister dans ces zones, soit parce qu'elles sont très compétitives, soit parce qu'elles sont très opportunistes et qu'elles évitent les contacts.

Ces explosions démographiques semblent en fait plutôt rares, par rapport aux zones d'introductions comme la Nouvelle-Calédonie : dans de nombreux milieux *W. auropunctata* est présente sans dominer les communautés, malgré sa capacité de reproduction ; des facteurs de régulation intenses doivent donc limiter l'expression de cette espèce.

En Amérique du Sud, la myrmécofaune native est extrêmement riche. La diversité de comportements, de tailles, de mode de vie, font que peu de ressources sont inexploitées dans

toutes les strates des milieux : la compétition d'exploitation y est donc exacerbée et, à l'inverse de ce que l'on observe en Nouvelle-Calédonie, les niches vacantes sont quasi inexistantes. De plus, dans toutes les strates se trouvent des espèces dominantes : au sol, ce sont principalement les espèces appartenant aux genres *Pheidole* et *Solenopsis* et, sur la végétation, des espèces appartenant aux genres *Crematogaster*, *Azteca* et *Dolichoderus*. Leurs ouvrières possèdent des modes de défense efficaces au niveau collectif et individuel. Les ouvrières des *Solenopsis* et des *Pheidole* ont des stratégies différentes lors des interactions avec *W. auropunctata*. Chez les *Pheidole* observées, les premiers contacts avec *W. auropunctata* entraînent un recrutement des majors, seuls capables de tuer les ouvrières de *W. auropunctata*. Chez les *Solenopsis*, toutes les ouvrières ont la capacité de tuer celles de *W. auropunctata* et nous n'avons pas observé de stratégies de recrutement particulières.

Ainsi, tant que le milieu n'est pas perturbé et que la communauté de fourmi reste bien structurée, les populations de *W. auropunctata* sont maintenues à des niveaux de populations faibles. L'action de prédateurs très efficaces comme la fourmi légionnaire *Neivamyrmex* sp. va réduire temporairement les populations de *W. auropunctata*, rebattant les cartes de la réussite des espèces et permettant à d'autres fourmis de se développer dans ces zones.

CONCLUSION GENERALE

CONCLUSION GENERALE

Si le contrôle des espèces envahissantes est le seul point qui intéresse réellement les populations ou les pouvoirs publics concernés, et donc qui motive la demande sociale, la complexité des mécanismes en jeu dans les phénomènes d'invasions pose au chercheur un défi passionnant. L'analyse des caractères susceptibles d'assurer le succès d'un espèce envahissante semble un domaine particulièrement fécond et la fourmi pionnière *W. auropunctata* paraît être un modèle très prometteur pour le développement de ces travaux scientifiques, qui ont une application sociale. C'est pourquoi on a choisi de conduire cette étude comparative de l'espèce dans les situations contrastées d'un territoire envahi, la Nouvelle-Calédonie, et de la zone dont elle est originaire, la région Guyane - Brésil.

I. Comparaison de la structure sociale entre les deux situations

L'analyse de la structure des sociétés de *W. auropunctata* fournit des résultats contrastés. En Nouvelle-Calédonie, les expériences d'agressivité intraspécifique et l'analyse des composés cuticulaires montrent qu'une seule population de *W. auropunctata* est présente sur l'ensemble d'un vaste territoire. L'unicolonialité de *W. auropunctata* s'observe à l'échelle de l'ensemble de l'archipel. Au Brésil comme en Guyane, nos expériences montrent que l'espèce est multicoloniale à plus ou moins grande échelle, aussi bien dans des milieux dégradés qu'en milieu naturel. Néanmoins, dans les plantations de cacao au Brésil, les populations occupent de grands territoires bien distincts, alors qu'au sein des marigots de Guyane, il semble que des populations homogènes sont fragmentées et se distribuent en une sorte de mosaïque sur une grande échelle. Ces observations soulèvent des interrogations sur le maintien de la stabilité génétique de ces populations et les apports de la biologie moléculaire seront indispensables pour approfondir la recherche. Ainsi, l'organisation sociale de *W. auropunctata* en société polygynes et polycaliques dans sa zone d'origine prédispose cette espèce à établir des sociétés unicoloniales dans les zones où elles sont introduites.

A une échelle locale, les agrégats sont organisés en réseaux au sein desquels s'opèrent des transferts de couvain, de nourriture, d'ouvrières et d'information. Adler et Gordon (1992), ont montré que l'efficacité de la découverte de ressources et les transferts d'informations sont améliorés par la taille des réseaux. Cette organisation est primordiale

dans le succès de *W. auropunctata*, que ce soit dans sa zone d'origine ou dans les zones d'introduction, car sa faible vitesse de déplacement la rendrait peu compétitive si elle était organisée en structure monocalique.

Le fait que *W. auropunctata* se retrouve dans les marigots indique qu'elle est adaptée à ces milieux en perpétuel remaniement. La fourmi de feu *S. invicta*, autre espèce envahissante, est également considérée comme étant native de zones inondables du Sud du Brésil (Ross et Trager 1990, Wojcik 1983, Buren *et al.* 1974). On est donc tenté de penser que cette aptitude prédispose ces espèces à coloniser d'autres zones instables, si elles y trouvent les conditions nécessaires à leur développement. Il est possible que la vie dans ces milieux instables ait sélectionné certains caractères qui accroissent les aptitudes de ces espèces à vivre près des zones anthropiques, augmentant ainsi leurs chances d'être transportées hors de leurs zones d'origine. Il serait intéressant de rechercher si d'autres fourmis envahissantes occupent des milieux comparables dans leurs zones d'origine.

Ces caractéristiques sont suffisantes pour permettre à *W. auropunctata* d'être transportée et de s'adapter à des milieux instables, mais elles doivent être couplées à d'autres caractéristiques pour permettre à l'espèce de lutter efficacement contre les compétiteurs qu'elle va rencontrer.

II. Interactions avec les autres espèces

L'observation de la capacité de *W. auropunctata* à monopoliser l'espace et les ressources dans les territoires qu'elle envahit nous a conduit à étudier les facteurs de son succès compétitif, et plus particulièrement les facteurs comportementaux en jeu dans l'attaque et la défense des espèces confrontées.

Wasmannia auropunctata possède les ouvrières les plus petites parmi les six espèces de fourmis envahissantes considérées comme les plus néfastes (Holway *et al.* 2002). Mais cette taille modeste est compensée par le nombre des individus mobilisables dans les situations de compétition et par la possession d'un venin puissant. Les petites fourmis de feu sont des « guerrières » redoutables, d'autant plus que leur cuticule épaisse leur assure une protection contre grand nombre de compétiteurs. *Wasmannia auropunctata* peut être considérée comme la plus opportuniste des fourmis envahissantes. On peut la retrouver dans quasiment tous les milieux et dans toutes les strates, sa petite taille lui permettant d'utiliser une large gamme de sites de nidification. Les ouvrières de *W. auropunctata* exploitent l'espace de manière très efficace, ce qui permet la découverte rapide d'une source de

nourriture et elles recrutent des ouvrières très rapidement et en très grand nombre. L'organisation des agrégats en réseaux apporte, de ce point de vue, un avantage compétitif évident. Ces observations concordent avec celles qui ont été faites sur la fourmi d'Argentine et sur *P. megacephala*, dans des zones d'introductions comme la Californie ou l'Australie.

Dans un système insulaire comme la Nouvelle-Calédonie, la spécificité de la myrmécofaune procure une opportunité de niche pour *W. auropunctata*. La faune arboricole y est mal représentée et *W. auropunctata*, qui trouve dans la végétation la majeure partie des ressources alimentaires, peut construire des populations importantes sans avoir à lutter. Contre les espèces natives dominantes les ouvrières de *W. auropunctata* sont plus nombreuses et sont dominantes au point de vue comportemental dans toutes les situations de confrontation. Les ouvrières de plusieurs espèces locales ont les moyens de tuer ou de repousser les ouvrières de *W. auropunctata*, mais encore faut-il qu'elles évitent de se faire piquer, ce qui n'est pas acquis car elles ne se méfient pas de l'envahisseur dont elles ignorent l'agressivité et les capacités vulnérantes. Les espèces locales dominantes, qui seraient les plus à même de bloquer l'envahisseur, ne réagissent pas de manière adéquate dès les premiers contacts et se font rapidement déborder.

Seules quelques unes des espèces introduites déjà présentes en Nouvelle-Calédonie arrivent à résister. Nous avons établi que, en fonction du mode d'attaque utilisé, le fait d'initier ou non les interactions peut déterminer l'issue des confrontations. Les Formicinae *Brachymyrmex obscurior* et *Plagiolepis alluaudi* arrivent à co-exister avec *W. auropunctata* dans les zones qu'elle occupe, pour plusieurs raisons : leurs ouvrières se déplacent très rapidement, ce qui leur permet de zigzaguer entre les ouvrières de *W. auropunctata* dans le milieu ; leurs ouvrières sont dans la même gamme de taille et elles évitent les « corps à corps » donc une piqûre qui leur serait fatale ; leur mode d'attaque (jet d'acide formique) est très efficace pour tuer les ouvrières de *W. auropunctata*.

L'hypothèse d'une opportunité de niche est moins satisfaisante quand on considère la progression de cette espèce sur le continent Africain où la diversité de la myrmécofaune est comparable à celle de l'Amérique du Sud. La littérature traitant de ce sujet est assez maigre et on peut penser que *W. auropunctata* est cantonnée aux zones dégradées, moins riches en espèces que des zones naturelles. On peut aussi avancer l'hypothèse que, comme les espèces néo-calédoniennes, les espèces africaines ne perçoivent pas *W. auropunctata* comme une espèce très compétitive et dangereuse et qu'elles ont donc réactions inadaptées lors des rencontres.

Dans sa zone d'origine en Guyane, *W. auropunctata* est confrontée à une myrmécofaune dont la diversité et la densité des fourrageuses conditionnent une exploitation des ressources plus intense que dans la situation néo-calédonienne : la compétition d'exploitation est exacerbée et la compétition d'interférence est aussi beaucoup plus importante. Les espèces qui occupent les mêmes milieux qu'elle sont adaptées à la combattre et se montrent des compétitrices autrement redoutables que les espèces natives néo-calédoniennes. Lors des expériences d'introduction à court terme, les ouvrières des espèces testées réagissent directement dès les premiers contacts avec *W. auropunctata*. Ce contexte fournit donc une explication écologique « classique » aux différences spectaculaires que l'on observe, en moyenne, entre l'expression de *W. auropunctata* dans son aire d'origine et dans les territoires qu'elle envahit : dans son aire d'origine, l'organisation et la structuration des communautés de fourmis natives maintiennent les densités de ses population à des niveaux faibles.

Il est cependant plus difficile d'expliquer que dans certains milieux d'origine, les populations de *W. auropunctata* atteignent des densités qui induisent localement des situations identiques à celles observées dans les zones d'introduction : monopolisation et saturation du milieu, au point d'éliminer toutes les autres espèces sur son territoire. Ces situations peuvent être attribuées à l'élimination des compétiteurs lors de perturbations. En fait, ces observations localisées peuvent nous fournir la base d'un modèle général de la régulation des populations de *W. auropunctata* : sa stratégie de reproduction proche du type « r », sa forte capacité d'expansion, son opportunisme et sa structure sociale, autorisent ponctuellement l'explosion de ses populations. Mais contrairement à ce qui est observée en Nouvelle-Calédonie, les facteurs de régulation qui existent dans la zone d'origine limitent l'extension géographique de cette réussite, par la probabilité forte qu'entrent en jeu un ensemble d'espèce compétitrices ou prédatrices. Dans la zone d'origine, les cartes du jeu de la réussite et de l'élimination sont sans cesse rebattues, dès que l'espace géographique concerné réunit un échantillon suffisamment représentatif de la diversité naturelle du milieu.

III. Perspectives d'applications des résultats obtenus en Nouvelle-Calédonie pour une amélioration des techniques de contrôle de l'envahisseur

Il est acquis qu'un contrôle efficace de populations de fourmis n'est jamais obtenu par l'usage d'insecticides de contact. La raison tient à l'organisation sociale de ces insectes : les reines pondent à l'abri dans le nid, les jeunes ouvrières s'occupent du soin au couvain et les ouvrières en fin de vie prennent tous les risques à l'extérieur pour aller fourrager à la recherche de sources de nourriture. Eliminer une grande part de ces fourrageuses ne signifie pas les tuer toutes, ni détruire les reines et le couvain dans les nids. C'est pourquoi la pulvérisation d'insecticides de contact ne peut procurer, au mieux, qu'un bref répit. Le contrôle des populations envahissantes implique la destruction des colonies par l'empoisonnement des sexués et des larves, ce qui nécessite l'usage d'appâts empoisonnés que les fourrageuses ramèneront au nid avant d'être tuées par leur ingestion. La nécessité de leur collaboration active explique pourquoi il ne faut jamais utiliser simultanément insecticides de contact et appâts empoisonnés. Les espèces polygynes comme *W. auropunctata* et les autres espèces envahissantes sont plus difficiles à contrôler que les espèces monogynes. A l'heure actuelle, aucun appât n'a été spécialement mis au point contre *W. auropunctata*. On en est donc réduit à utiliser des produits ciblés contre d'autres espèces, les ouvrières de *W. auropunctata* étant de plus petite taille que les autres, la granulométrie et les doses employées sont souvent inadaptées. Jusqu'à présent les campagnes d'éradication menées en Nouvelle-Calédonie ont donné des résultats malheureusement très médiocres, pour un coût économique très élevé.

Un des objectifs « appliqués » visés par la mise en chantier de cette étude éco-éthologique de *W. auropunctata* était donc de définir dans quelle mesure la « promotion » de certaines espèces pourrait offrir une solution pour bloquer ou tout au moins ralentir sa progression en territoire envahi. Les résultats de notre étude indiquent que les perspectives offertes par la faune néo-calédonienne native pour un contrôle de l'envahisseur par des mécanismes de régulation écologique sont quasiment nulles. Il est d'autre part exclu de promouvoir comme agent de compétition une espèce comme *Pheidole megacephala*, qui est une autre peste introduite, dont la diffusion locale serait pour le moins imprudente. Cette espèce, et d'autre envahissantes déjà présentes, pourraient cependant jouer le rôle de "douanier" dans les zones de transit (installations portuaires par exemple) et constituer une certaine protection contre toute autre intrusion.

La démarche classique de la lutte biologique, c'est à dire la recherche d'agents de contrôle dans la zone d'origine et leur déplacement dans la zone envahie, ne peut s'appliquer aux espèces de fourmis compétitrices ou prédatrices identifiées pendant l'étude en Guyane. Ainsi, bien que *Neivamyrmex* sp. soit un prédateur efficace de *W. auropunctata*, le risque écologique de l'introduction d'une telle espèce sociale dans un écosystème insulaire aussi sensible que la Nouvelle-Calédonie ne saurait être assumé par des scientifiques. Les perspectives de l'utilisation de parasites, comme les *Orasema* qui attaquent *W. auropunctata* en Amérique méridionale, ne sont pas exclues, mais cette voie reste encore très hypothétique. Les données acquises sur les pathogènes ou parasites de fourmis indiquent qu'un seul type d'organisme ne serait pas assez virulent pour contrôler efficacement de telles populations.

Les observations faites au cours de ce travail offrent par contre une perspective nouvelle, qui mériterait d'être explorée plus avant. La caractérisation des molécules attractives émises par les chenilles de *Calospila emylius* pourrait permettre l'amélioration de traitement conventionnels comme des appâts toxiques très attractifs, plus sélectifs et donc plus efficaces. Néanmoins la spécificité de ces substances serait à vérifier en les testant sur d'autres espèces de fourmis. A l'inverse, la caractérisation des molécules susceptibles d'avoir une action répulsive sur les ouvrières de *W. auropunctata* émises par certaines espèces compétitrices comme les *Solenopsis* en Guyane et les *Lordomyrma* en Nouvelle-Calédonie pourrait améliorer l'efficacité des barrière physiques déjà utilisées en lutte biologique. Plus ambitieusement, l'étude et la valorisation des molécules émises par une fourmi légionnaire comme *Neivamyrmex* sp. pourrait contribuer à la déstructuration, à moyenne ou grande échelle, des populations de *Wasmannia*, les fragilisant et les rendant ainsi plus vulnérables à d'autres actions de destruction.

LISTE DES ARTICLES

ARTICLE 1

Article 1: Experimental evidence of large scale unicoloniality in the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger)

JOURNAL OF INSECT BEHAVIOR (Accepté sous réserve de modifications)

Julien LE BRETON ^(1,2), Jacques H.C. DELABIE ⁽³⁾, Jean CHAZEAU ⁽¹⁾, Alain DEJEAN ⁽²⁾ & Hervé JOURDAN ^(1,2)

⁽¹⁾ Laboratoire de Zoologie Appliquée, Centre IRD de Nouméa, B.P. A5, 98948 Nouméa CEDEX, Nouvelle-Calédonie. E-mail : lebreton@noumea.ird.nc

⁽²⁾ Laboratoire d'Evolution et Diversité Biologique, Université Toulouse III, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France.

⁽³⁾ U.P.A. Laboratório de Mirmecologia, Convênio UESC/CEPLAC, C.P.7, 45600-000 Itabuna, Bahia, Brazil.

Abstract

Unicoloniality is considered to be a key factor in the invasive success of tramp ants. Thus, we examined intraspecific colonial aggressiveness in *Wasmannia auropunctata* (Roger), a neotropical tramp species. By observing the results of one-to-one confrontations, we compared the behavioral responses of workers originating from six New Caledonian locations (introduced range) and four Brazilian plantations (original range). We recorded inter-individual “aggressive” behavior on four levels: (1) touch (physical contact, but no aggressive response), (2) avoidance, (3) aggressiveness (a physical attack by one or both of the workers, including lungeing, biting, or pulling legs or antennae), and (4) fighting (prolonged aggressiveness, including stinging by one or both ants). In Brazil, we often observed high intraspecific aggressiveness between populations originating from distant locations, indicating that *W. auropunctata* behaves as a multicolonial species in its native range. In New

Caledonia, the encounters resulted in low agonistic behavior, as shown by the absence of “full attacks” (which imply stinging by one or both opponents). Thus, we may consider that *W. auropunctata* behaves as a single supercolony throughout New Caledonia, a behavior which contributes to its invasive success. These results are the first experimental evidence of unicoloniality in *Wasmannia auropunctata*.

KEY WORDS: nestmate recognition, intraspecific interaction, unicoloniality, Formicidae, biological invasion, tramp species

Introduction

Biological invasions by ant species are a severe threat to biodiversity and human activities in areas where they occur, with unicoloniality being one of the main attributes that permits these ants to become pests (Holway *et al.*, 2002; Tsutsui *et al.*, 2003). Unicolonial species typically form spatially vast and competitively dominant supercolonies that lack territorial boundaries; they are polygynous, reproduce by colony budding, and exhibit high interspecific aggressiveness (Wilson, 1971; Passera, 1994). While large scale unicoloniality is a main factor in invasive success, it has only been demonstrated for one species, the Argentine ant *Linepithema humile* (Suarez *et al.*, 1999; Giraud *et al.*, 2002), though often suspected for other invasive ants.

In this study, we focus on the unicoloniality of the neotropical myrmicine *Wasmannia auropunctata* (R.), which is considered as one of the most ecologically destructive ant in areas where it has been introduced (Lowe *et al.*, 2000). To date, this species has been considered unicolonial based on observations in the Galàpagos (Clark *et al.*, 1982; Ulloa-Chacon and Cherix, 1990), but no behavioral assays over a wide spatial scale have been published to verify this idea. Here, we present results from behavioral tests performed in New Caledonia, one of its invasive ranges, and in Brazil, one of its native ranges.

Material and methods

Origin and breeding of the ant colonies

In New Caledonia, *W. auropunctata* was recorded for the first time in the 70’s (Fabres and Brown, 1978). Formerly confined to human-modified ecosystems, it now spreads over a wide

range of natural habitats and occurs throughout most lowlands (Jourdan, 1997; Jourdan *et al.* 2001, 2002; Le Breton *et al.* 2003). Within the archipelago, we collected *W. auropunctata* colony fragments from five sites across the main island of New Caledonia and from one site on nearby Pine Island (Figure 1). These sites are representative of the entire New Caledonian range. Nests were collected and tested in January 2001.

In Brazil, *W. auropunctata* is typically found in disturbed areas such as the cocoa-growing region of Bahia (Delabie *et al.*, 1994). We collected nests from four cocoa plantations: Ilhéus (Ceplac/Cepec plantations), Itajuípe, Uruçuca and Santa Luzia (Figure 1). Each cocoa plantation covers several square kilometers. One to four colonies of *W. auropunctata* were collected from separate plots inside the perimeter of the plantation (up to 3 km between plots) and tested in August 2000.

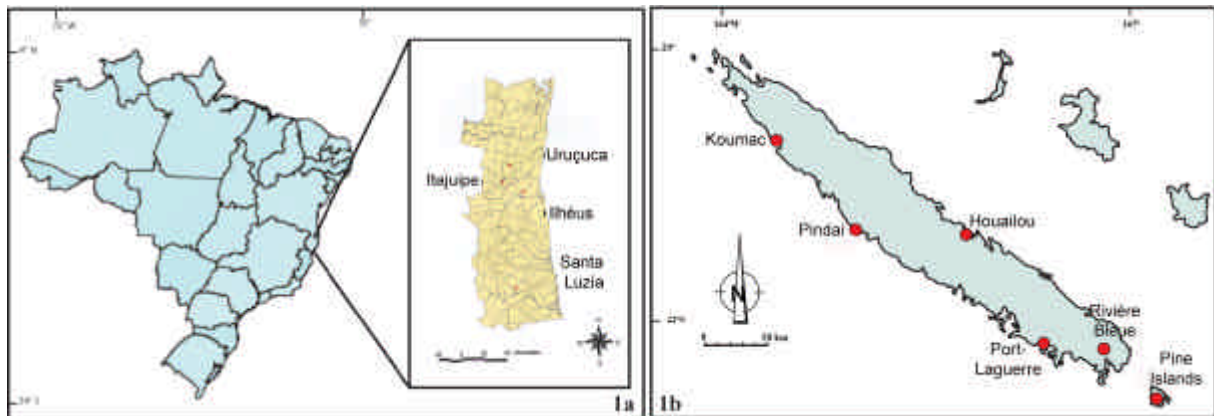


Figure 1. Maps of study areas within the native (Brazil) and introduced (New Caledonia) ranges of *Wasmannia auropunctata*.

One-on-one confrontation tests

As unicoloniality has been well studied in the Argentine ant, we used a standard behavioral assay commonly employed in such studies (Holway *et al.*, 1998; Suarez *et al.*, 1999; Tsutsui *et al.*, 2003). For this test we paired two individual workers together in a neutral arena ($\emptyset$: 4.5cm; height: 1cm) with walls coated with fluon[®] to prevent the ants from climbing out. During five minutes we scored interactions between the workers on a scale from 1 to 4: 1 = touch (physical contact, but no aggressive response; may include antennation or trophallaxis), 2 = avoidance (the ants touch, and one or both recoils and runs in the opposite direction), 3 = aggressiveness (a physical attack by one or both of the workers, including lungeing, biting, or pulling legs or antennae), and 4 = fighting (prolonged aggressiveness, including prolonged biting and pulling and the use of the sting by one or both ants). For each confrontation between colonies, we conducted 10 replications and used each worker only once.

In New Caledonia, we tested colonies coming from the same sites separated by a distance of 50 m (intra-area tests) and we tested colonies coming from different locations separated from each other by between 60 to 410 km (inter-area tests). In Brazil, we tested colonies coming from the same plantation separated by a distance of between 0.05 to 3 km (intra-area) and colonies coming from different plantations 16 to 118 km from each other (inter-area).

Statistics

Levels of aggressiveness between colony pairs were compared using the Kruskal-Wallis test. A *post-hoc* test (Dunn's test) was then performed to isolate the groups that differed from the others. All statistical analyses were performed using SPSS11.0 (SPSS 1992-1997 Inc.).

Results

In New Caledonia, the third level of our aggressiveness scale was sometimes reached, but we never recorded full attacks (i.e., level 4 of aggressiveness) during one-on-one encounters, resulting in a weak average escalation for all the colony pairs (Fig. 2a). A significant difference was obtained between the colony pairs (Kruskal-Wallis test: $H = 26.10$; $df = 12$; $P = 0.01$). Nevertheless, the multiple comparisons did not permit us to distinguish which groups differ from the others indicating that there is a weak difference in aggressiveness between short and long distance scales.

In Brazil, we recorded two different patterns of aggressiveness (Kruskal-Wallis test: $H = 74.44$; $df = 10$; $P < 0.001$). During intra-area experiments, all but one colony pair showed no aggressiveness (Fig 2b). The paired colonies, for which workers exhibit high aggressiveness, came from Uruçuca and were separated by 3 km. Inversely, during inter-area experiments, all but one colony pair showed high aggressiveness since several pairings resulted in reciprocal full attacks with escalation reaching "stinging between workers" (i.e., level 4 of aggressiveness), and even the death of one of the opponents. The paired colonies, for which workers exhibit no aggressiveness, came from Ilhéus and Itajuípe, two areas separated by 20 km.

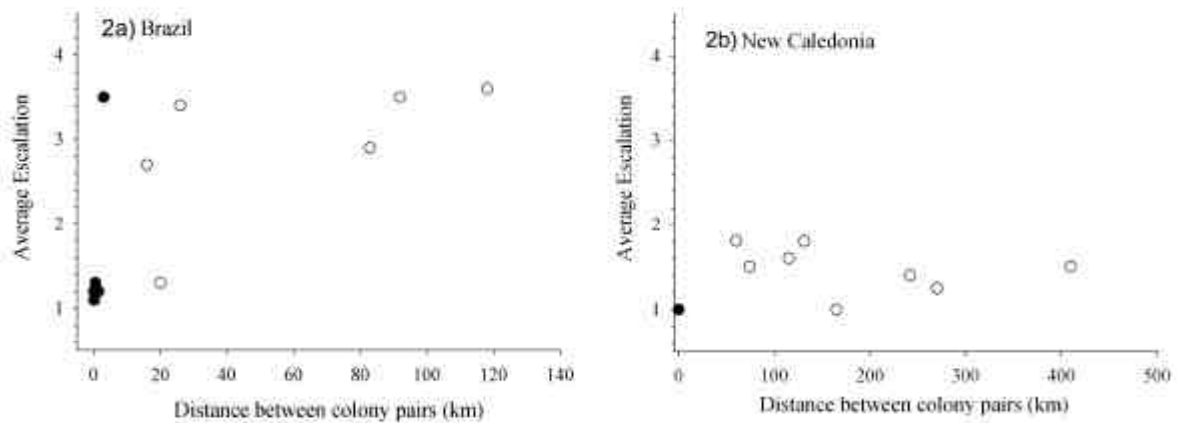


Figure 2. Influence of the distance between nests on average escalation values during one-to-one confrontations of *Wasmannia auropunctata* workers, in New Caledonia (2a) and Brazil (2b). ● = pairs implying colonies collected from the same location in New Caledonia and in the same plantation in Brazil. ○ = pairs implying colonies collected from different locations.

Discussion

In New Caledonia, its introduced range, *W. auropunctata* workers showed no aggressive intraspecific behavior even when their nests were separated by up to several hundred kilometers (or the length of the island, c.a. 450 km long), suggesting that *W. auropunctata* behaves as a single supercolony on the island. This is the first experimental evidence of unicolonial behavior in *W. auropunctata* on a large geographical scale. Similar supercolonies over a wide geographic scale have been described for the Argentine ant in southern California (Tsutsui *et al.*, 2003) and in southern Europe (Giraud *et al.*, 2002).

In Brazil, the absence of aggressiveness between workers belonging to nests separated by several kilometers indicates that colonies are spread over large areas (i.e. the size of the cocoa plantations). The shortest distance for which we observed high aggressiveness was 3 km. But in natural environments, one can suspect that high aggressiveness should be frequent at shorter range as our results were obtained in agro-ecosystems or disturbed areas favourable to the development and extension of pest ants. As pointed by Majer and Delabie (1999), when disturbance occurs, *W. auropunctata* outbreaks may be observed, so that this ant species is considered to be a disturbance specialist. Surprisingly, although separated by 20 km (Ilhéus and Itajuípe), workers of one colony pair showed no agonistic behavior during confrontation experiments, although we discovered later that one plantation was created from cocoa plants originating from the other, with *W. auropunctata* colonies likely to have been transferred

between the two plantations (Delabie, comm. pers.). So, in the Bahia region, *W. auropunctata* behaves as a multicolonial species that has a dominant status in agroecosystems, with this status reinforced by the eradication of natural competitors such as other dominant ant species (Delabie, 1990). On the plantation scale where workers do not exhibit intraspecific agonistic behavior, its populations form a “supercolony” spreading over several hectares. These characteristics could be the origin of *W. auropunctata* as an invasive species in introduced areas.

Unicoloniality results in low intraspecific competition, which is one of the most important regulating factors in ant community equilibrium (Ryti and Case, 1988). In the Argentine ant, Holway *et al.* (1998) have already emphasized the loss of intraspecific aggressiveness in its invasive success: it allows high density populations to be built on a local scale. The numerical dominance of *L. humile* in California appears then as a process resulting from unicoloniality: it helps to break ant community equilibrium by offering a numerical advantage against the entire ant guild (Human and Gordon, 1999). According to these studies, such behavior on a wide scale may be a decisive advantage and would contribute to *W. auropunctata*’s success as an invader. This also reinforces the hypothesis that unicoloniality is a key factor in the ecological success of tramp ants both in their native and introduced range.

Future research on the invasive success of *W. auropunctata* should focus on how nestmate recognition varies between native and introduced populations and should include analyses of cuticular hydrocarbons and genetics, in order to investigate the proximate causes of invasive success. Moreover, it would be interesting to study colony structure in undisturbed areas compared to those we studied on Brazilian plantations.

Acknowledgements

This work was made possible through the financial support of the “Programme Ecosystèmes Tropicaux” (MATE - ECOFOR) and the “Prix d’encouragement à la recherche, Province Sud” (Julien Le Breton). We are grateful to the “Direction des Ressources Naturelles” from the Southern Province and the “Direction du Développement Economique et de l’Environnement”, from the Northern Province of New Caledonia, for access to field stations. We would like to thank Tana Potiaroa (Laboratoire de Zoologie Appliquée, IRD, Nouméa) for his help during fieldwork and Andrea Dejean for proofreading early drafts of the manuscript.

ARTICLE 2

**Article 2: Immediate impacts of invasion by *Wasmannia auropunctata*
(Hymenoptera: Formicidae) on native litter ant fauna in a New
Caledonian rain forest**

Austral Ecology (2003) 28: 204-209

Julien LE BRETON ^(1,2), Jean CHAZEAU ⁽¹⁾ & Alain DEJEAN ⁽²⁾

⁽¹⁾ Laboratoire de Zoologie Appliquée, Centre IRD de Nouméa, B.P. A5, 98948
Nouméa CEDEX, Nouvelle-Calédonie.

⁽²⁾ Laboratoire d'Ecologie Terrestre, (UMR CNRS 5552), Université Toulouse
III, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France.

Running title: Ant fauna alteration by *W. auropunctata*

Abstract

For the last 30 years, *Wasmannia auropunctata* (the little fire ant) has spread throughout the Pacific and represents a severe threat to fragile island habitats. This invader has often been described as a disturbance specialist. Here we present data on its spread in a dense native rain forest in New Caledonia. We monitored by pitfall trapping the litter ant-fauna along an invasive gradient from the edge to the inner forest in July 1999 and March 2000. When *W. auropunctata* is present, the abundance and richness of native ants drop dramatically. In invaded plots, *W. auropunctata* represents more than 92% of all trapped ant fauna. Among the 23 native species described, only four cryptic species survive. *Wasmannia auropunctata* appears to be a highly competitive ant which dominates the litter by eliminating native ants. Mechanisms involved in this invasive success may include predation as well as competitive interactions (exploitation and interference). The invasive success of *W. auropunctata* is similar to that of other tramp ants and reinforces the idea of common evolutive traits leading to higher competitiveness in a new environment.

Key words: *Wasmannia auropunctata*, biological invasion, ant diversity, New Caledonia.

Introduction

In the Pacific area, New Caledonia is recognized as a unique biodiversity hot spot (Myers *et al.* 2000). In this highly endemic context, the spreading of exotic organisms through human agency is a major concern. One spectacular invasion is the rapid spread of the little fire ant, *Wasmannia auropunctata* (Jourdan 1997a, 1999). Native to the New World, the present distribution of this tiny stinging ant is nearly pantropical (Jourdan *et al.* 2002). *Wasmannia auropunctata*, which belongs to the "tramp ant" group, exhibits biological characteristics (polygyny, the budding of new nests, unicoloniality, opportunism for food and nest location, fast nest relocation after perturbation) which facilitate its spread through human mediated dispersal (Hölldobler & Wilson 1990; Passera 1994; McGlynn 1999). As a result, it is recognized as one of the worst exotic pest ants (Lowe *et al.* 2000), along with *Anoplolepis gracilipes* (the yellow crazy ant), *Linepithema humile* (the Argentine ant), *Pheidole megacephala* (the big-headed ant) and *Solenopsis invicta* (the red imported fire ant). In the Pacific area, it is an important threat which is regularly intercepted by quarantine services for at least the mid sixties (Wilson & Taylor 1967).

This small myrmicine, recorded for the first time in New Caledonia in 1972 (Fabres & Brown 1978), has now invaded a wide array of habitats on the main island, the Loyalty Islands, the Isle of Pines and even the remote inhabited island of Walpole (Jourdan 1997a). Several surveys in New Caledonia have confirmed the disruption of natural communities, especially in sclerophyllous habitats (Jourdan 1997a; Jourdan *et al.* 2001). This situation is in strong contrast to what one can observe in its natural range where it does not appear as a dominant species (Tennant 1994). Nevertheless, when disturbance occurs, outbreaks may be observed, so that Majer and Delabie (1999) considered this ant species to be a disturbance specialist.

Here we focus on the spread of *W. auropunctata* in a patch of rain forest on ultramafic soils and its apparent effect on the original ant community along the invasive gradient.

METHODS

Study area

This study was conducted in the Rivière Bleue natural park, located in southern New Caledonia on ultramafic soils. Based on information gathered during botanical surveys, this forest is considered as pristine and undisturbed rain forest (Jaffré & Veillon 1990). The flora is highly endemic (89%) and dominated by Myrtaceae and Rubiaceae. *Wasmannia auropunctata* was first detected in the park in mid-1997 where its introduction and spreading seemed related to the development of recreational areas (camping sites), through the use of contaminated construction material or caterpillar vehicles. In July 1999, we investigated a forest patch where the edge had been invaded by *W. auropunctata*. We conducted a trapping program to assess the extent of the invasion and to evaluate its impact on the native ant species community. We repeated this survey in March 2000 to assess the spread of the *W. auropunctata* population after eight months.

Sampling of the ant community structure

Ant species richness and abundance were monitored by pitfall trapping along parallel transects, extending from the forest edge to 130 metres inside the forest, deliberately placed across the invasion front. The pitfall traps consisted of plastic containers (58 mm internal diameter). They were half filled with a mixture of diethylene glycol and 2% formaldehyde as a preservative (Bestelmeyer *et al.* 2000). For each sampling period, 168 pitfall traps were arranged in six parallel lines of 28 traps each, with 5 m between the traps and 5 m between the transects. Traps were left open for seven days. Although pitfall traps are more effective for trapping epigaeic ants in open habitats than in rainforest (Andersen 1991), this method provides a reasonably good estimation of species composition and relative abundance of ground surface-active ants (Bestelmeyer *et al.* 2000; Wang *et al.* 2001).

The ants were sorted to species level and species abundance was noted for each trap. Given the poor state of taxonomic knowledge of New Caledonian ants, species that could not be named were designated as a morphospecies with letter codes. All collected ants were deposited in the IRD collection in Nouméa.

Statistical analyses

The pitfall data were pooled into seven groups that correspond to seven zones from the edge to the inner forest: 0-20 m; 20-40m; 40-60m; 60-80 m; 80-100m; 100-120 m and 120-135m.

First, for each sampling period, we compared (for *W. auropunctata* and native species separately) the abundance in each zone by applying a Kruskal-Wallis one-way analysis of variance on ranks. *Post-hoc* multiple comparison tests (Dunn's tests) were subsequently used separately for *W. auropunctata* and native species, to isolate the zone or zones that differ from the others. Finally, we compared the abundance of *W. auropunctata* and native species gathered in each zone between the two sampling periods by applying a Wilcoxon signed rank test. All statistical tests were performed using SigmaStat software version 2.03 for Windows.

Results

Distribution of W. auropunctata

Wasmannia auropunctata workers were detected foraging in the forest up to 85 m in July 1999 and 90 m in March 2000 from the forest edge. The abundance of *W. auropunctata* was highest in the zones near the forest edge, and decreased with distance from the edge. This tendency was concordant for the two periods (Fig. 1).

In July 1999, the abundance of *W. auropunctata* was significantly different between zones (Kruskal-Wallis test; $H = 113.84$; $df = 6$; $P < 0.001$). According to the *post-hoc* test, the first two zones (0 – 20 m and 20 – 40 m) supported significantly more ants than the other zones (Fig. 1A).

In March 2000, the abundance of *W. auropunctata* was also significantly different between the invaded zones (Kruskal-Wallis test; $H = 126.05$; $df = 6$; $P < 0.001$). *Wasmannia auropunctata* was much more abundant in the first zone (0-20 m) and its populations significantly decreased with the distance to the forest edge increases (Fig. 1B).

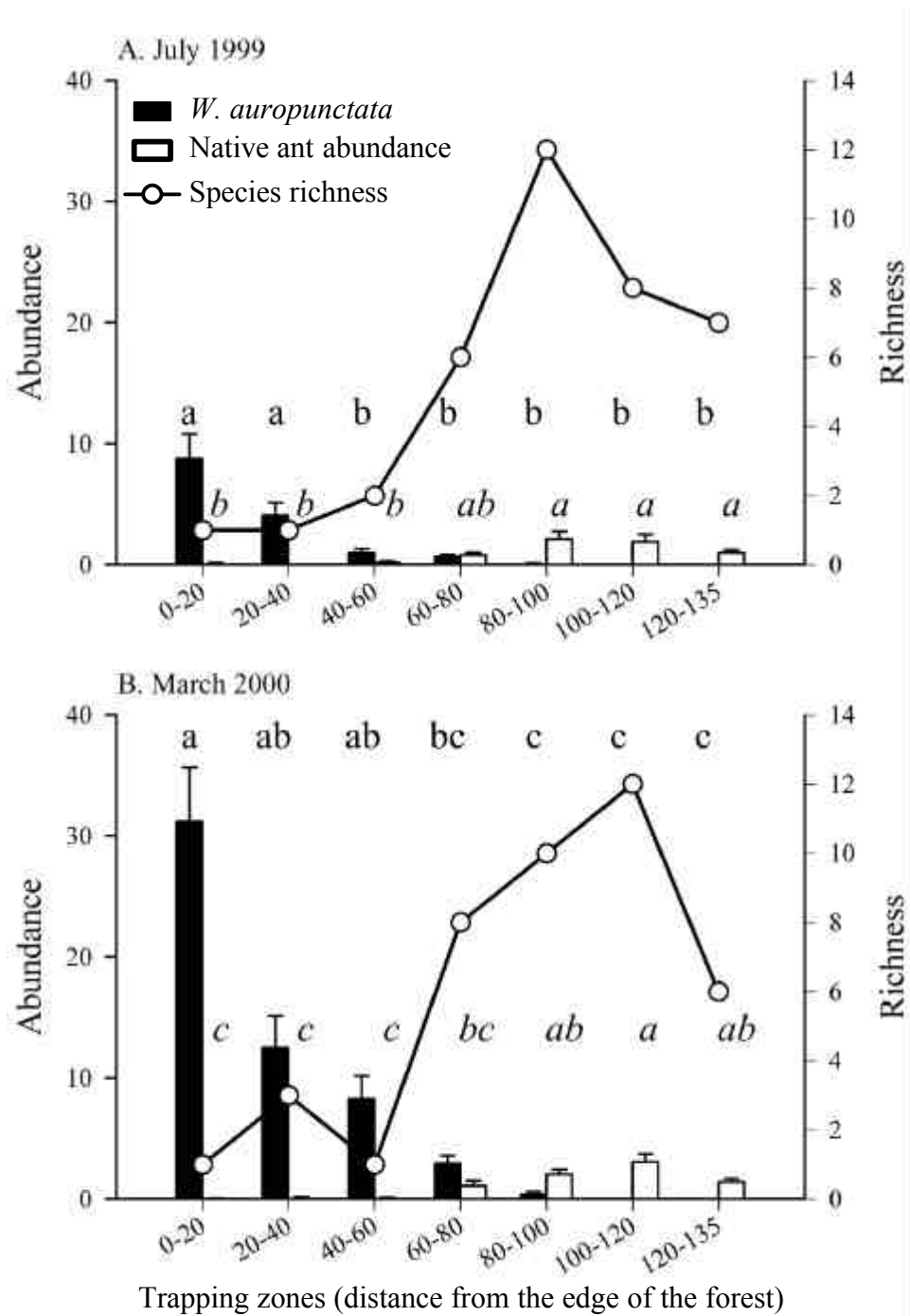


Fig. 1. Results of pitfall trapping along an invasive gradient in a New Caledonian rain forest. Bars consist of mean ($\pm$ SE). For statistical comparisons we conducted a Kruskal Wallis ANOVA followed by a Dunn's *post-hoc* test. The bars bearing the same letters indicate values that are not significantly different at the 5% level. A separate analysis was conducted for *Wasmannia auropunctata* abundance (regular font) and native ant abundance (Italics). Curves indicate the species richness, sum of species collected in each zone, *W. auropunctata* included.

Impact on native ants

A total of 24 ant species or morphospecies from 14 genera were recorded during the study (Table 1). *Wasmannia auropunctata* was the only introduced species, the others were native or endemic species. The richest sub-family was Myrmicinae (16 species), followed by Ponerinae (5 species), Formicinae (2 species) and Dolichoderinae (1 species). The richest genus was *Lordomyrma* (5 species). Since *Pheidole spp.* constituted nearly one half of the native foragers trapped for the two sampling periods (Table 1), they were numerically dominant in the native ant community.

Table 1. Litter ant species, sampled using pitfall-traps, in a New Caledonian rain forest partly invaded by *Wasmannia auropunctata*. The numbers of foragers collected in July 1999 and March 2000 are given for each species.

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

The abundance and richness of the native ant species were consistently higher in the non-invaded zones (Fig. 1). In invaded plots, *W. auropunctata* represented quantitatively more than 92% and 96%, respectively, of the entire ant fauna in July 1999 and March 2000. The few individuals of native ants collected belonged to cryptic species such as *Hypoponera pruinosa*, *Hypoponera* sp.A, *Oligomyrmex sodalis* and *Strumigenys* sp.

In July 1999, the abundance of native species was different between the zones (Kruskal-Wallis; $H = 66.74$; $df = 6$; $P < 0.001$). *Post-hoc* tests indicated differences between the invaded and the non-invaded areas (Fig. 1). The fourth zone (60 – 80m, where the invasion front was located) showed an intermediate native ant abundance. This pattern was also observed in March 2000, with significant differences between invaded and non-invaded zones (Kruskal-Wallis; $H = 87.37$; $df = 6$; $P < 0.001$).

Table 2. Results of a Wilcoxon signed rank test (W) to compare the abundance of *Wasmannia auropunctata* and native species between July 1999 and March 2000 (N = number of traps per zone). The 0-100m zone was invaded by *W. auropunctata*, while the 100-135m zone was not

Distance from the forest edge	<i>W. auropunctata</i>			Native species		
	W	N	P	W	N	P
0-20m	385.0	30	**	-3	30	NS
20-40m	212.0	24	**	1	24	NS
40-60m	276.0	24	**	-2	24	NS
60-80m	169.0	24	*	-13	24	NS
80-100m	7.0	24	NS	21.0	24	NS
100-120m	0.0	24	NS	78.0	24	NS
120-135m	0.0	18	NS	24.0	18	NS

P = level of significance (NS = > 0.05 ; * = < 0.05 ; ** = < 0.001)

Differences between the two periods

The overall number of *W. auropunctata* foragers collected in March 2000 (1513 individuals) was much greater than in July 1999 (403 individuals); the population nearly quadrupled. For each zone in the invaded area (i.e., from the edge up to 80 m into the forest), the numbers of *W. auropunctata* foragers differed significantly between the two periods (Table 2).

The native ant species richness was similar, but there was a slight difference in the composition due to the rarity of some species (Table 1). In the non-invaded area, the number of native ants collected increased slightly (a total of 140 individuals were collected in July

1999, versus 178 in March 2000), but there were no significant differences between the two sampling periods (Table 2).

Discussion

Invasive progress and impact on native ants

Related studies have shown that ultramafic soils do not induce an ecological barrier against *W. auropunctata* in New Caledonia, as observed for other invaders (Jourdan 1997b). Indeed, we have shown here that dense, pristine rain forests characterized by these soils are also invaded and that this tramp ant can develop huge populations in these fragile biota. Between the two sampling periods *W. auropunctata* abundance increased strongly while that of native ants was stable in the non-invaded areas. The invasive species therefore demonstrated strong demographic growth while the abundance and the richness of native ants was severely reduced in invaded zones. This is consistent with previous studies conducted in other invaded areas worldwide, including the Galapagos archipelago, other New Caledonian areas and Vanuatu (Clark *et al.* 1982; Lubin 1984; Jourdan 1999; Jourdan *et al.* 2002). The novelty of the present study is that it is the first assessment of such an invasion and extermination of native species in an undisturbed rain forest. As our sampling design ran from a forest edge, one could argue that the pattern of native ants could result from edge related environmental gradients. According to Carvalho & Vasconcelos (1999), in central Amazonia, distance to forest edge significantly affected epigaeic ant species composition (up to 200m from the edge). However, there are evidences that the observed pattern is related to *W. auropunctata* spread: the dominant *Pheidole spp.* have been recorded from other rain forest edges (unpublished winkler data); the number of native species recorded in invaded plots is extremely low, with an exclusive occurrence of *W. auropunctata* workers (Fig. 1).

Though we did not use baits in this experience, the ability of *W. auropunctata* to exclude other ants from food resources has already been shown in the Galapagos (Meier 1994) and in New Caledonia sclerophyll habitat (Delsinne *et al.* 2001).

This success is in strong contrast to that observed in its original range, where *W. auropunctata* never dominates the ant community (Levings & Franks 1982; Tennant 1994). Using tuna baiting to survey ant communities in primary tropical forests in Costa Rica and Panama, Tennant (1994) concluded that *W. auropunctata* is able to coexist with overlapping

ant species (similar dietary requirements and foraging behaviours). In a tropical forest with diverse nesting and food resources, *W. auropunctata* may be able to exploit many of these resources while leaving enough food and nest sites for other ant species in the area. According to our results, this is not the case in New Caledonia. This might be due to the huge populations of this intruder which do not allow other species to coexist in the conditions of low trophic production of the ultramafic rain forest.

In rain forests within the natural range of *W. auropunctata*, Tennant (1994) found that several ant species, particularly of the genus *Pheidole*, compete successfully against *W. auropunctata* and may help keep its population densities low. On the contrary, in the New Caledonian rain forest the presence of *W. auropunctata* leads to the extermination of all native ants, including *Pheidole* spp. which are the numerically dominant native species. To date, local ants seem unable to regulate the population densities of *W. auropunctata* through competition.

Mechanisms involved in native ant species displacement by W. auropunctata

Generally, in multi-species systems, the level of repulsion observed between co-occurring species should be directly proportional to the amount of overlap in resource use (Levings & Traniello 1981). *Wasmannia auropunctata* is a true generalist ant (Ulloa-Chacón & Cherix 1990; Tennant 1994; Jourdan 1999), for its feeding habits (Clark *et al.* 1982), the choice of nests sites (Young 1986; Blüthgen *et al.* 2000), and its temporal activity (Clark *et al.* 1982). These ecological attributes induce potential competition with a wide number of native ant species of the studied forest. This competitive ability is reinforced by the ant's uniclonality. Although the mechanisms by which *W. auropunctata* displaces native ants of this ultramafic forest remain undetermined, Delsinne *et al.* (2001) have shown its ability to monopolise tuna baits in a sclerophyll forest. Nevertheless, *W. auropunctata* does not use repellent substances to displace native ants, (Le Breton *et al.* 2002): competition may play a major role and predation on other ant species should not be ruled out. The success of *W. auropunctata* can be related to the "tramp species attributes" coupled with more specific characteristics such as a highly poisonous sting, a good recruitment ability, the small size of the workers or its large population density. The success of *W. auropunctata* in disrupting and displacing native ants in New Caledonia is similar to that of other tramp species, such as *Pheidole megacephala* in Australia (Hoffman *et al.* 1999; Vanderwoude *et al.* 2000), *Linepithema humile* in northern California (Human & Gordon 1999), or the fire ant *Solenopsis invicta* in the southern United

States (Porter & Savignano 1990; Gotelli & Arnett 2000). This reinforces the idea of common evolutionary traits in tramp species, which lead to a higher competitiveness in new environments.

The characteristics of the New Caledonian native ants might also play a role. This fauna is characterized by a high level of endemism and many primitive traits (Taylor 1987, Jourdan 2002). As stated by Wilson (1961) for Melanesian ant assemblages, these traits may involve a lack of competitiveness, which is referred to as a key factor explaining the lack of resistance against new colonisers.

The exclusion of native ant species was observed even at low densities of *W. auropunctata* (Fig. 1). This can be due to the high level of aggressiveness of the invader and its dominance at food sources, as observed in northern California during interactions between *L. humile* (the Argentine ant) and native species (Human & Gordon 1999). Competitive replacement appears to be the primary mechanism behind the extirpation of native ant faunas. The few native ant species that persist in invaded areas may be those that forage in different strata. A similar process was described for the Argentine ant in California (Ward 1987). This study also brings evidence that *W. auropunctata* like other tramp species are able to invaded undisturbed ecosystems. Given the key ecological role of ants (Wilson 1987; Hölldobler & Wilson 1990), the massive disruption wrought by these invaders on the native ant community is likely to have ecosystem-wide repercussions. Further studies of the impact (including time series at advancing fronts), as well as detailed behavioural studies, are urgently needed to improve our understanding of invasive ant success.

Acknowledgements

This research was made possible through financial support from the “Programme Ecosystèmes Tropicaux” (MATE - ECOFOR) and the “Prix d’encouragement à la recherche, Province Sud” (Julien Le Breton). We are grateful to the “Direction des Ressources Naturelles” from Province Sud, New Caledonia, for facilities and authorizations to work at its field stations. We would also like to thank D. Konghouleux and T. Potiaroa for their technical assistance and Andrea Dejean for her proofreading of the manuscript.

ARTICLE 3

Article 3: Niche opportunity and ant invasion: the case of *Wasmannia auropunctata* (Roger) in a New Caledonian rainforest

Journal of Tropical Ecology (soumis)

Julien LE BRETON ^(1,2), Hervé JOURDAN ^(1,2), Jean CHAZEAU ⁽¹⁾, Jérôme ORIVEL ⁽²⁾ & Alain DEJEAN ⁽²⁾

⁽¹⁾ Laboratoire de Zoologie Appliquée, Centre IRD de Nouméa, B.P. A5, 98948 Nouméa CEDEX, Nouvelle-Calédonie.

⁽²⁾ Laboratoire d'Evolution et Diversité Biologique, UMR-CNRS 5174, Université Toulouse III, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex 4, France.

Abstract

Recent advances in the community ecology theory provided predictions in connection with biological invasions and led to the concept of ‘niche opportunity’. In order to empirically validate this hypothesis, we assessed the exploitation of feeding and nesting resources by both native and invasive ants in the lower arboreal strata of an undisturbed New Caledonian rainforest recently invaded by the tramp ant *Wasmannia auropunctata*. In non-invaded areas the native ant fauna underexploits these resources due to the lack of ecologically dominant species. Only 44.6% of the baits were occupied, and 48.9% of the *Meryta coriacea* (Araliaceae) and 64.5% of the *Basselinia pancheri* (Palmaceae) sheltered ants. Consequently, *W. auropunctata* had easy access to the lower arboreal strata where apparently it encountered only low resistance by native ants. Indeed, in invaded areas, *W. auropunctata* colonies sheltered in almost all *Meryta* and *Basselinia*, while attending native Hemiptera for which they even promoted the development of populations obviously larger than those attended by native ants. As a result, the low invasion resistance (i.e. the niche opportunity) of this island ecosystem enabled huge populations of *W. auropunctata* plus native Hemiptera to develop,

placing greater pressure on the native vegetation whose subsequent impact is difficult to evaluate.

Introduction

Biological invasions mostly occur in communities where certain conditions, either alone or in combination, provide a ‘niche opportunity’. These conditions include the availability of resources, the absence of natural enemies, and the physical environment (Shea & Chesson 2002). Although biological invasions by alien species are a worldwide phenomenon, they are particularly significant on isolated islands (Elton 1958). Organisms living on islands are characterized by a high taxonomic endemism, extensive adaptive radiation and by being taxonomically disharmonious, with entire families or even higher taxa absent (MacArthur & Wilson 1967).

As ants occupy a central place in the functioning of ecosystems, invasions by destructive non-native ant species tend to have major ecological consequences. Thanks to the large amount of food and nesting resources the vegetation provides, ants are the main component of the tropical rainforest arboreal arthropod fauna (Davidson *et al.* 2003; Davidson & Patrell-Kim 1996; Majer 1990). Thus, the ability of an introduced ant species to exploit these resources is vital to its success in invading rainforests (Hölldobler & Wilson 1990; Holway *et al.* 2002).

The South Pacific island of New Caledonia is recognized as a unique biodiversity hot spot (Myers *et al.* 2000). Its ant fauna is highly endemic, although arboreal ants are not a major component of the arthropod communities in the canopy (5 % of all collected fauna) and dominant species are lacking (Guilbert *et al.* 1994; Jourdan 2002; Taylor 1987; Wilson 1976).

The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) has invaded major parts of New Caledonia, including both disturbed and undisturbed areas where it displaces almost all the native litter-dwelling ant species (Fabres & Brown 1978; Jourdan 1997; Le Breton *et al.* 2003). This invasive species, which is generally regarded as a tramp species (i.e., ant that is disseminated by human transport and which builds huge polygynous colonies in invaded areas; Passera 1994), is considered as one of the most ecologically destructive in areas where it has been introduced (Holway *et al.* 2002; Lowe *et al.* 2000).

In its home range, *W. auropunctata* is regarded as a dominant in disturbed areas but rarely in undisturbed areas such as the rainforest (Majer & Delabie 1999). Nevertheless, it has invaded numerous New Caledonian forests (Jourdan *et al.* 2001; Le Breton *et al.* 2003). Since the exploitation of arboreal resources is a key factor in the success of this species, we

hypothesized that in New Caledonia the native arboreal ant community underexploits these resources, providing a niche opportunity for this invader. We therefore examined how native ants exploit resources situated in the lower arboreal strata and what species are prevalent in an undisturbed New Caledonian rainforest. Then, we examined how *W. auropunctata* exploits these resources in the invaded areas and noted the consequences on the native ant community.

Materials and methods

Our investigation was conducted from January to April 2002 in a pristine rainforest on ultramafic soils in the Rivière bleue natural park in southern New Caledonia. This forest, which is dominated by Myrtaceae and Rubiaceae and exhibits plant endemism reaching 89 %, began to be invaded by *W. auropunctata* in 1997 (Jaffré & Veillon 1990; Le Breton *et al.* 2003).

In order to assess the exploitation of food resources, we conducted experiments in the rainforest by placing baits (a combination of pieces of tinned tuna in oil, honey and biscuit crumbs; Human & Gordon 1999) 2 meters high on tree trunks: 350 trees in a zone not invaded by *W. auropunctata*, and on 117 trees in an invaded zone. We noted the identity and the number of workers foraging on the baits after 1 then 2 hours.

In order to assess the exploitation of nesting resources, we examined if two common plants of the understory sheltered ant colonies. *Meryta coriacea* (Baillon) (Araliaceae) is a trash basket geophyte that resembles plants known to shelter ant nests in the Neotropics (Jaffré *et al.* 2001; see Longino & Nadkarni 1990). *Basselinia pancheri* (Vieillard) (Palmaceae) is a common endemic palm, characteristic of the New Caledonian rainforest understory (Hodel & Pintaud 1998). The trunks are sheathed by the axils of dead fronds that form cavities where ant colonies find shelter, as often noted in palms (Jolivet 1996; Way & Bolton 1997). All sampled plants were mature and ranged from 120 to 350cm tall. Using forceps and an aspirator, we gathered ant colonies plus foraging workers from 129 *M. coriacea* and 107 *B. pancheri* in non-invaded plots of the rainforest. The same method was used for 60 *M. coriacea* and 63 *B. pancheri* in the invaded zone. During the sampling, we observed repeatedly that *B. pancheri* sheltered large Hemiptera (Margarodidae). We subsequently assessed their occurrences and densities in an additional 95 and 125 palms, in the non-invaded and the invaded zones, respectively. We used Fisher's exact-test to compare exploitation rates between species and the Student *t*-test to compare the number of recruited workers within species. A Chi-square test was performed to compare the occurrences of Margarodidae, and a

Wilcoxon test was performed to compare their densities in invaded and non-invaded plots. All tests were performed using Statistica® 5.0 software.

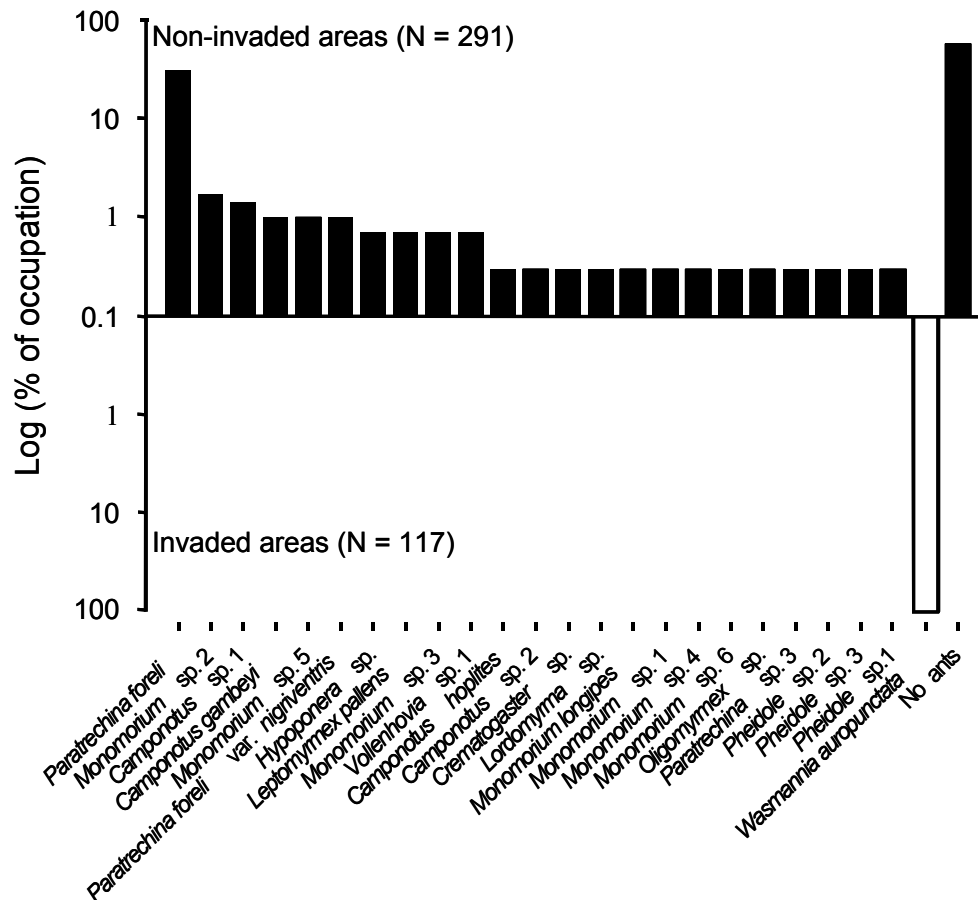


Figure 1. Occupation of tree baits by native ants in non-invaded areas of a New Caledonian rainforest and by *Wasmannia auropunctata* in invaded areas. Results were obtained after 2 hours.

Results

In total, 32 ant species belonging to 14 genera and four sub-families were observed on the baits and on the sampled plants (Table 1). *Wasmannia auropunctata* excepted, all the other ant species were native or endemic. Among the native ant fauna, the richest genus was *Monomorium* (8 species), followed by *Paratrechina* (5 species) and *Camponotus* (4 species).

Bait experiments

One hour after being installed, only 86 out of 350 baits (24.6 %) placed in the non-invaded zones were occupied by ants, and these belonged to 14 species and 6 genera (Table 2). Of the 291 baits remaining after 2 hours (others robbed by lizards and birds), 127 (44.6 %) were occupied by ants belonging to 24 species and 10 genera (Fisher exact-test; $P < 0.01$) (Table 2;

Fig. 1). The commonest ant, *Paratrechina foreli*, was noted on 18.9 % and 30.2 % of the baits after 1 and 2 hours, respectively (Fisher exact test; $P < 0.01$). Considering only the occupied baits, *P. foreli* was present on 76.7 % and 69.3 % of them after 1 and 2 hours, respectively. Less than 20 *P. foreli* workers were recruited after 2 hours. The remainder of the ant species occupied only 5.7 %, then 13.4 % of the baits (Fisher exact-test; $P < 0.01$). It should be noted that the genera *Pheidole* and *Crematogaster*, known to include dominant species in other parts of the tropics, were rare in our study. The sole *Crematogaster* species noted in New Caledonia is probably a canopy dweller, since we observed foragers from this species only once during this study. The *Pheidole* species of the New Caledonian rainforest are numerically dominant ground dwellers (Le Breton *et al.* 2003; Wilson 1976).

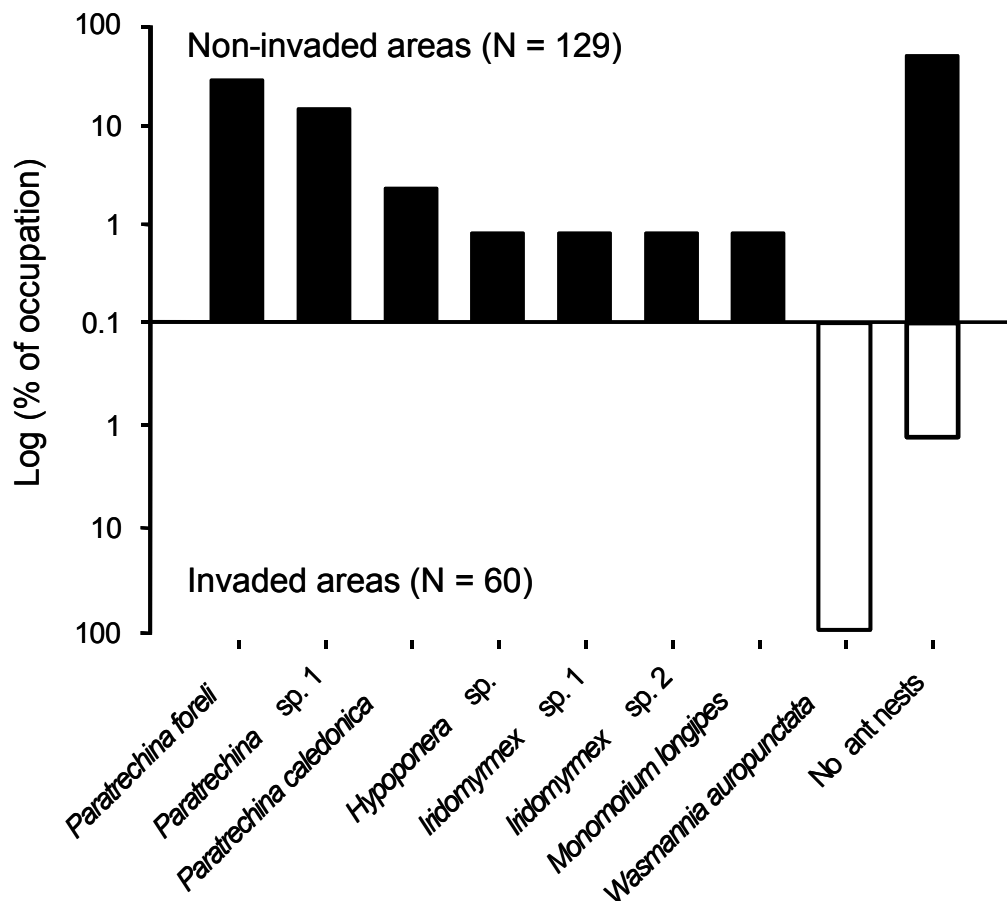


Figure 2. Occupation by ants of the trash basket plant *Meryta coriacea* (Araliaceae) in a New Caledonian rainforest by native ants in non-invaded areas and by the introduced *Wasmannia auropunctata* in invaded areas.

Table 1. List of ant species detected in the lower arboreal strata of a New Caledonian rainforest. Under Baits, "+" means that foragers were detected on baits. Under Plants, "N" means that the species nested in the studied plant and "F" means that foragers were detected on the plants.

Taxa	Baits	Plants	
		M. coriacea	B. pancheri
PONERINAE			
<i>Hypoponera</i> sp.	+	N, F	
<i>Rhytidoponera versicolor</i> Brown		F	F
MYRMICINAE			
<i>Crematogaster</i> sp.	+		F
<i>Lordomyrma</i> sp.1	+		
<i>Lordomyrma</i> sp.2		F	F
<i>Monomorium longipes</i> (Emery)	+	N, F	
<i>Monomorium tricolor</i> (Emery)			F
<i>Monomorium</i> sp.1	+		
<i>Monomorium</i> sp.2	+		
<i>Monomorium</i> sp.3	+		
<i>Monomorium</i> sp.4	+		
<i>Monomorium</i> sp.5	+		
<i>Monomorium</i> sp.6	+		
<i>Oligomyrmex sodalis</i> (Emery)	+		
<i>Pheidole</i> sp.1	+		N, F
<i>Pheidole</i> sp.2	+		
<i>Pheidole</i> sp.3	+		
<i>Tetramorium</i> sp.		F	F
<i>Vollenhovia</i> sp.	+		N, F
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger)	+	N, F	N, F
DOLICHODERINAE			
<i>Iridomyrmex</i> sp.1		N, F	N, F
<i>Iridomyrmex</i> sp.2		N, F	
<i>Leptomyrmex pallens</i> Emery	+	F	F
FORMICINAE			
<i>Camponotus gambeyi</i> Emery	+	F	
<i>Camponotus hoplites</i> Emery	+		F
<i>Camponotus</i> sp.1	+		
<i>Camponotus</i> sp.2	+		
<i>Paratrechina caledonica</i> (Forel)		N, F	F
<i>Paratrechina foreli</i> (Emery)	+	N, F	N, F
<i>Paratrechina foreli</i> var. <i>nigriventris</i> (Emery)	+		N, F
<i>Paratrechina</i> sp.1		N, F	N, F
<i>Paratrechina</i> sp.3	+		

In the invaded zone, all the baits were occupied by *W. auropunctata* workers both after 1 and 2 hours (Table 2). No native species workers were noted on baits, but foraging

Paratrechina sp. workers were observed once on a tree trunk. The mean number of *W. auropunctata* workers varied from 53.3 per bait after 1 hour to more than 100 after 2 hours.

Table 2. Results of baiting experiments performed in a New Caledonian rainforest (percentage of baits occupied). Baits were placed on tree trunks in areas not invaded and invaded by the pest-ant *Wasmannia auropunctata*.

Taxa	After 60 minutes		After 120 minutes	
	Not invaded (N = 350)	Invaded (N = 117)	Not invaded (N = 291)	Invaded (N = 117)
<i>Paratrechina foreli</i>	18.9	-	30.2	-
<i>Monomorium</i> sp.2	1.1	-	1.7	-
<i>Camponotus</i> sp.1	0.6	-	1.4	-
<i>Camponotus gambeyi</i>	0.9	-	1.0	-
<i>Monomorium</i> sp.5	0.6	-	1.0	-
<i>Paratrechina foreli</i> var. <i>nigriventris</i>	0.3	-	1.0	-
<i>Hypoponera</i> sp.	-	-	0.7	-
<i>Leptomyrmex pallens</i>	0.3	-	0.7	-
<i>Monomorium</i> sp.3	-	-	0.7	-
<i>Vollenhovia</i> sp.1	-	-	0.7	-
<i>Camponotus hoplites</i>	0.3	-	0.3	-
<i>Camponotus</i> sp.2	-	-	0.3	-
<i>Crematogaster</i> sp.	-	-	0.3	-
<i>Lordomyrma</i> sp.1	-	-	0.3	-
<i>Monomorium longipes</i>	-	-	0.3	-
<i>Monomorium</i> sp.1	0.3	-	0.3	-
<i>Monomorium</i> sp.4	-	-	0.3	-
<i>Monomorium</i> sp.6	-	-	0.3	-
<i>Oligomyrmex sodalis</i>	0.3	-	0.3	-
<i>Paratrechina</i> sp.3	0.3	-	0.3	-
<i>Pheidole</i> sp.3	0.3	-	0.3	-
<i>Pheidole</i> sp.2	0.3	-	0.3	-
<i>Pheidole</i> sp.1	0.3	-	0.3	-
<i>Wasmannia auropunctata</i>	-	100	-	100
No ants	75.4	0	56.4	0

***Meryta coriacea* and *Basselinia pancheri* as suitable nesting sites for ants**

In the non-invaded zone, we noted ant colonies belonging to 7 species sheltering in 63 out of the 129 *M. coriacea* studied (48.9 %; Fig. 2). Ant colonies nesting in the cavities between the trunk and the axils of old *B. pancheri* fronds were significantly more frequent than ant colonies nesting in *M. coriacea* (69 out of the 107 palm trees sheltering ants belonging to 6 species; 64.5 %; Fisher exact-test, $P < 0.05$; Fig. 3). In both cases, *P. foreli* was the commonest species, followed by *Paratrechina* sp.1; other species were rare. Also, workers

from other species foraged on *M. coriacea* and *B. pancheri* foliage (Table 1), with *Crematogaster* sp. workers observed once descending from a tree top to retrieve a large dead insect. Margarodidae were observed on 24.2 % of the sampled palms in associations with native ants (Table 3).

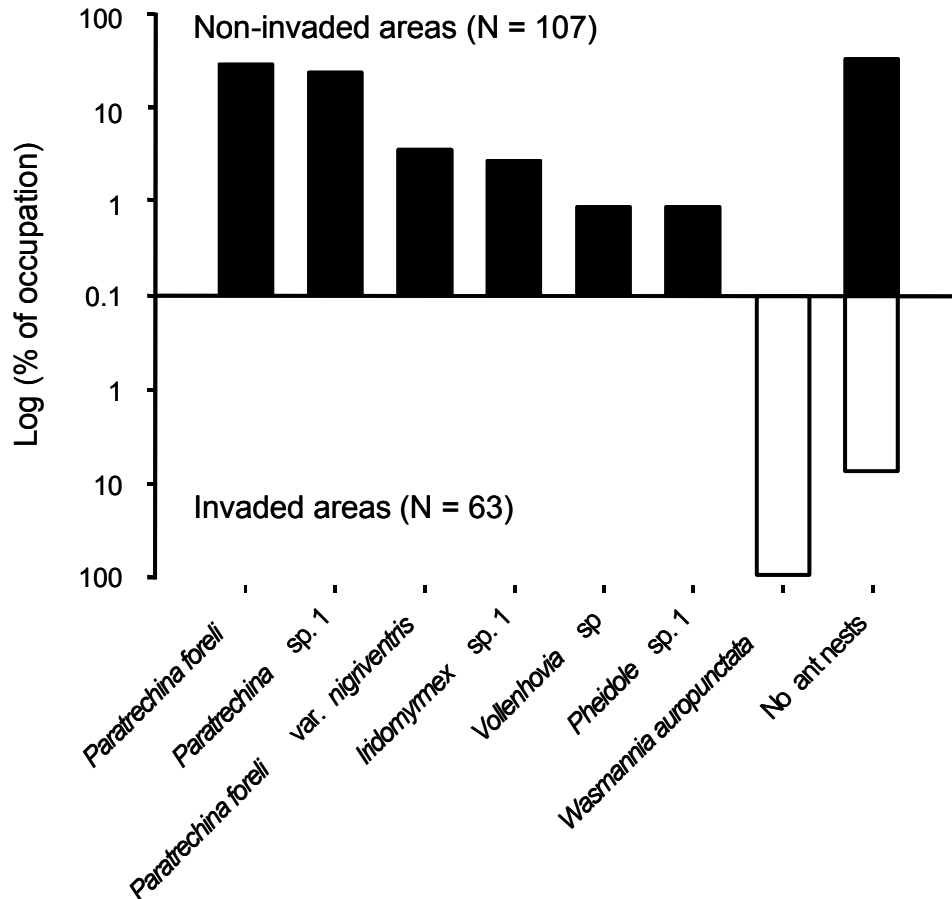


Figure 3. Occupation by ants of the palm tree *Basselinia pancheri* (Palmaceae) in a New Caledonian rainforest by native ants in non-invaded areas and by the introduced *Wasmannia auropunctata* in invaded areas.

In the invaded zone, we did not observe any native species on *M. coriacea* or *B. pancheri*, while *W. auropunctata* nests were associated with all but one of the 60 *M. coriacea* plants (98.3%), and 58 out of 63 *B. pancheri* plants (92.6 %). Colonies of *W. auropunctata* were found in the hanging soil formed at the base of the *M. coriacea* leaves or between the trunk and the axils of old *B. pancheri* fronds. Opening the *W. auropunctata* nests revealed the presence of several queens and a large amount of brood. According to the categories defined by Way & Bolton (1997), *W. auropunctata* workers were abundant to very abundant in the nests (i.e. several hundred to several thousand workers). In some cases, as for native ants, workers attended the native hemiptera (Margarodidae) present on both plants. Moreover, their

occurrence (Fisher exact-test, $P < 0.01$) as well as their density ($W = 9568.5$; $P = 0.014$) were significantly higher on the palm *B. pancheri* compared to the non-invaded zone (Table 3).

Table 3. Observations of Margarodidae on the palm *Basselinia pancheri* exploited by native ants in a non-invaded area and by *Wasmannia auropunctata* in an invaded area. Occurrence is the percentage of palms sheltering Hemiptera while Density is their mean number (SE) per palm.

	N	Occurrence	Density
Non-invaded zone	95	24.2	2.9 (1.4)
Invaded zone	125	34.4	15.2 (3.9)

Discussion

Resource exploitation by native ants

The low ant species diversity recorded in the New Caledonian rainforest we studied, as well as in previous studies (Guilbert *et al.* 1994; Jourdan 1999; Le Breton *et al.* 2003; Wilson 1971), reflects the low level of maturity (unsaturation) of the ant community. Unsaturation may depend on the size of the species pool that has historically served as a source of species for this insular system. This is further confirmed by fogging samples, in which Jourdan & Chazeau (1999) found 22 native ant species on several trees in a New Caledonian rainforest, while in the Neotropical native range of *W. auropunctata*, Davidson & Patrell-Kim (1996) and Armbrecht *et al.* (2001) noted more than 50 species on only one tree, using the same technique.

This low diversity in New Caledonia is associated with low ant abundance, resulting in the weak exploitation of resources. Moreover, the exploitation of both food and nest sites was mostly achieved by only one species, *P. foreli*. As with other species of this genus, *P. foreli* rapidly discovered the baits and recruited nestmates, but they were timid in the presence of competitors and therefore easily displaced. *Paratrechina foreli* appears either as a submissive species during encounters with other species (Davidson 1998), or as an opportunist according to Wilson's (1971) terminology. The high occupation of trunk baits by *P. foreli* was therefore

due to a better discovery rate (exploitative competition) rather than to the active exclusion of competitors from resources (interference competition).

In conclusion, in the lower stratum of this rainforest, a significant number of resources were potentially exploitable by introduced ant species such as *W. auropunctata*. This species could also easily acquire other resources, as most of them are exploited by submissive native ant species.

Resource exploitation by Wasmannia auropunctata

The fact that *W. auropunctata* completely monopolizes arboreal resources in the invaded zones (100 % for the baits and nearly 100 % for the nesting sites) illustrates the efficiency of this species in exploiting these resources and eliminating native ants. Its competitive efficiency is partly explained by its tramp ant characteristics (i.e., polygyny, presumed unicoloniality, high interspecific aggressiveness), coupled with its generalist's food and nesting resource requirements. Moreover, in New Caledonia, this competitiveness is also reinforced by the features of the native ant community. Indeed, this arboreal ant community provides a niche opportunity for *W. auropunctata* due to a favorable physical environment combined with a "resource opportunity" and an "escape opportunity" (see Shea & Chesson 2002). A "resource opportunity" arises when the resources that a species needs are highly available, a situation true for the studied forest as numerous nesting and food resources were unexploited before the invasion by *W. auropunctata*. An "escape opportunity" arises when native species do not abound or are not effective against introduced species, two conditions that are combined in the studied forest as we noted a low ant abundance and the absence of ecologically dominant native species. It should be noted that in its native range, *W. auropunctata* is excluded from resources by dominant arboreal ants belonging to the genera *Azteca*, *Dolichoderus*, *Pheidole* and *Crematogaster* (Armbrecht *et al.* 2001; Blüthgen *et al.* 2000; Delabie 1990; Tennant 1994). Such arboreal dominant ants do not exist in New Caledonia.

Wasmannia auropunctata also exploits Hemiptera more efficiently than native ants since the density of Margarodidae is higher in its presence, probably due to the elimination of their predators. This has also been pointed out by Jourdan & Chazeau (1999) who, using the fogging technique, noted that the populations of Hemiptera significantly increase in the presence of *W. auropunctata*. Tending native Hemiptera that are adapted to the local

environment promotes the success of invasive ants by providing them a valuable food resource required for the development of their huge populations (Davidson 1998; Davidson *et al.* 2003; Helms & Vinson 2002).

To conclude, in this New Caledonian rainforest, all the conditions combine to provide a niche opportunity for *W. auropunctata* whose population continues to soar. In due course, once the invader has completely monopolized available resources and saturated the area, it will not allow native ants the niche opportunities to re-establish themselves. The consequences of losing these native ants, which may well interact with the diverse and endemic New Caledonian flora, are of extreme concern (Beattie 1985).

Acknowledgements

This research was made possible through financial support from the *Programme Ecosystèmes Tropicaux* (MATE - ECOFOR) and the *Prix d'encouragement à la recherche, Province Sud* (Julien Le Breton). We are grateful to the *Direction des Ressources Naturelles* from *Province Sud*, New Caledonia, for facilities and permission to work at its field stations. We are very grateful to Prof. J. Majer for critical comments and insightful advice, and to Andrea Dejean for proofreading the manuscript. We would also like to thank R. Barrière for his technical assistance and F. Rigault, G. Dagostini and F. Tronchet for providing botanical information.

ARTICLE 4

Article 4 : Using *Pheidole* species to test the "enemy release" hypothesis on the invasive ant species *Wasmannia auropunctata*

En préparation

Julien LE BRETON ^(1,2), Jérôme ORIVEL ⁽²⁾, Hervé JOURDAN ^(1,2), Alain DEJEAN ⁽²⁾ & Jean CHAZEAU ⁽¹⁾

⁽¹⁾ Laboratoire de Zoologie Appliquée, Centre IRD de Nouméa, B.P. A5, 98948 Nouméa CEDEX, Nouvelle-Calédonie.

⁽²⁾ Laboratoire d'Evolution et Diversité Biologique, UMR-CNRS 5174, Université Toulouse III, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex 4, France.

Abstract

The little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, has invaded numerous areas in the tropical belt where the disruption of native species has always been observed. In its native range, the South American continent, certain *Pheidole* species (dimorphic worker caste with minors and majors) are known to have agonistic behavior when encountering *W. auropunctata* and they could play an important role in its population regulation. It is with this in mind that we compared the agonistic behavior of four *Pheidole* species toward *W. auropunctata* in order to test the "enemy release" hypothesis that argues that an invader's success partly results from fewer attacks by natural enemies in its introduced range. Two of the *Pheidole* species were from French Guiana, or *W. auropunctata*'s native range; the two others were from New Caledonia, which was invaded by *W. auropunctata* more than 30 years ago. By performing competition experiments using baits, we noted that the minor workers of Guianian *Pheidole* species avoided *W. auropunctata* and recruited majors. The latter, whose numbers

significantly increased at the baits, killed numerous *W. auropunctata* workers and prevented them from leaving their nests. On the contrary, minors from the New Caledonian *Pheidole* species were often killed and did not recruit majors. Laboratory confrontation tests between *Pheidole* majors and *W. auropunctata* workers resulted in a similar behavior that was independent of the origin of the *Pheidole* species (French Guiana or New Caledonia), with *W. auropunctata* workers being killed. Thus, the ability of the different *Pheidole* species to defend the baits varied according to the "enemy specification" provided by their minor worker. In New Caledonian species, which did not evolve in contact with *W. auropunctata*, minor workers did not "recognize" *W. auropunctata* as an enemy and so did not react by recruiting majors which are able to counter this competitor.

Keywords: biological invasions, biotic resistance, coevolution, competition, enemy release hypothesis, Formicidae, *Pheidole* spp., *Wasmannia auropunctata*

Introduction

Invasions by destructive non-native ant species often lead to the competitive displacement of native ants (Holway *et al.* 2002). As ants occupy a central place in the functioning of ecosystems through their number, biomass and interactions with other arthropods, ant invasions have major ecological consequences (Hölldobler and Wilson 1990). Behavioral mechanisms involved in the proximate factors contributing to an ant invader's success have received considerable attention from researchers. Invasion success is largely due to characteristics such as the tramp species attributes described by Passera (1994), as well as the characteristics of the community they invade, such as the resistance that the ants already present offer (Holway *et al.* 2002). Exotic ants are often more successful in obtaining resources such as space and food than are native species. Davidson (1998) and Holway (1999) have shown the ability of the Argentine ant to break the trade-off between exploitative and interference competition. Invasive ants are also recognized as being more aggressive than native ants since their workers often initiate aggressive encounters with heterospecifics. To explain this aggressiveness, Holway and Suarez (1999) hypothesized that they originate from environments in which heightened aggression is adaptive. Indeed, invasive ants often originate from species-rich areas where they have to be very competitive to survive (Holway

et al. 2002). This is not the case in invaded areas, so that the "enemy release" hypothesis argues that an invader's success results from fewer attacks by enemies native to these areas and, as a consequence, exotic pests reach densities that are much higher than normally occur in their native habitats (Porter *et al.* 1997; Shea and Chesson 2002).

Native to the New World, the little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger), which belongs to the tramp ant group, is one of the most widespread, abundant and destructive invasive ants (Passera 1994; Holway *et al.* 2002; Jourdan *et al.* 2002). In New Caledonia, as well as in the Galapagos Islands, this small Myrmicinae has invaded a wide array of habitats causing the disruption of local ant communities (Clark *et al.* 1982; Jourdan 1997; Le Breton *et al.* 2003). In its natural range it does not appear as a dominant species in undisturbed rainforests (Tennant 1994), while in disturbed areas or agricultural zones it can become locally dominant (Delabie 1990; Delabie *et al.* 1995; De Medeiros *et al.* 1995; De Souza *et al.* 1998; Armbrrecht and Ulloa-Chacón 2003). In the primary rainforests of Costa Rica and Panama, several ant species, particularly from the genus *Pheidole*, compete successfully against *W. auropunctata* and may help keep its population densities low (Tennant 1994, Mc Glynn 2000). Also, several *Pheidole* species appeared more competitive than *W. auropunctata* in exploiting baits in coffee plantations (Perfecto and Vandermeer 1994), meaning that some *Pheidole* species might be likely to compete successfully with *W. auropunctata* in its native range. As several numerically dominant *Pheidole* species are represented in the litter ant community of New Caledonian rainforests (Wilson 1976a; Le Breton *et al.* 2003), we studied the behavioral interactions between *W. auropunctata* and four *Pheidole* species. Two of them were from French Guiana, the two others from New Caledonia, representing the native geographical range and an introduced range of *W. auropunctata*, respectively. We assess the ability of the different *Pheidole* species workers to defend food resources against *W. auropunctata* by studying their responses at a collective and at an individual level.

Materials and methods

The genus *Pheidole* is an abundant and often the most prevailing ant genus in most of the warm climates of the world, and especially so in the soil and the ground litter (Wilson 2003). The worker caste of most *Pheidole* species is dimorphic with relatively slender minors and more robust, conspicuously large-headed majors also called, 'soldiers'. The minors take care

of most of the quotidian tasks of the colony, while the majors are specialized in either seed milling, abdominal food storage, nest and food resource defense, or some combination of these functions (Wilson 1984). For stable food resources, *Pheidole* species often perform mass recruitment, which especially involves minor workers. Majors are often more timid than minors, and they take more time than minors in being recruited to the baits (Szlep-Fessel 1970). Also, workers are able to discriminate different species of ants and modify their defensive actions accordingly (Wilson 1976b; Feener 1987; Langen *et al.* 2000).

Study sites and Pheidole species

This study was carried out in the proximity of the Petit Saut hydroelectric dam in French Guiana (4°57'N, 53°07'W), and in the rainforest of the Rivière Bleue Natural Park (22°04' S, 166°36' E), a 9000-hectare reserve located in southern New Caledonia (Bonnet de Larbogne *et al.* 1991).

The two tested French Guianian *Pheidole* species belong to two different habitats where they coexist with populations of *W. auropunctata* (body length of workers: 1.4 mm) that naturally occur. *Pheidole* sp.G1 is commonly found in the forest (body length of minors: 2.3mm; majors: 3.5mm), while *Pheidole* sp.G2. (minors: 3.2mm; majors: 5.8mm) is common at the edges of the rainforest, in open grasslands and in crop plantations. In New Caledonia, *W. auropunctata* was first detected in the park in 1997 and has now invaded several areas where it has excluded native litter-dwelling ants, including *Pheidole* species (Le Breton *et al.* 2003). In non-invaded areas, the *Pheidole* species are numerically dominant and common at the ground level (Le Breton *et al.* 2003; see also Wilson 1976a). Two morphospecies *Pheidole* sp.NC1 (minors: 2.1mm; majors: 3.5mm) and *Pheidole* sp.NC2 (minors: 1.9mm; majors: 3.5mm), that appeared to be common in the study site were tested against *W. auropunctata* in areas totally devoid of *W. auropunctata* in order to observe colonies that never had contact with this invading species. In both geographical areas, field and laboratory experiments were performed using the same protocol in order to compare the responses of the *Pheidole* species.

Food resource defense experiments

We reared *W. auropunctata* laboratory colonies, each containing several queens, brood and more than 1000 workers, in artificial nests (10 x 10 x 10 cm closed plastic boxes) purveyed with test tubes half-filled with water and plugged with cotton. The boxes were held in large trays whose walls were coated with Fluon®. A flexible plastic tube connected to each box allowed the ants to exploit food sources placed in the tray. The colonies were starved during three days before field-based experiments and the plastic tubes were plugged with cotton during their transfer to the field. In the field, we staged interactions between these colonies and *Pheidole* colonies using the same method as Human and Gordon (1996) and Holway (1999) during their studies on the Argentine ant.

During a first stage of testing, baits consisting of a mixture of canned tuna in oil, cookie crumbs and honey (a source of proteins, lipids and carbohydrates) were deposited on white plastic disks (12 cm in diameter) placed on the ground within 50-100 cm of the nest entrance of each *Pheidole* colony. Once resident *Pheidole* workers had discovered the baits and recruited a stable number of nestmates, a threshold reached after about 45 minutes, the *W. auropunctata* nests were placed five cm away from the baits and the supple plastic tubes were unplugged. The tube extremity was placed on the edge of the white plastic disk. The *W. auropunctata* foragers exited and explored in the vicinity of the baits and interacted with the *Pheidole*. We monitored the interactions between *Pheidole* and *W. auropunctata* workers for 20 minutes and we removed *W. auropunctata* workers using an aspirator. This experiment was repeated 15 to 20 times according the different *Pheidole* species.

Number of Pheidole workers before, during and after the introduction of W. auropunctata

We counted the number of *Pheidole* workers (minors and majors) present at the baits before (Pre.), 20 minutes after the introduction of *W. auropunctata* (Dur.), and 30 minutes after the removal of the *W. auropunctata* workers (Post.). The number of workers present at the baits before the introduction (Pre.) of the four *Pheidole* species was compared using a one-way analysis of variance (ANOVA). Then, separately for each *Pheidole* species, we compared the number of workers at the baits before, during and after the introduction of the *W. auropunctata* by applying a paired t-test, corrected for three comparisons, using the Bonferroni method.

Each time, the number of *Pheidole* majors recruited was counted every 2.5 min during 20 minutes from the introduction of the *W. auropunctata*. The number of majors at T0 was compared between the *Pheidole* species using a Kruskal-Wallis one-way ANOVA on ranks. In order to separate out differences between species, we subsequently performed a post hoc multiple comparison test for non-parametric data (Dunn's method). Secondly, we compared for each species the number of majors at the baits for each time period by applying a one-way ANOVA from transformed square root data. In order to separate out differences between time periods, we subsequently performed a post hoc multiple comparison test (Student-Newman-Keuls).

Behavioral data during one-on-one interactions

During each introduction experiment we observed no more than five interactions between *Pheidole* workers and *W. auropunctata*. The observations were separated by at least two minutes. For each interaction, we noted the initiator, the mechanisms employed by both species (i.e., biting, stinging), the outcome (i.e., win or lose) and the caste of the *Pheidole* worker involved (i.e., minor or major).

For data analysis, these observations were pooled across replicates for each *Pheidole* species. To determine if it was the *Pheidole* species or the little fire ants that initiated most of the interactions, we compared the proportions of all interactions that were initiated by each species using *Chi-square* tests. We performed the same statistical analysis to determine if *Pheidole* species or little fire ants won most of the interactions.

Laboratory mortality experiments

These experiments were performed to evaluate the workers' ability to (1) kill and (2) resist the enemy. Ten *Pheidole* workers and 10 *W. auropunctata* workers were placed for 30 minutes in a glass arena (4.5 cm diameter; 1 cm high), whose walls were coated with Fluon®. Then we counted the number of dead workers for each species. For each *Pheidole* species we performed separate experiments that involved minor and major workers. Ten experiments were performed for each caste. The results were compared between workers from each *Pheidole* species by applying a Kruskal-Wallis analysis of variance on ranks. In order to separate out differences between workers, we subsequently performed a post hoc multiple

comparison test for non-parametric data (Dunn's method). All statistical tests were performed using SigmaStat software.

Results

Number of Pheidole workers before and after the introduction of W. auropunctata

The introduction of *W. auropunctata* did not affect the number of workers present at the baits for the Guianian species, while it triggered a decrease in the number of New Caledonian *Pheidole* species (Fig. 1).

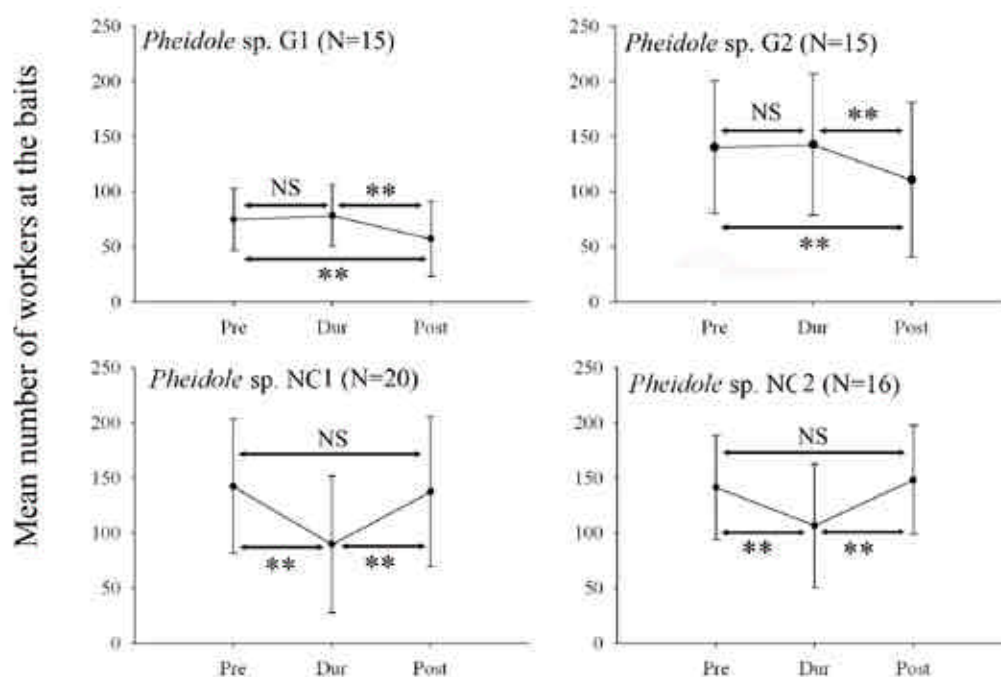


Figure 1. Comparisons of the number of workers of the tested *Pheidole* species (mean $\pm$ SE) before laboratory colonies of *Wasmannia auropunctata* were introduced (Pre), 20 min after introduction (Dur), and 30 min subsequent to removal (Post) (paired t -test corrected for multiple comparisons using the Bonferroni method; NS: $P > 0.05$; * : $P < 0.05$; ** : $P < 0.001$).

After the removal of the *W. auropunctata* workers from the baits, the number of *Pheidole* workers (Post.) significantly decreased in French Guiana while it returned to its initial value in New Caledonian species (Fig. 1). Note that there were fewer *Pheidole* sp.G1 workers at the baits than the three other species, that were present in equivalent numbers (Fig. 1).

Recruitment of major *Pheidole* workers

The number of majors present at the baits differed significantly between the *Pheidole* species before the introduction of *W. auropunctata* (Kruskal-Wallis: df: 3; $H = 22.129$; $P < 0.001$) with the lowest number for *Pheidole* sp.NC1 compared to *Pheidole* sp.G2, while the two other *Pheidole* species had an intermediate number of majors at the baits (Fig. 2).

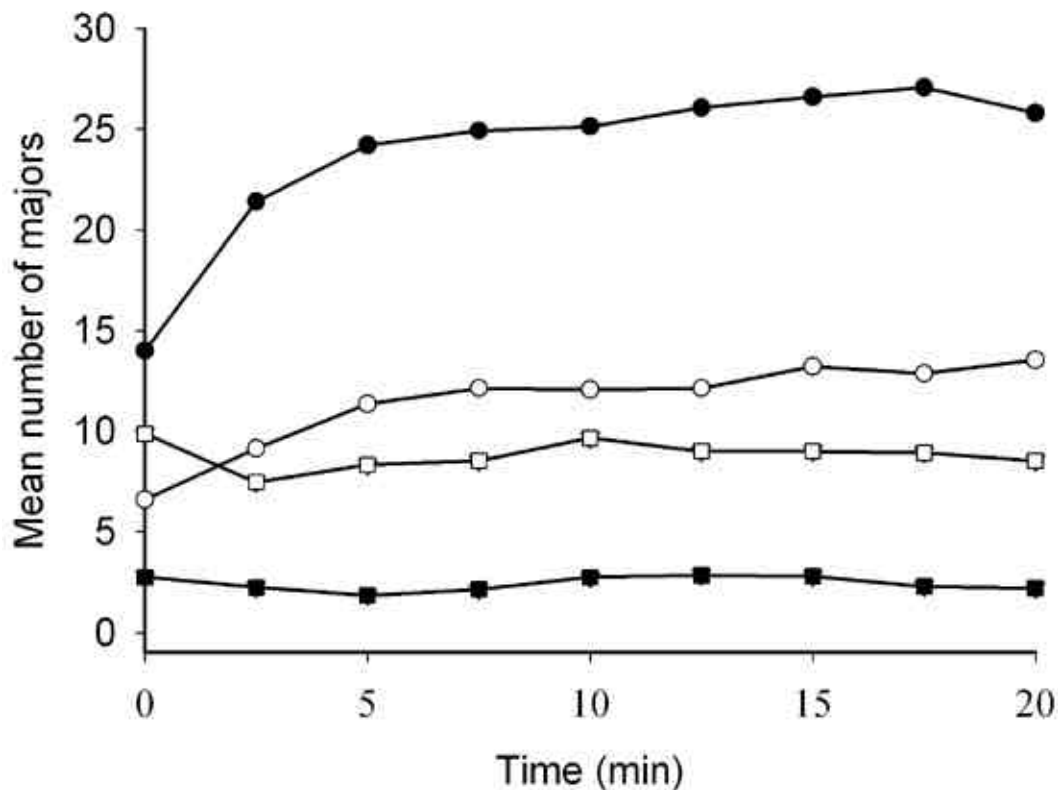


Figure 2. Average number of majors present on baits during the 20 min following the introduction of a laboratory colony of the little fire ant. Species tested in French Guiana are represented by circles: *Pheidole* sp.G1 (white circle, one-way ANOVA: $F_{4,130} = 2.91$; $P = 0.05$), *Pheidole* sp.G2 (black circle; one-way ANOVA: $F_{4,123} = 5.78$; $P = 0.001$). Species tested in New Caledonia are represented by squares: *Pheidole* sp.NC1 (black square; one-way ANOVA: $F_{4,175} = 0.656$; $P = 0.624$), *Pheidole* sp.NC2 (white square; one-way ANOVA: $F_{4,130} = 0.084$; $P = 0.987$). Sample sizes are the same as in Fig. 2.

During the 20 minutes following the introduction of *W. auropunctata*, the number of majors at the baits significantly increased in French Guiana (Fig. 2). After T5 the increase in the number of majors was low. The recruited majors from the Guianian *Pheidole* species were immediately directed to the mouth of the flexible plastic tube where they intercepted and

killed most of the *W. auropunctata* workers (Fig. 3). In contrast, the number of majors at the baits did not significantly differ in New Caledonia (Fig. 2).



Figure 3. Illustration of recruited *Pheidole* sp.G2 soldiers positioned around the opening of the plastic tube permitting the *Wasmannia auropunctata* to leave their nest in order to forage. Note that the soldiers have their mandibles wide open, ready to crush any *W. auropunctata* that attempt to leave the tube.

Results of confrontations between W. auropunctata and Pheidole workers

In French Guiana, *Pheidole* sp.G1 workers initiated more interactions than *W. auropunctata*, while no differences were observed between the latter and *Pheidole* sp.G2 workers (Table 1). In New Caledonia, *W. auropunctata* initiated the majority of the interactions (Table 1). The main difference between the encounters observed in the two compared geographical areas concerns the proportion of *Pheidole* majors that initiated the interactions (Table 1). For Guianian species, in which minors avoid *W. auropunctata* and recruit majors, the latter initiated more interactions than the minors, while the contrary was true for the New Caledonian species.

Both Guianian and New Caledonian minor and major *Pheidole* workers attacked *W. auropunctata* workers by biting them. The *W. auropunctata* workers were pinioned but not

disabled by minor *Pheidole* workers, while large-headed majors had mandibles sufficiently powerful to crush them.

Table 1. Tendency of *Wasmannia auropunctata* or *Pheidole* workers to initiate encounters and to win during interactions by killing the antagonist (between parenthesis: part initiated by *Pheidole* majors) (Chi-square tests: **P<0.01; *P<0.05).

<i>Pheidole</i> species	No. of encounters	Species initiating interactions			Killed the antagonist		
		Wasm	Pheid	P	Wasm	Pheid	P
Sp.G1	75	17	58 (57)	**	1	74 (74)	**
Sp.G2	75	31	44 (42)	NS	16	59 (59)	**
Sp.NC1	100	60	40 (12)	*	83	17 (14)	**
Sp.NC2	80	51	29 (0)	*	79	1 (0)	**
Total encounters	330	159	171		179	151	

When *W. auropunctata* workers attacked, they first bit the legs or antennae of their opponent and immediately after tried to sting them between two segments. In encounters involving minor *Pheidole*, they often successfully stung their opponent, while they were rapidly crushed and killed by majors before being able to sting them. It clearly appeared that *W. auropunctata* workers attack in order to kill their opponent, acting more as predators than as competitors. Moreover, we also observed that in New Caledonia, where numerous *Pheidole* workers were killed, they rapidly transported the *Pheidole* corpses to their nests. It is often related that *W. auropunctata* use repellent substances during encounters with enemies since Howard *et al.* (1982) found alkylpyrazine in their mandibular gland. We never observed during one-on-one interactions behaviors characteristic of the use of such repellent substances. We previously showed that food sources exploited by several hundred *W. auropunctata* workers were as attractive for native New Caledonian ants as food sources that were not exploited (Le Breton *et al.* 2002).

In total, workers from Guianian *Pheidole* species won significantly more interactions than did *W. auropunctata* workers while the opposite is true for New Caledonian *Pheidole* species (Table 1). Nevertheless, the outcomes of the interactions depend upon which *Pheidole* caste is involved. Against minors, *W. auropunctata* workers won the interactions, while they generally lost against majors. So, the differences in the outcomes of the interactions observed between Guianian and New Caledonian *Pheidole* species were mostly due to the proportion of minors and majors involved. These results were corroborated by laboratory mortality experiments (Fig. 4). Among the minors, this ability did not significantly differ; nevertheless, only minor *Pheidole* sp.G2 workers were able to kill *W. auropunctata* workers, probably due

to their relatively large size (Fig. 4A). Except for *Pheidole* sp.NC2, the majors from the other species killed significantly more *W. auropunctata* than the minors (Fig 4). The major workers from the Guianian species killed more *W. auropunctata* than those from the New Caledonian species, but the difference was significant only for *Pheidole* sp.G2, probably due to their relatively large size (Fig 4B).

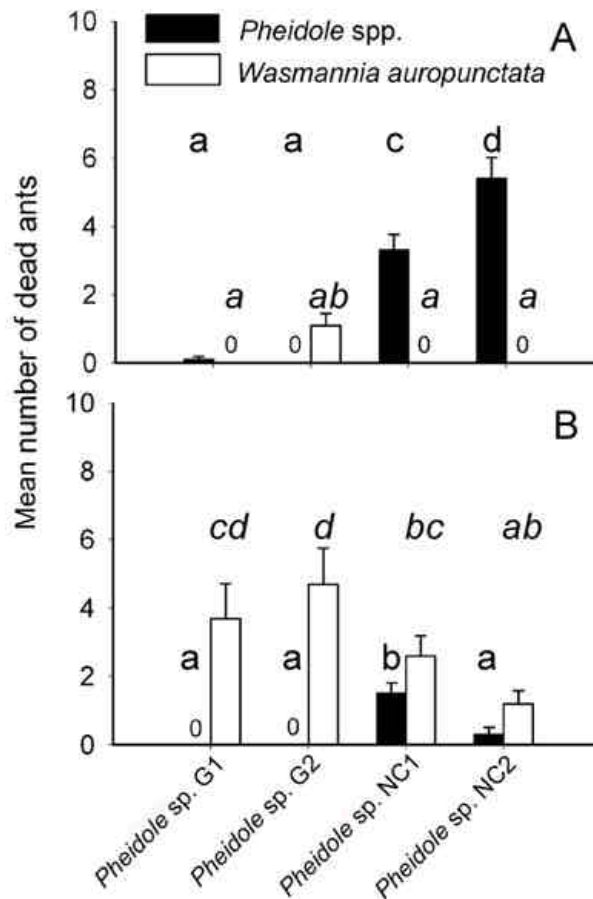


Fig. 4. Results of mortality experiments during group confrontations conducted under laboratory conditions between 10 *Wasmannia auropunctata* and 10 minor *Pheidole* workers (A) or 10 majors (B) (10 experiments for each confrontation; mean $\pm$ SE). The *Pheidole* mortality rate significantly differs among the species and the caste involved (Kruskal-Wallis: $H_{7,72} = 66.71$; $P < 0.001$) as well as the *W. auropunctata* mortality (Kruskal-Wallis: $H_{7,72} = 46.32$; $P < 0.001$). The bars bearing the same letters indicate values that are not significantly different at the 5% level of significance (Kruskal-Wallis analyze of variance on rank followed by a Dunn's post-hoc test; a separate analysis was conducted for *Pheidole* mortality – roman letters- and *W. auropunctata* mortality – italic letters).

Discussion

Our results confirm the hypothesis that *Pheidole* species from the same geographical range as *W. auropunctata* react better in encounters with this species than those from its introduced range. Indeed, in French Guiana, minor workers from the two *Pheidole* species tested avoided initiating such encounters since they are not very good at killing *W. auropunctata* workers and recruited majors. The majors were rapidly directed to the mouth of the plastic tubes, where they attacked and killed most of the *W. auropunctata* that they encountered. In contrast, in New Caledonia *Pheidole* workers do not respond in the same way. The number of majors at the baits did not significantly increase after the first encounters with the little fire ants. The minors initiated more interactions that mostly lead them to their death since they were unable to kill the *W. auropunctata*. Nevertheless, mortality experiments revealed that majors from the New Caledonian *Pheidole* species were able to kill the *W. auropunctata* workers, which indicates that if recruited they could probably change the outcome of competition events with *W. auropunctata*.

Considering the tremendous ability of *W. auropunctata* to perform mass recruitment, one can easily understand the importance for ant competitors to react rapidly after the first encounter with foragers of this species. Indeed, if the competitor does not eliminate them, they will rapidly recruit a large number of nestmates to a food source, resulting in a double loss for competitor colonies: first, this resource will be lost; and, second, most of the workers present at the baits will be killed by the very efficient venom of *W. auropunctata*. Here we can apply Lanchester's laws of combat when discussing combat strategies in ants: the linear law predicts that, in a series of one-on-one confrontations, a few good fighters are better than many poor fighters, and the square law for which if all individuals are vulnerable to attack, numerous fighters are better than a few good fighters (Franks and Partridge 1993; Whitehouse and Jaffe 1996; McGlynn 2000). So, it appears that the strategy adopted by the Guianian *Pheidole* species is in keeping with Lanchester's linear law since they immediately recruited majors that were good fighters against *W. auropunctata*.

We advance the hypothesis that the differences observed in the two geographical ranges could be explained by the concept of "enemy specification". Social insects tend to coexist in highly structured communities where they have to respond to their natural competitors and predators with specific aggressive or defensive actions (Hölldobler and Carlin 1987). Feener (1987), by studying the enemy-specific defense behavior of ants, clearly showed that ant colonies not only distinguish between nestmates and alien workers, but also between species of ants.

Numerous literature is now available on the mechanisms by which social insects are able to distinguish nestmates from non-nestmates. Their cuticular hydrocarbons act as chemical labels that social insects use to distinguish colony members from non-members. A mismatch between an individual's template and the label of another individual generally triggers rejection (Hölldobler and Wilson 1990; Lahav *et al.* 1999; Thomas *et al.* 1999; Liang and Silverman 2000; Lenoir *et al.* 2001). *Pheidole* workers native to New Caledonia had never encountered little fire ants and had no reason to react aggressively (at either an individual or a collective level) when they encountered the first foragers. In fact, this is probably true for the majority of biological invasions involving aggressive animals. Nevertheless, in New Caledonia as we did not test the reactions of native *Pheidole* species against other native ants with which they co-evolved, we could not confirm whether the lack of an aggressive reaction observed towards *W. auropunctata* was due to a lack of enemy specification or to the lack of the recruitment of majors.

As Human and Gordon (1999) noted, a numerical advantage explains the behavioral advantage of introduced species against native species. Nevertheless, one could argue that a step has been forgotten. We observed in the New Caledonian rainforest invaded by *W. auropunctata* that the native species were eliminated at the invasion edge in an area where the invader's population density is very low (Le Breton *et al.* 2003). If we consider the importance of resource defense or exploitation at the onset of the invasion event, the fact that dominant native ant species do not defend the food sources correctly against the invader should be a primordial reason for the invasive success of aggressive ant species.

However, our results confirm the importance of competitive mechanisms in the regulation of invasive animal species in their native range and provide an additional example of the "enemy release" hypothesis for which an invader's success results from a reduced number of attacks by natural enemies (Shea and Chesson 2002). In undisturbed areas, ant species are organized in structured ant communities. As long as there is no disturbance, potential pest ants are regulated by competition or predation and cannot reach high population densities. In French Guiana, the *Pheidole* species are not the only species able to efficiently control and outcompete *W. auropunctata*: several *Solenopsis* species as well as dominant arboreal species belonging to the genera *Crematogaster* and *Azteca* also can.

Acknowledgements

Financial support was provided by the *Programme Ecosystèmes Tropicaux* of the French Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable (project No. 2000/05 in New Caledonia and project No. 02-E/2002 in French Guiana) and the *Prix d'encouragement à la recherche, Province Sud* (Julien Le Breton). We are grateful to the *Direction des Ressources Naturelles* from *Province Sud*, New Caledonia, for facilities and permission to work at its field stations, and to the “Laboratoire Environnement de Petit Saut, Hydreco ” for its logistical help and technical support in French Guiana. We are very grateful to David Holway and Terry McGlynn for critical comments and insightful advice, and to Andrea Dejean for proofreading the manuscript. We would also like to thank David Oudjani, Ariane Dor and Amélie Vanteaux for their technical assistance during field and laboratory experiments.

ARTICLE 5

**Article 5 : Field experiments to assess the use of repellent substances by
Wasmannia auropunctata (Roger) (Formicidae: Myrmicinae)
during food exploitation**

Sociobiology (2002) 40 : 437-442

Julien LE BRETON ^(1,2), Jean CHAZEAU ⁽¹⁾ & Alain DEJEAN ⁽²⁾

⁽¹⁾ Laboratoire de Zoologie Appliquée, Centre IRD de Nouméa, B.P. A5, 98948
Nouméa CEDEX, Nouvelle-Calédonie. E-mail : lebreton@noumea.ird.nc

⁽²⁾ Laboratoire d'Ecologie Terrestre, (UMR CNRS 5552), Université Toulouse
III, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France. E-mail: dejean@cict.fr

Abstract

The introduced tramp ant, *Wasmannia auropunctata* is a well known pest of agricultural areas and natural ecosystems in New Caledonia. This species is very successful in displacing native ants, but the proximal mechanisms of this success have not been fully investigated. We conducted field experiments to verify if *W. auropunctata* workers use repellent compounds on soybean oil baits. We compared the recruitment behavior of native ant species at treatment baits (which were exploited by *W. auropunctata*) and at control baits (non-exploited) after 30 and 60 minutes. The verification of the two categories of baits at the end of the two periods (30' and 60') revealed that the number of baits occupied and the number of native ant foragers present were not significantly different. These results imply that workers of *W. auropunctata* did not deposit repellent compounds on exploited food sources, thus indicating the predominance of “direct” interactions in the success of *W. auropunctata* to displace native ants populations.

Introduction

Most ant species have colonies that defend their nests against competitors, including conspecifics. Nevertheless, “open” colonies that spread over very large areas exist under certain conditions in so-called “unicolonial” (as opposed to classical multicolonial) species. This syndrome, rare in native ants, is relatively frequent in “tramp species” which are pests disseminated by human transport. Their huge polygynous colonies develop in anthropized areas, reproduce by colony budding and are characterized by a low intraspecific but a very high interspecific aggressiveness (Passera 1994).

Wasmannia auropunctata (Roger) is a tramp species originating in tropical America. Its tiny workers are known for their competitive success in perturbed environments in its native area (Mc Glynn & Kirskey 2000; Tennant 1994) and in locations where it has been introduced (Clark *et al.* 1982; Lubin 1985; Ulloa Chacón 1990; Jourdan 1997). This success is explained by a very efficacious mass recruitment, a very high interspecific aggressiveness, a powerful venom and the use of repellent substances. Indeed, Howard *et al.* (1982) showed that the mandibular glands of *W. auropunctata* workers contain an alkylpyrazine that attracts nestmates when a worker is disturbed. On the contrary, this compound has a repellent effect on *Monomorium minimum* workers.

In this study we conducted field experiments in order to verify if *W. auropunctata* workers use repellent compounds against native ant competitors in a New Caledonian forest.

Materials and methods

This study was conducted in the rain forest of the Rivière Bleue natural park (southern New Caledonia) in an area partly invaded by *W. auropunctata*. We estimated the presumed repellency of the foragers of *W. auropunctata* using as bioassay the recruitment behavior of native ant species in the field. We compared the recruitment behavior between treatment baits (T) and control baits (C). Baits were cotton discs (Ø 1cm; height: 2mm) moistened with soybean oil, and placed on plastic discs (Ø 4cm). Soybean oil is very attractive to the workers of *W. auropunctata* (Spencer 1941; Williams & Whelan 1992), it does not sample the entire ant community but do attract the widely-foraging ant species that are most likely to interact with *W. auropunctata*. To obtain the “treatment baits”, we placed 20 baits in the area invaded by *W. auropunctata* and we waited until the workers which discovered the baits had recruited

around 200 nestmates (approximately 45 minutes), then we retrieved the baits after removing all the workers. Immediately after retrieval, these baits were placed in a line in the non-invaded part of the forest, five meters from each other. The “control baits”, which were never in contact with *W. auropunctata* workers, were placed in the same manner five meters away in a parallel line. Each bait was then checked after 30 and 60 minutes and the number of foragers of each species present at the 40 baits was recorded. This experiment was repeated 9 times in different non-invaded areas of the forest, resulting in a total of 360 baits.

The numbers of workers recruited on control baits and on treatment baits were compared using non-parametric Mann-Whitney *U* tests for each species. We performed non-parametric Wilcoxon signed rank tests in order to assess differences in the number of baits occupied by each ant species. All tests were performed using SigmaStat software.

Results

We detected foragers of 10 native ant species on baits, but only 8 species were present frequently enough to perform statistical analyses (Table 1). *Rhytidoponera numeensis* belongs to the Ponerine subfamily while species of the genera *Lordomyrma*, *Monomorium* and *Pheidole* are Myrmicinae. Due to the poor state of taxonomy of New Caledonian ants, species that could not be named were assigned letter codes. The workers of two *Pheidole* could not be easily differentiated in the field so their scores were pooled.

Table 1. Attraction of native ant foragers to baits after 30 and 60 minutes. N is the number of control baits (C) and treatment baits (T) occupied by foragers of each species. Mean numbers ($\pm$ SE) of attracted foragers are compared using a Mann-Whitney rank sum test.

Ant species		30 minutes				60 minutes			
		N	Mean ($\pm$ SE)	T	P	N	Mean ($\pm$ SE)	T	P
<i>Lordomyrma</i> sp. A	C	9	4.4 $\pm$ 1.0	101.0	0.915	21	8.5 $\pm$ 1.7	304.0	0.988
	T	12	4.6 $\pm$ 1.2			16	7.9 $\pm$ 1.4		
<i>Lordomyrma</i> sp. B	C	3	3.7 $\pm$ 2.7	-	-	8	10.3 $\pm$ 2.0	88.5	0.509
	T	0	-			11	7.9 $\pm$ 2.1		
<i>Lordomyrma caledonica</i>	C	8	11.3 $\pm$ 3.4	54.0	0.867	11	11.4 $\pm$ 2.8	134.0	0.098
	T	7	9.1 $\pm$ 3.0			10	15.0 $\pm$ 1.6		
<i>Lordomyrma forcipatum</i>	C	4	17.3 $\pm$ 4.6	33.0	0.724	5	21.2 $\pm$ 8.9	39.0	0.951
	T	10	14.9 $\pm$ 2.2			10	19.3 $\pm$ 3.3		
<i>Monomorium longipes</i>	C	3	17.3 $\pm$ 6.4	7.5	0.200	5	12.4 $\pm$ 3.6	31.5	0.784
	T	3	6.3 $\pm$ 3.5			6	10.0 $\pm$ 1.8		
<i>Pheidole</i> spp.	C	36	46.3 $\pm$ 5.5	1310.5	0.817	35	51.9 $\pm$ 6.3	1284.0	0.946
	T	37	45.6 $\pm$ 5.1			37	50.5 $\pm$ 5.9		
<i>Rhytidoponera numeensis</i>	C	15	1.6 $\pm$ 0.2	217.5	0.546	15	2.1 $\pm$ 0.3	171.5	0.883
	T	15	1.9 $\pm$ 0.5			12	2.2 $\pm$ 0.3		

After 30 minutes 78 of the 180 control baits (43.3%) and 81 of the 180 treatment baits (45%) were occupied by foragers. There was no significant difference in the occupation of the baits (Table 2.A). After 60 minutes, foragers were detected at 100 control baits (55.5%) and at 102 treatment baits (56.6%) resulting again in a non-significant difference (Table 2. A). The number of occupied control baits and treatment baits was not significantly different between the first and the second verification (Table 1. B).

For each species present on baits, the number of foragers on the treatment baits and on the control baits did not differ after 30 minutes (Fig. 1; Table 1). The solitary foragers of *R. numeensis* were present in small number, while the foragers of *Pheidole* sp., which perform mass recruitment, were present in large number. The foragers of *Monomorium longipes* and the different *Lordomyrma* species were present in intermediate number. No significant differences were noted in the number of recruited foragers of each species after 60 minutes (Table 1).

Table 2. Results of the Wilcoxon signed rank tests to assess differences between numbers of baits (N) occupied by foragers of each ant species (see table 1 for the values of N). A = comparisons between control baits (C) and treatment baits (T) for each sampling period (i.e. 30 ' and 60 '); B = comparisons between the verification periods for the two kinds of baits.

	A		B	
	30 '	60 '	C	T
	C vs T	C vs T	30 ' vs 60 '	30 ' vs 60 '
Z	-0.21	-0.25	-1.89	-1.63
P	0.832	0.799	0.058	0.104

Discussion

In a study conducted by Howard *et al.* (1982), pieces of mealworms treated with alkylpyrazine were significantly less often accepted by *Monomorium minimum* workers than control items that received only acetone solvent. As a result, they suggested that *W. auropunctata* chemically defends itself during interspecific encounters, perhaps utilizing the mandibular gland secretion as a repellent. They also observed that significantly substantial amounts of free fatty acids were detected in extracts from the head and mandibular glands of

W. auropunctata. These compounds form weak non-volatile salts with 2,5-dimethyl-3-isopentylpyrazine. This is why we expected a possible repellent effective after 30 and 60 minutes. Nevertheless, our results clearly show that soybean oil baits, exploited by a large number of foragers of *W. auropunctata* 30 minutes earlier, were as attractive to foragers of native species as non-exploited soybean oil baits. The foragers of *W. auropunctata* may not deposit effective repellent compounds against the tested species of this New Caledonian rainforest, or if such compounds (repulsive or territorial marks) are deposited on baits by a large number of foragers, they are not effective enough, after 30 minutes, to repulse foragers of the tested species.

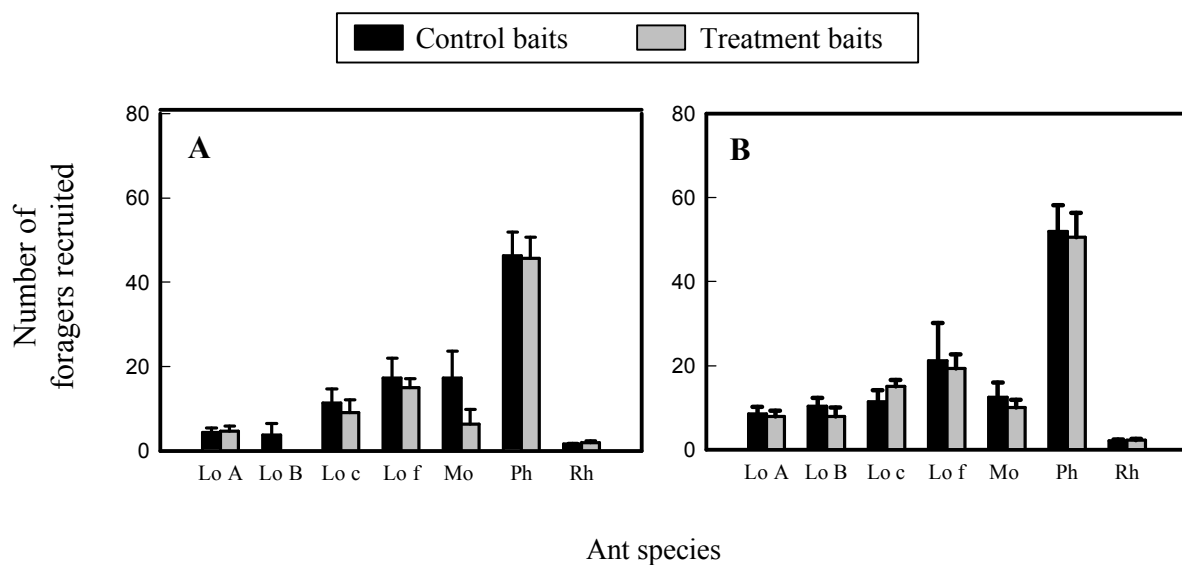


Figure 1. Results of the ant-baiting experiments. Histogram bars show the number of foragers attracted (mean + 1 SE) to control baits and treatment baits after 30 ' (A) and 60 ' (B). Lo A & B = *Lordomyrma* sp. A & B, Lo c = *Lordomyrma caledonica*, Lo f = *Lordomyrma forcipatum*, Mo = *Monomorium longipes*, Ph = *Pheidole* spp., Rh = *Rhytidiponera numeensis*.

Our results indicate that the success of *W. auropunctata* in monopolizing food sources is mainly due to direct interactions with the foragers of other species. During encounters at food baits, both individual and collective characteristics are needed to explain success. As shown on Santa Cruz island (Galapagos archipelago: Clark *et al.* 1982) and in Costa Rica (Mc Glynn & Kirksey 2000), *W. auropunctata* is able to mobilize a great number of workers. This characteristic, allied to its success in most one-to-one encounters (Le Breton *et al.*, unpublished data) allows the monopolization of baits without the use of any repellent under New Caledonian field conditions, which may not be the case with other ant competitors from its native area.

Acknowledgements

This research was made possible by financial support from the “Programme Ecosystèmes Tropicaux” (MATE - ECOFOR) and the “Prix d’encouragement à la recherche, Province Sud” (Julien Le Breton). We are grateful to the “Direction des Ressources Naturelles” from the New Caledonian Province Sud, for access to its field stations. We are grateful to Dr Hervé Jourdan for the identification of the ants. We would like to thank Andrea Dejean for her proofreading of the manuscript.

ARTICLE 6

Article 6: *Neivamyrmex* sp. is a specific predator of the pest ant *Wasmannia auropunctata*

Julien LE BRETON ^(1,2), Alain DEJEAN ⁽²⁾, Gordon SNELLING⁽³⁾ & Jérôme ORIVEL⁽²⁾

⁽¹⁾ Laboratoire de Zoologie Appliquée, Centre IRD de Nouméa, B.P. A5, 98948 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie. E-mail: lebreton@noumea.ird.nc

⁽²⁾ Laboratoire d'Evolution et Diversité Biologique, UMR-CNRS 5174, Université Toulouse III, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex 4, France.

⁽³⁾ Departement of Entomology. Natural History Museum of Los Angeles Country, 900 Exposition Boulevard

Abstract

Army ants are major predators of social insects. In French Guiana, we found a colony of *Neivamyrmex* sp. preying on colonies of the invasive ant *Wasmannia auropunctata*, whereas no other ant species in the area seemed to be attacked. Laboratory experiments confirmed the specific predatory behavior of *Neivamyrmex* sp. on *W. auropunctata* colonies. This oligophagy can be explained because of the efficiency of the propaganda toward *W. auropunctata*, while other ant species reacted by attacking *Neivamyrmex* sp. foraging columns.

Key words: army ants, invasive ants, escape opportunity, predation.

Introduction.

Wasmannia auropunctata is a tropical tramp ant species recognized as one of the invasive ants that causes the greatest ecological damage to its introduced range (Lowe *et al.*, 2000; Jourdan *et al.*, 2002; Holway *et al.*, 2003; Wetterer and Porter, 2003). In its native range, this species is frequent in disturbed areas, such as plantations and forest edges, but is rarely encountered in pristine forests (Tennant, 1994; de Medeiros *et al.*, 1995; de la Fuente and Marquis, 1999; Blüthgen *et al.*, 2000; Armbrrecht and Ulloa-Chacon, 2003).

According to the community ecology theory and especially the concept of niche opportunity, exotic species can successfully invade new areas because of the absence of natural enemies (escape opportunity, see Shea and Chesson, 2002). Predators or parasites of *W. auropunctata* colonies have rarely been noted (Torres *et al.*, 2000), and the only specific parasites recorded are Eucharitid wasps of the genus *Oreasema* (Heraty, 1994). However Tennant (1994) noticed that the army ant *Neivamyrmex pilosus* has been observed carrying *W. auropunctata* brood in Panama but no more details were available. We report here observations of raids of *Neivamyrmex* sp. on *W. auropunctata* and other sympatric ant colonies. Due to their impact on arthropods, army ants play a major role in the regulation of insect populations (Gotwald, 1995; Hirose *et al.*, 2000; but see also Berghoff *et al.*, 2003). Most of them are predators of social insects, with some species showing preferences for some specific taxa. In the genus *Neivamyrmex*, most of the species are assumed to be specific predators of ants, with even specialization toward particular genus or species (Schneirla, 1971; Rettenmeyer *et al.*, 1983; Gotwald, 1995; LaPolla *et al.*, 2002). Our research addressed the question of whether or not *Neivamyrmex* sp. is a specialized predator of *W. auropunctata*, and, if so, what are the possible mechanisms underlying this oligophagy?

Methods

Origin and breeding of the ant colonies

A colony of *Neivamyrmex* sp. in the raiding phase was discovered and harvested in a forest edge area along a dirt road situated in Petit Saut, French Guiana (5° 04' N, 53°03' W). The entire colony, that contained one queen, several thousand mature workers and a large quantity of brood, was installed in an open plastic box (30x30 cm) containing soil. This box was then placed in a large arena (50x40 cm) and its walls coated with fluon[®] to prevent workers from

escaping. The ants rapidly built a nest in the soil and continued to forage in the hunting arena. During the experiments we kept the soil at a favorable level of humidity.

Predation tests

Colonies of *W. auropunctata* as well as colonies of other sympatric species (Table 1) were tested for their acceptance as prey by the *Neivamyrmex* workers. Each colony was previously harvested from the field and kept in an artificial nest (glass tube half filled with water). The behavior and the interactions between the *Neivamyrmex* workers and the resident ants were thus easily observable inside the nest. Each nest was then placed into a box connected by a bridge to the box containing the *Neivamyrmex* colony. Since the *Neivamyrmex* workers were actively foraging, they rapidly climbed onto the bridge and explored the adjacent box. From this point on, we recorded the behaviors of the workers of each species during encounters, as well as the occurrences of mass recruitment by the *Neivamyrmex* and/or defense or panicked reactions by the ant species tested as prey.

The same experiments were also performed with only the brood of some of the tested prey species in order to determine if the observed prey specificity was the result of the inability of the *Neivamyrmex* workers to enter the nests.

Results

Neivamyrmex* raids on *Wasmannia auropunctata

In the field, the large foraging columns of *Neivamyrmex* were observed preying only on *W. auropunctata* whereas other ant species in the area were ignored. When raiding, the *W. auropunctata* workers fled the attacked nest, most of them carrying brood.

The harvesting of the *Neivamyrmex* colony enabled us to confirm their raiding strategy. The discovery of a *W. auropunctata* nest by a group of scouts first triggered an aggressive reaction from the *W. auropunctata* workers. The first scouts were attacked and most often killed by the *W. auropunctata* workers before entering the nest. The encounters with *W. auropunctata* individuals also led to the excitation of the *Neivamyrmex* workers. When the first *Neivamyrmex* worker succeeded in entering the nest, it immediately triggered panic in all the *W. auropunctata* individuals that fled the nest without attacking the raiding ants. Only the queen(s) remained inside the nest without moving and when touched, they curled into a pupal

posture. The reproductive queens were never attacked by the *Neivamyrmex*, while all the alate queens, that also remained inside the nest, were killed and transported. The foragers carried out all the larvae and pupae and the raids ended when no brood remained inside the colonies.

After the raids, *W. auropunctata* workers returned to their nest, where the reproductive queen(s) were still inside and alive.

Table 1. Predation success of *Neivamyrmex* sp. foraging columns when faced with entire colonies or only the brood of various sympatric ant species.

Ant species tested	Entire colonies		Brood only	
	Mass Recruitment	Predation success	Brood acceptance	Mass Recruitment
<i>Wasmannia auropunctata</i>	Yes	Yes	Yes	Yes
<i>Anochetus horridus</i>	No	No	/	/
<i>Brachymyrmex</i> sp. 1	No	No	/	/
<i>Brachymyrmex</i> sp. 2	No	No	Yes	Yes
<i>Crematogaster</i> sp.	No	No	No	No
<i>Cyphomyrmex</i> sp.	No	No	/	/
<i>Paratrechina</i> sp.	No	No	/	/
<i>Pheidole</i> sp. 1	No	No	Yes	Yes
<i>Pheidole</i> sp. 2				
<i>Pseudomyrmex</i> sp.	No	No	Yes	Yes

Neivamyrmex raids on other ant species

In the laboratory, encounters between *Neivamyrmex* and any other ant colony triggered an attack by the scouts. However, none of these attacks resulted in their preying on brood (Table 1). As observed for the raids on *W. auropunctata* colonies, the raided workers attacked the *Neivamyrmex* scouts and succeeded in blocking their access to the nest, either thanks to the recruitment of major workers (*Pheidole* spp.), venom spraying (*Brachymyrmex* sp.) or application (*Crematogaster* sp.) and a very aggressive behavior, or by large workers blocking the nest entrance (*Pseudomyrmex* sp. and *Anochetus horridus*). The *Neivamyrmex* foragers finally ceased their attack after a few minutes, mostly because no continuation of recruitment occurred as no brood were carried back to the nest.

When faced only with the larvae and pupae of the ant species tested, the *Neivamyrmex* workers always recruited and retrieved the brood to their nest, in the same way as they did when faced with the *W. auropunctata* brood (Table 1).

Conclusion

The prey specificity of the *Neivamyrmex* is both chemical and behavioral. The immediate panic of the *W. auropunctata* workers highlights the use of a propaganda by the *Neivamyrmex*. Conversely, the inability of the *Neivamyrmex* to enter the nest of other ant species, even though the foragers showed some interest, shows the ineffectiveness of the propaganda.

If this specialized predator can have negative local impact on native populations of *W. auropunctata*, the invasive success of this pest in many places is probably not the result of the natural enemy escaping. Indeed, this predator is infrequent and thus cannot regulate the *W. auropunctata* populations. Nevertheless, to the best of our knowledge, *Neivamyrmex* sp. represents the first case of such strong predation on an invasive ant species in its native range.

Acknowledgements

We are grateful to the “Laboratoire Environnement de Petit Saut, Hydreco, EDF - CNEH” for its logistical help and technical support at the field site in Petit Saut, and to Andrea Dejean and Hervé Jourdan for proofreading the manuscript. Financial support was provided by the Programme Ecosystèmes Tropicaux of the Ministère de l’Ecologie et du Développement Durable (project n° 02-E/2002).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Références Bibliographiques

- Alonso LE (1998) Spatial and temporal variation in the ant occupants of a facultative ant-plant. *Biotropica* 30:201-213
- Andersen AN, Patel AD (1994) Meat ant 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
- Andres FX (2001) Etude des facteurs proximaux du succès d'un envahisseur biologique. Utilisation et disponibilité des sites de nidification chez *Wasmannia auropunctata* en Nouvelle-Calédonie. In Mémoire de DEA IRD, Orléans, pp 48
- Apple JL, Feener DHJ (2001) Ant visitation of extrafloral nectaries of *Passiflora*: the effects of nectary attributes and ant behavior on patterns in facultative ant-plant mutualisms. *Oecologia* 127:409-416
- Armbrecht I, Jimenez E, Alvarez G, Ulloa Chacón P, Armbrecht H (2001) An ant mosaic in the Colombian rain forest of Choco (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology* 37:491-509
- Armbrecht I, Ulloa Chacón P (2003) The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) as a diversity indicator of ants in tropical dry forest fragments of Colombia. *Environ. Entomol.* 32:542-547
- Ayre GL (1977) Exotic ants in Winnipeg. *Manit. Entomol.* 11:41-44
- Bach CE (1991) Direct and indirect interactions between ants (*Pheidole megacephala*), scales (*Coccus viridis*) and plants (*Pluchea indica*). *Oecologia* 87:233-239
- Balouet J-C, Olson S (1989) Fossil Birds from Late Quaternary deposits in New Caledonia. *Smithsonian Contribution to Zoology* 469:38
- Barbault R (1992) *Ecologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution*, Paris

- Baroni Urbani C, Aktaş N (1981) The competition for food and circadian succession in the ant fauna of a representative Anatolian semi-steppic environment. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 54:33-56
- Baruch Z, Goldstein G (1999) Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia* 121:183-192
- Beattie AJ (1985) The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, New York
- Beckers R, Deneubourg JL, Goss S (1993) Modulation of trail laying in the ant *Lasius niger* (Hymenoptera : Formicidae) and its role in the collective selection of a food source. *Journal of Insect Behaviour* 6:751-759
- Beckers R, Deneubourg JL, Goss S, Pasteels JM (1990) Collective decision making through food recruitment. *Insectes Sociaux* 37:258-267
- Benson WW (1985) Amazon ant-plants. In: Prance GT, Lovejoy TE (eds) Key environments. Amazonia. Pergamon Press, Oxford. xiv + 442 p., pp 239-266
- Bestelmeyer B, Agosti D, Alonso L, Brandao R, Brown W, Delabie JHC, Silvestre R (2000) Field techniques for the study of ground-dwelling ants. In: Agosti D, Majer JD, Alonso LE, Schultz T (eds) *Ants : Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp 122-154
- Berghoff SM, Maschwitz U, Linsenmair KE (2003) Influence of the hypogaeic army ants *Dorylus (Dichthadia) laevigatus* on tropical arthropod communities. *Oecologia* 135:149-157
- Bestelmeyer B, Agosti D, Alonso L, Brandao R, Brown W, Delabie JHC, Silvestre R (2000) Field techniques for the study of ground-dwelling ants. In: Agosti D, Majer JD, Alonso LE, Schultz T (eds) *Ants : Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp 122-154
- Bestelmeyer BT, Wiens JA (1996) The effects of land use on the structure of ground-foraging ant communities in the Argentine Chaco. *Ecological Applications* 6:1225-1240
- Blüthgen N, Verhaagh M, Goitia W, Blüthgen N (2000a) Ant nests in tank bromeliads - an example of non-specific interaction. *Insectes Sociaux* 47:313-316
- Blüthgen N, Verhaagh M, Goitia W, Jaffe K, Morawetz W, Barthlott W (2000b) How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia* 125:229-240
- Bolton B (1994) Identification guide to the ant genera of the world. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

- Bonabeau E, Theraulaz G, Deneubourg JL, Aron S, Camazine S (1997) Self-organization in social insects. *Trends in Ecology & Evolution* 12:188-193
- Bond WJ (1993) Keystone species. In: Schulze ED, Mooney HA (eds) *Biodiversity and ecosystem function*. Springer, Berlin Heidelberg, pp 237-253
- Borges RM (2002) Warring ants: Lessons from Lanchester's laws of combat ? *Journal of Bioscience* 27:75-78
- 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
- Brown WL (1957) Ants from Laguna Ocotál (Hymenoptera: Formicidae). *Bull. Mus. Comp. Zool.* 116:228-237
- 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
- Buren WF, Allen GE, Whitcomb WH, Lennartz FE, Williams RN (1974) Zoogeography of the imported fire ants. *J. N. Y. Entomol. Soc.* 82:113-124
- Bustos X, Cherix D (1998) Contribution à l'étude de *Tapinoma melanocephalum* (Fabricius) (Hymenoptera: Formicidae). *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 11:95-101
- Carvahlo KS, Vasconcelos HL (1999) Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation* 91:151-157
- Case TJ (1990) Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *PNAS* 87:9610-9614
- Cerdá X, Retana J, Manzaneda A (1998) The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in mediterranean ant communities. *Oecologia* 117:404-412
- Cerdan P (1989) Etude de la biologie, de l'écologie et du comportement des fourmis moissonneuses du genre *Messor* (Hymenoptera, Formicidae) en Crau. In: *Ecologie des écosystèmes méditerranéens continentaux*. Thèse de l'Université de Provence, Marseille, pp 257
- Chazeau J (1993) Research on New Caledonian terrestrial fauna: achievements and prospects. *Biodiversity letters* 1:123-129
- Chazeau J (1997) Caractères de la faune de quelques milieux naturels sur sols ultramafiques en Nouvelle-Calédonie. In: Jaffré T, Reeves RD, Becquer T (eds) *Proceedings of the 2nd International Conference on Serpentine Ecology*, vol 3. ORSTOM, Nouméa, pp 95-106

- Chazeau J, Delsinne T, Jourdan H, Bonnet de Larbogne L, Konghouleux J, Potiaroa T (2001) Etude de la myrmécofaune. In: Régénération naturelle et dynamique de l'écosystème forêt sclérophylle, après mise en défens, à Tiéa (Pouembout). IRD, Nouméa, pp 7-30
- Chazeau J, Jourdan H, Le Breton J (2002) Etude de l'invasion de la Nouvelle-Calédonie par la fourmi pionnière *Wasmannia auropunctata* (Roger): modalités, impact sur la diversité et le fonctionnement des écosystèmes, moyen d'une maîtrise de la nuisance. In. Convention IRD-GIP Ecofor, Nouméa, pp 183
- Clark DB, Guayasamín C, Pazmiño O, Donoso C, Páez de Villacís Y (1982) The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica* 14:196-207
- Corbara B, Dejean A (1996) Arboreal nest building and ant-garden initiation by a ponerine ant. *Naturwissenschaften* 83:227-230
- Corbara B, Dejean A, Orivel J (1999) Les "jardins de fourmis", une association plante-fourmis originale. *Année Biologique* 38:73-89
- Cordell S, Cabin RJ, Hadway LJ (2002) Physiological Ecology of Native and Alien Dry Forest Shrubs in Hawaii. *Biol. Conser.* 4:387-396
- Creighton WS (1950) The ants of North America. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 104:1-585
- Crémière L, Ehrhart Y (1990) Trente ans d'introduction d'espèces de pins en Nouvelle-Calédonie. *Bois et Forêts des Tropiques* 223:3-23
- D'Antonio CM, Kark S (2002) Impacts and extent of biotic invasions in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 17:202-204
- Darilek R, Perry W, Bracken J, Gordon J, Nichiporuk B (2001) Measures of Effectiveness for the Information-Age Army. RAND
- Davidson DW (1988) Ecological studies of Neotropical ant gardens. *Ecology* 69:1138-52
- Davidson DW (1997) The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society* 61:153-181
- Davidson DW (1998) Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology* 23:484-490
- Davidson DW, Cook SC, Snelling RR, Chua TH (2003) Explaining the Abundance of Ants in Lowland Tropical Rainforest Canopies. *Science* 300:969-972
- Davidson DW, McKey D (1993) The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *J. Hym. Res.* 2:13-83
- Davidson DW, Patrell-Kim L (1996) Tropical Arboreal Ants: Why So Abundant? In: Gibson AC (ed) *Neotropical Biodiversity and Conservation*, Los Angeles, pp 127-140

- Davies RG (2002) Feeding group responses of a Neotropical termites assemblage to rain forest fragmentation. *Oecologia* 133:233-242
- de Biseau JC, Quinet Y, Deffernez L, Pasteels JM (1997) Explosive food recruitment as a competitive strategy in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behaviour* 7:767-777
- 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* 118:192-202
- De Medeiros MA, Fowler HG, Bueno OC (1995) Ant (Hym., Formicidae) mosaic stability in Bahian cocoa plantations: implications for management. *Journal of Applied Entomology* 119:411-414
- de Souza ALB, Delabie JHC, Fowler HG (1998) *Wasmannia* spp. (Hym. Formicidae) and insect damages to cocoa in Brazilian farms. *Journal of Applied Entomology* 122:339-341
- Dejean A (1980) Etude comparée du comportement de prédation d'une fourmi primitive : *Odontomachus troglodytes* (Formicidae, Ponerinae) et de trois fourmis de la tribu des Dacetini : *Strumigenys rufobrunnea*, *Serrastruma serrula*, *Smithistruma emarginata* (Formicidae, Myrmicinae) en présence de leur proie habituelle (Termite pour les *Odontomachus*, Collembolles pour les Dacetini). *S F E C A Bull inter* 2:43-63
- Dejean A, Corbara B (2003) Review on mosaics of dominant ants in rainforests and plantations. In: Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL (eds) *Arthropods of tropical forests. Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge University press, Cambridge, pp 341-347
- Dejean A, Corbara B, Orivel J (1999) The arboreal ant mosaic in two Atlantic rain forests. *Selbyana* 20:133-145
- Dejean A, Olmsted I, Snelling RR (1995) Tree-epiphyte-ant relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica* 27:57-70
- Dejean A, Orivel J, Durand JL, Ngnegueu PR, Bourgoin T, Gibernau M (2000) Interference between ant species distribution in different habitats and the density of a maize pest. *Sociobiology* 35:175-189
- Delabie JHC (1990) The ant problems of cocoa farms in Brazil. In: Vander Meer RK, Jaffe K, Cedeno A (eds) *Applied myrmecology, a world perspective*. Westview Press, Boulder, CO. 741 p., pp 555-569

- Delabie JHC (2001) Trophobiosis Between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an Overview. *Neotropical Entomology* 30:501-516
- Delabie JHC, do Nascimento IC, Pacheco P, Casimiro AB (1995) Community structure of house-infesting ants (Hymenoptera: Formicidae) in southern Bahia, Brazil. *Florida Entomol.* 78:264-270
- Delabie JHC, Encarnaçao AMV, Cazorla IM (1994) Relations between the Little Fire Ant, *Wasmannia auropunctata*, and its Associated Mealybug *Planococcus citri* in Brazilian Cocoa Farms. In: Williams DF (ed) *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, CO., pp 91-103
- Delabie JHC, Fowler HG (1993) Physical and biotic correlates of population fluctuations of dominant soil and litter ant species (Hymenoptera: Formicidae) in Brazilian cocoa plantations. *Journal of New-York Entomological Society* 101:135-140
- Delsinne T (2000) Etude de l'invasion en forêt sclérophylle néo-calédonienne de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata* (Roger), 1863 (Hymenoptera:Formicidae). In. *Mémoire de Maîtrise*. Université des Sciences et Technologies de Lille, Lille, pp 151
- Delsinne T, Jourdan H, Chazeau J (2001) Premières données sur la monopolisation des ressources par l'envahisseur *Wasmannia auropunctata* (Roger) au sein d'une myrmécofaune de forêt sèche néo-calédonienne. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 14:1-6
- Deneubourg JL, Goss S (1989) Collective patterns and decision-making. *Ethology Ecology and Evolution* 1:295-311
- Deslippe RJ, Savolainen R (1995) Mechanisms of competition in a guild of formicine ants. *Oikos* 72:67-73
- Detrain C, Deneubourg JL, Pasteels JM (1999) Decision-making in foraging by social insects. In: Detrain C, Deneubourg JL, Pasteels JM (eds) *Information Processing in Social Insects*. Birkhauser, Bâle, pp 331-354.
- Devigne C, Detrain C (1999) Effet de la distance sur le recrutement alimentaire chez la fourmi *Lasius niger* (L.). *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 12:79-85
- DeVries PJ, Chacon IA, Murray D (1992) Toward a better understanding of host use and biodiversity in riodinid butterflies (Lepidoptera). *Journal of Research on the Lepidoptera* 31:103-126
- Donisthorpe H (1927) *The guests of British ants, their habits and life-histories*. G. Routledge and Sons, London
- Ehrlich PR (1989) Attributes of invaders and the invading processes: Vertebrates. In:

- Ekwtram JMM, Jones JPG, Willis J, Tobias J, Dutson G, Barré N (2002) New information on the distribution, status and conservation of terrestrial bird species in Grande Terre, New Caledonia. *Emu* 102:197-207
- Elton CS (1958) The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London, England
- Emery C (1914) Les fourmis de la Nouvelle-Calédonie et des îles Loyalty. *Nova Caled. A Zool.* 1:393-437
- Errard C, Jourdan H, Glaude C, Delabie JHC, Hefetz A (2002) Discrimination intra- et interspécifique chez la fourmi vagabonde *Wasmannia auropunctata*. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 15:82-89
- Fabres G (1974) Les termites de Nouvelle-Calédonie : Mise au point des connaissances actuelles. In: ORSTOM, Nouméa, pp 10
- Fabres G, Brown WL (1978) The recent introduction of the pest ant *Wasmannia auropunctata* into New Caledonia. *Journal of Australian Entomological Society* 17:139-142
- Feener DH (2000) Is the assembly of ant communities mediated by parasitoids. *Oikos* 90:79-88
- Feener DH, Jr. (1987) Response of *Pheidole morrisi* to two species of enemy ants, and a general model of defense behavior in *Pheidole*. *J. Kansas Entomol. Soc.* 60:569-575
- Feener DH, Jr., Schupp EW (1998) Effect of treefall gaps on the patchiness and species richness of neotropical ant assemblages. *Oecologia* 116:191-201
- Fellers JH (1987) Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology* 68:1466-1478
- Floren A, Biun A, Lisenmair KE (2002) Arboreal ants as key predators in tropical lowland rainforest trees. *Oecologia* 131:137-144
- Folgarait PJ, Gilbert LE (1999) Phorid parasitoids affect foraging activity of *Solenopsis richteri* under different availability of food in Argentina. *Ecol. Entomol.* 24:163-173
- Fowler HG, Bernardi JVE, Delabie JC, Forti LC, Pereira da Silva V (1990) Major ant problems of South America. In: Vander Meer RK, Jaffe K, Cedeno A (eds) *Applied myrmecology: a world perspective*. Westview Press, Boulder. xv + 741 p., pp 3-14
- Fowler HG, Schlindwein MN, de Medeiros MA (1994) Exotic ants and community simplification in Brazil: a review of the impact of exotic ants on native ant assemblages. In: Williams DF (ed) *Exotic ants. Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, CO, pp 151-162
- Franks NR, Partridge LW (1993) Lanchester battles and the evolution of combat in ants. *Anim. Behav.* 45:197-199

- Franks NR, Partridge LW (1994) Lanchester's theory of combat, self-organization, and the evolution of army ants and cellular societies. In: Real LA (ed) Behavioral mechanisms in evolutionary ecology. University of Chicago Press, Chicago & London. ix, 469 p., pp 390-408
- Freitag A, Dorn K, Cherix D (2000) First occurrence of the crazy ant *Paratrechina longicornis* (Latreille) (Hym. Formicidae: Formicinae) in Switzerland. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 73:301-303
- Giraud T, Pedersen JS, Keller L (2002) Evolution of supercolonies: The Argentine ants of southern Europe. PNAS 99:6075-6079
- Gotelli NJ, Arnett AE (2000) Biogeographic effects of red fire ant invasion. Ecology Letters 3:257-261
- Gotwald WH, Jr. (1995) Army ants: the biology of social predation. Cornell University Press, Ithaca, New York
- Guilbert E, Casevitz Weulersse J (1997) La myrmécofaune de la canopée de forêts primaires de Nouvelle-Calédonie, échantillonnée par fogging (Hymenoptera, Formicidae). Mém. Mus. Natl. Hist. Nat. 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 36:77-85
- Haines IH, Haines JB, Cherrett JM (1994) The Impact and Control of the Crazy Ant, *Anoplolepis longipes* (Jerd.), in the Seychelles. In: Williams DF (ed) Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species. Westview Press, Boulder, CO. 332 p., pp 206-218
- Haskins CP, Haskins EF (1965) *Pheidole megacephala* and *Iridomyrmex humilis* in Bermuda -equilibrium or slow replacement? Ecology 46:736-740
- Haskins CP, Haskins EF (1988) Final observations on *Pheidole megacephala* and *Iridomyrmex humilis* in Bermuda. Psyche 95:177-184
- Helms KR, Vinson SB (2002) Widespread association of the invasive ant *Solenopsis invicta* with an invasive mealybug. Ecology 83:2425-2438
- Heraty JM (1994) Biology and Importance of Two Eucharitid Parasites of *Wasmannia* and *Solenopsis*. In: Williams DF (ed) Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species. Westview Press, Boulder, CO. 332 p., pp 104-120
- Herbers JM (1993) Ecological determinants of queen number in ants. In: Keller L (ed) Queen number and sociality in insects. Oxford University Press, Oxford. 439 p., pp 262-293

- Hilburn DJ, Marsh PM, Schauff ME (1990) Hymenoptera of Bermuda. Florida Entomol. 73:161-176
- Hirosawa H, Higashi S, Mohamed M (2000) Food habits of *Aenictus* army ants and their effects on the ant community in a rain forest of Borneo. Insectes Sociaux 47:42-49
- Hoffman BD, Andersen AN, Hill GJE (1999) Impact of an introduced ant on native rainforest invertebrates: *Pheidole megacephala* in monsoonal Australia. Oecologia 120:595-604
- Hoffmann BD (1998) The Big-headed Ant *Pheidole megacephala*: A new threat to monsoonal northwestern Australia. Pac. Conser. Biol. 4:250-255
- Hölldobler B (1999) Multimodal signals in ant communication. J. Comp. Physiol. A 184:129-141
- Hölldobler B, Carlin NF (1987) Anonymity and specificity in the chemical communication signals of social insects. Journal of Comparative Physiology A 161:567-581
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) The ants. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Holloway JD (1993) Lepidoptera in New Caledonia: diversity and endemism in a plant-feeding insect group. Biodiversity letters 1:92-101
- Holloway JD, Peters JV (1976) The butterflies of New Caledonia and the Loyalty islands. Journal of Natural History 10:273-318
- Holway D, Lach L, Suarez AV, Tsutui ND, Case T (2002) The Causes and Consequences of Ant Invasions. Ann. Rev. Ecol. Syst. 33:181-233
- Holway DA (1998) Factors governing rate of invasion: a natural experiment using Argentine ants. Oecologia 115:206-212
- Holway DA (1999) Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. Ecology 80:238-251
- Holway DA, Case TJ (2000) Mechanisms of dispersed central-place foraging in polydomous colonies of the Argentine ant. Animal Behaviour 59:433-441
- Holway DA, Suarez AV (1999) Animal behavior: an essential component of invasion biology. Trends in Ecology & Evolution 14:328-330
- Horvitz CC, Schemske DW (1984) Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. Ecology 65:1369-1378
- Howard DF, Blum MS, Jones TH, Tomalski MD (1982) Behavioral responses to an alkylpyrazine from the mandibular gland of the ant *Wasmannia auropunctata*. Insectes Sociaux 29:369-374

- Human KG, Gordon DM (1996) Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. *Oecologia* 105:405-412
- Human KG, Gordon DM (1999) Behavioral interactions of the invasive Argentine ant with native ant species. *Insectes Sociaux* 46:159-163
- Jaffe K (1993) Surfing ants. *Florida Entomologist* 76:182-183
- Jaffe K, Latke JE (1994) Ant fauna of the French and Venezuelan islands in the Caribbean. In: Williams DF (ed) *Exotic ants. Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder., pp 181-190
- Jaffré T, Morat P, Veillon J-M (1993) Etude floristique et phytogéographique de la forêt sclérophylle de Nouvelle-Calédonie. *Bull. Mus. natl.* 15:107-146
- Jaffré T, Morat P, Veillon J-M (1994) Dossier Nouvelle-Calédonie: La flore. Caractéristiques et composition floristiques des principales formations végétales. *Bois et Forêts des Tropiques* 242:7-21
- Jaffré T, Morat P, Veillon J-M, Rigault F, Dagostini G (2001) Composition et caractéristiques de la flore de la Nouvelle-Calédonie / Composition and Characteristics of the native flora of New Caledonia. In: IRD, Nouméa, pp 121
- Jaffré T, Veillon J-M (1990) Etude floristique et structurale de deux forêts denses humides sur roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 12(3-4):243-273
- Jaffré T, Veillon J-M (1994) Les principales formations végétales autochtones en Nouvelle-Calédonie : caractéristiques, vulnérabilité, mesures de sauvegarde. In: ORSTOM, Nouméa, pp 12
- 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, pp 1-47
- Jolivet P (1996) *Ants and plants. An example of coevolution. (Enlarged edition)*. Backhuys Publishers, Leiden
- Jourdan H (1997a) Are serpentine biota free from successful biological invasions? Southern New Caledonian ant community example. In: Jaffré T, Reeves RD, Becquer T (eds) *Proceedings of the 2nd International Conference on Serpentine Ecology*, vol 3. ORSTOM, Nouméa, pp 107-108
- Jourdan H (1997b) Threats on Pacific islands: the spread of the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae). *Pacific Conservation Biology* 3:61-64

- Jourdan H (1999) Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata*. In: Entomologie/Ecologie tropicale. Université Paul Sabatier, Toulouse, pp 463
- Jourdan H, Bonnet de Larbogne L, Chazeau J (2002) The recent introduction of the neotropical ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) into Vanuatu archipelago (Southwest Pacific). *Sociobiology* 40:483-509
- Jourdan H, Sadlier RA, Bauer AM (2001) The impact of the little fire ant invasion (*Wasmannia auropunctata* (Roger)) on the New Caledonian herpetofauna: results of a study in sclerophyll forest habitat. *Sociobiology* 38:1-19
- Kaakeh W, Dutcher JD (1992) Foraging preference of red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) among three species of summer cover crops and their extracts. *J. Econ. Entomol.* 85:389-394
- Kaufmann E, Weissflog A, Hashim R, Maschwitz U (2001) Ant-Gardens on the giant bamboo *Gigantochloa scortechnii* (Poaceae) in West-Malaysia. *Insectes Sociaux* 48:125-133
- Keall JB (1980) Some ants recently intercepted entering New Zealand (Hymenoptera: Formicidae). *N. Z. Entomol.* 7:119-122
- Kempf WW (1972) Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical. *Stud. Entomol.* 15:3-344
- Kennedy TA, Naeem S, Howe KM, Knops JMH, Tilman D, Reich P (2002) Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417:636-638
- Kleinfeldt SE (1986) Ant-gardens: mutual exploitation. In: Juniper B, Southwood TRE (eds) *Insects and the plant surface*. Edward Arnold, London, pp 283-294
- Kohler J-M (1984) Pour ou contre le Pinus : les Mélanésien face aux projets de développement., Nouméa
- Kohler J-M, Pillon P (1986) Economie domestique mélanésienne et développement. L'opération café. In: Office Culturel et Scientifique & IRD, Nouméa, pp 195
- La Polla JS, Mueller UG, Seid M, Cover SP (2002) Predation by the army ant *Neivamyrmex rugulosus* on the fungus-growing ant *Trachymyrmex arizonensis*. *Insectes Sociaux* 49:251-256
- Lahav S, Soroker V, Hefetz A, Vander Meer RK (1999) Direct behavioral evidence for hydrocarbons as ant recognition discriminators. *Naturwissenschaften* 86:246-249
- Lanchester FW (1916) *Aircraft to Warfare: The Dawn of the Fourth Arm*. Constable, London
- Langen TA, Tripet F, Nonacs P (2000) The red and the black: habituation and the dear-enemy phenomenon in two desert *Pheidole* ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48:285-292

- Le Breton J, Chazeau J, Dejean A (2002) Field experiments to assess the use of repellent substances by *Wasmannia auropunctata* (Formicidae: Myrmicinae) during food exploitation. *Sociobiology* 40:437-442
- Le Breton J, Chazeau J, Jourdan H (2003) Immediate impacts of invasion by *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae) on native litter ant fauna in a New Caledonian rainforest. *Austral Ecology* 28:204-209
- 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 caribea var honduronsis* (Wild) dans la Province Sud (Plaine des Lacs). In: Université d'Orléans, pp 81
- Lenoir A (1982) An informational analysis of antennal communication during trophallaxis in the ant *Myrmica rubra* L. *Behavioural Processes* 7:27-35
- Lenoir A, Fresneau D, Errard C, Hefetz A (1999) Individual and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. In: Detrain C, Deneubourg JL, Pasteels JM (eds) *Information Processing in Social Insects*. Birkhauser, Bâle, pp 219-237
- Lenoir A, Hefetz A, Simon T, Soroker V (2001) Comparative dynamics of gestalt odour formation in two ant species *Camponotus fellah* and *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Physiol. Entomol.* 26:275-283
- Leponce M, Roisin Y, Pasteels JM (1999) Community interactions between ants and arboreal-nesting termites in New Guinea coconut plantations. *Insectes Sociaux* 46:126-130
- Leston D (1978) A Neotropical ant mosaic. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 71:649-653
- Levings SC, Franks NR (1982) Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology* 63:338-344
- Levings SC, Traniello JFA (1981) Territoriality, nest dispersion, and community structure in ants. *Psyche* 88:265-319
- Liang D, Blomquist GJ, silverman J (2001) Hydrocarbon-released nestmate aggression in the Argentine ant, *Linepithema humile*, following encounters with insect prey. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B* 129:871-882
- Liang D, silverman J (2000) " You are what you eat": diet modifies cuticular hydrocarbons and nestmates recognition in the Argentine ant, *Linepithema humile*. *Naturwissenschaften* 87:412-416
- Lodge DM, Shrader-Frechette K (2003) Nonindigenous Species: Ecological Explanation, Environmental Ethics, and Public Policy. *Conservation Biology* 17:31-37

- Lowe S, Browne M, Boudjelas S (2000) 100 of the world's worst invasive alien species. *Aliens* 12 S:1-12
- Lubin YD (1984) Changes in the native fauna of the Galápagos Islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biological Journal of the Linnean Society* 21:229-242
- Lubin YD (1985) Studies of the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, in a niño year. In: El niño en las Islas Galapagos: El evento de 1982.1983. Fundación Charles Darwin para las Islas Galapagos, Quito, Ecuador, pp 473-493
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton
- Macdonald IAW, Loope LL, Usher MB, Haman O (1989) Wildlife Conservation and the Invasion of Nature Reserves by Introduced species: a Global Perspective. In: Drake JA, Mooney HA, di Castri F, Groves RH, Kruger FJ, Rejmanek M, Williamson M (eds) *Biological Invasions. A Global Perspective*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, UK, pp 215-255
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10:689-710
- MacKay WP, M.A. R, B.H.C. A, D. RRA, González DA, Vinson SB (1991) Impact of the slashing and burning of a tropical rain forest on the native ant fauna (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 18:257-268
- Maïrouch N (2002) Fourmis introduites par l'homme en milieu oceanien : importance et perception d'un phenomene invasif en Nouvelle-Caledonie. In: Mémoire de DEA. Université d'Orléans, IRD pp 136
- Majer JD (1990) The abundance and diversity of arboreal ants in northern Australia. *Biotropica* 22:191-199
- Majer JD (1993) Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia- its structure and influence on arthropod diversity. In: LaSalle J, Gauld ID (eds) *Hymenoptera and Biodiversity*. CAB International, Wallingford, UK, pp 115-141
- Majer JD, Delabie JHC (1999) Impact of tree isolation on arboreal and ground ant communities in cleared pasture in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Insectes Sociaux* 46:281-290

- Majer JD, Delabie JHC, Smith MRB (1994) Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. *Biotropica* 26:73-83
- Marquet G, S  ret B, Lecomte-Finiger R (1997) Inventaire compar  e des poissons des eaux int  rieures de trois   les oc  aniques tropicale de l'indo_Pacifique (la R  union, la Nouvelle-Cal  donie et Tahiti). *Cybium* 21
- McGlynn TP (1999) Non-native Ants are Smaller than related Native Ants. *The American Naturalist* 154:690-699
- McGlynn TP (2000) Do Lanchester's laws of combat describe competition in ants? *Behav. Ecol.* 11:686-690
- McGlynn TP, Kirksey SE (2000) The effect of food presentation and microhabitat upon resource monopoly in a ground-foraging ant (Hymenoptera: Formicidae) community. *Revista de Biologia Tropical* 48:629-642
- Meier RE (1994) Coexisting Patterns and Foraging Behavior of Introduced and Native Ants (Hymenoptera Formicidae) in the Galapagos Islands (Ecuador). In: Williams DF (ed) *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, CO. 332 p., pp 44-62
- Michaud JP, Browning HW (1999) Seasonal abundance of the brown citrus aphid, *Toxoptera citricida*, (Homoptera: Aphididae) and its natural enemies in Puerto Rico. *Florida Entomol.* 82:424-447
- Moller H (1996) Lessons for invasion theory from social insects. *Biol. Conser.* 78:125-142
- Morais HC (1994) Coordinated group ambush - A new predatory behavior in *Azteca* ants (Dolichoderinae). *Insectes Sociaux* 41:339-342
- Morat P, Jaffr   T, Veillon J-M, MacKee HS (1986) Affinit  s floristiques et consid  rations sur l'origine des maquis miniers de la Nouvelle-Cal  donie. *Adansonia* 8:133-182
- Morrison LW (1999) Indirect effects of phorid fly parasitoids on the mechanisms of interspecific competition among ants. *Oecologia* 121:113-122
- Morrison LW (2000) Mechanisms of interspecific competition between an invasive and two native fire ant species. *Oikos* 90:238-252
- Morrison LW, Kawazoe EA, Guerra R, Gilbert LE (2000) Ecological interactions of *Pseudacteon* parasitoids and *Solenopsis* ant hosts: environmental correlates of activity and effects on competitive hierarchies. *Ecol. Entomol.* 25:433-444
- Morse DH (1980) *Behavioral mechanisms in ecology*. Harvard University Press, Cambridge, Massachussets and London

- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858
- Nickerson JC (1983) The little fire ant, *Ochetomyrmex auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae).2
- Oliveira PS, Rico-Gray V, Diaz-Castelazo C, Castillo-Guevara C (1999) Interactions between ants, extrafloral nectaries, and insect herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Functional Ecology* 13:623-631
- Orivel J (2000) L'adaptation à la vie arboricole de la fourmi *Pachycondyla goeldii* (Hymenoptera: Ponerinae). In: *Biologie des organismes*. Paris XIII, Paris, pp 226
- Orr MR, Dahlsten DL, Benson WW (2003a) Ecological interactions among ants in the genus *Linepithema*, their phorid parasitoids, and ant competitors. *Ecological Entomology* 28:203-210
- Orr MR, De Camargo RX, Benson WW (2003b) Interactions between ant species increase arrival rates of an ant parasitoid. *Animal Behaviour* 65
- Orr MR, Seike SH (1998) Parasitoids deter foraging by Argentine ants (*Linepithema humile*) in their native habitat in Brazil. *Oecologia* 117:420-425
- ORSTOM (1981) Atlas de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances. In. ORSTOM, Paris, pp 108
- Pascal M, Clergeau P, Lorvelec O (2000) Invasions biologiques et biologie de la conversation, essai de synthèse. *Courrier de l'environnement de l'INRA* 40
- Passera L (1984) L'organisation sociale des fourmis. Privat, Toulouse
- Passera L (1994) Characteristics of tramp species. In: Williams DF (ed) *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, CO, pp 23-43
- Passera L, Roncin E, Kaufmann B, Keller L (1996) Increased soldier production in ant colonies exposed to intraspecific competition. *Nature* 379:630-631
- Perfecto I (1991) Dynamics of *Solenopsis geminata* in a tropical fallow field after ploughing. *Oikos* 62:139-144
- Perfecto I, Snelling RR (1995) Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem: ants in coffee plantations. *Ecological Applications* 5:1084-1097
- Perfecto I, Vandermeer J (1994) Understanding biodiversity loss in agroecosystems: reduction of ant diversity resulting from transformation of the coffee ecosystem in Costa Rica. *Entomol. (Trends Agric. Sci.)* 2:7-13
- Perfecto I, Vandermeer J (1996) Microclimatic changes and the indirect loss of ant diversity in a tropical agroecosystem. *Oecologia* 108:577-582

- Pezzatti B, Irzan T, Cherix D (1998) Ants (Hymenoptera, Formicidae) of Floreana: Lost paradise? Not. Galapagos 59:11-20
- Pierce NE, Braby MF, Heath A, Lohman DJ, Mathew J, Rand DB, Travassos MA (2002) The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). Annual Review of Entomology 47:733-771
- Porter SD, Savignano DA (1990) Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. Ecology 71:2095-2106
- Porter SD, Williams DF, Patterson RS, Fowler HG (1997) Intercontinental differences in the abundance of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae): an escape from natural enemies? Environmental Entomology 26:373-384
- Porter SD, Wojcik DP (2002) The FORMIS ant bibliography : A window on the world's ant literature and a door into myrmecology's future. In: XIV International Congress of IUSI. The golden Jubilee Proceedings. Hokkaido University, Sapporo, 27th july - 3rd August 2002, pp 88
- Reimer N, Beardsley JW, Jahn G (1990) Pest ants in the Hawaiian islands. In: Vander Meer RK, Jaffe K, Cedeno A (eds) Applied myrmecology: a world perspective. Westview Press, Boulder. xv + 741 p., pp 40-50
- Reimer NJ (1994) Distribution and impact of alien ants in vulnerable Hawaiian ecosystems. In: Williams DF (ed) Exotic ants. Biology, impact, and control of introduced species. Westview Press, Boulder. xvii + 332 p., pp 11-22
- Reimer NJ, Beardsley JW (1990) Effectiveness of hydroamethylnon and fenoxycarb for control of bigheaded ant (Hymenoptera: Formicidae), an ant associated with mealybug wilt of pineapple in Hawaii. Journal of Economic Entomology 83:74-80
- Reimer NJ, Cope ML, Yasuda G (1993) Interference of *Pheidole megacephala* (Hymenoptera: Formicidae) with biological control of *Coccus viridis* (Homoptera: Coccidae) in coffee. Environmental Entomology 22:483-488
- Reitz SR, Trumble JT (2002) Competitive displacement among insects and arachnids. Annual Review of Entomology 47:435-465
- Rettenmeyer CW, Chadab Crepet R, Naumann MG, Morales L (1983) Comparative foraging by neotropical army ants. In: Jaisson P (ed) Social insects in the tropics. Proceedings of the First International Symposium, vol 2. Université Paris-Nord, Paris. 252 p., pp 59-73
- Ribas CR, Schoereder JH (2002) Are all ant mosaics caused by competition? Oecologia 131:606-611

- Risch SJ, Carroll CR (1982) Effect of a keystone predaceous ant, *Solenopsis geminata*, on arthropods in a tropical agroecosystem. *Ecology* 63:1979-1983
- Robinet O, Craiga JL, Chardonnet L (1998) Impact of rat species in Ouvea and Lifou (Loyalty Islands) and their consequences for conserving the endangered Ouvea Parakeet. *Biol. Conser.* 86:223-232
- Ross KG, Trager JC (1990) Systematics and population genetics of fire ants (*Solenopsis saevissima* complex) from Argentina. *Evolution* 44:2113-2134
- Ryti RT, Case TJ (1988) Field experiments on desert ants: testing for competition between colonies. *Ecology* 69:1993-2003
- Sakata H (1994) How an Ant Decides to Prey on or to Attend Aphids. *Res. Pop. Ecol.* 36:45-51
- Savolainen R, Vepsäläinen K (1988) A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* 51:135-155
- Savolainen R, Vepsäläinen K (1989) Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polyctena*. *Oikos* 56:3-16
- Schemske DW (1980) The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): an experimental analysis of ant protection. *J. Ecol.* 68:959-967
- Schemske DW (1982) Ecological correlations of a neotropical mutualism: ant assemblages at *Costus* extrafloral nectaries. *Ecology* 63:932-941
- Schneirla TC (1971) Army ants. A study in social organization., Topoff, H. R. edn. W. H. Freeman & Co., San Francisco
- Schoener TW (1983) Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* 122:240-285
- Shattuck SO (1999) Australian ants: their biology and identification, vol 3. CSIRO, Collingwood, Vic.
- Shea K, Chesson P (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17:170-176
- Smith MR (1954) Ants of the Bimini Island Group, Bahamas, British West Indies (Hymenoptera, Formicidae). *Am. Mus. Novit.* 1671:1-16
- Spencer H (1941) The small fire ant *Wasmannia* in citrus groves - A preliminary report. *Florida Entomologist* 24:6-14
- Stratton LC, Goldstein G, Meinzer FC (2000) Temporal and spatial partitioning of water resources among eight woody species in a Hawaiian dry forest. *Oecologia* 124:309-317

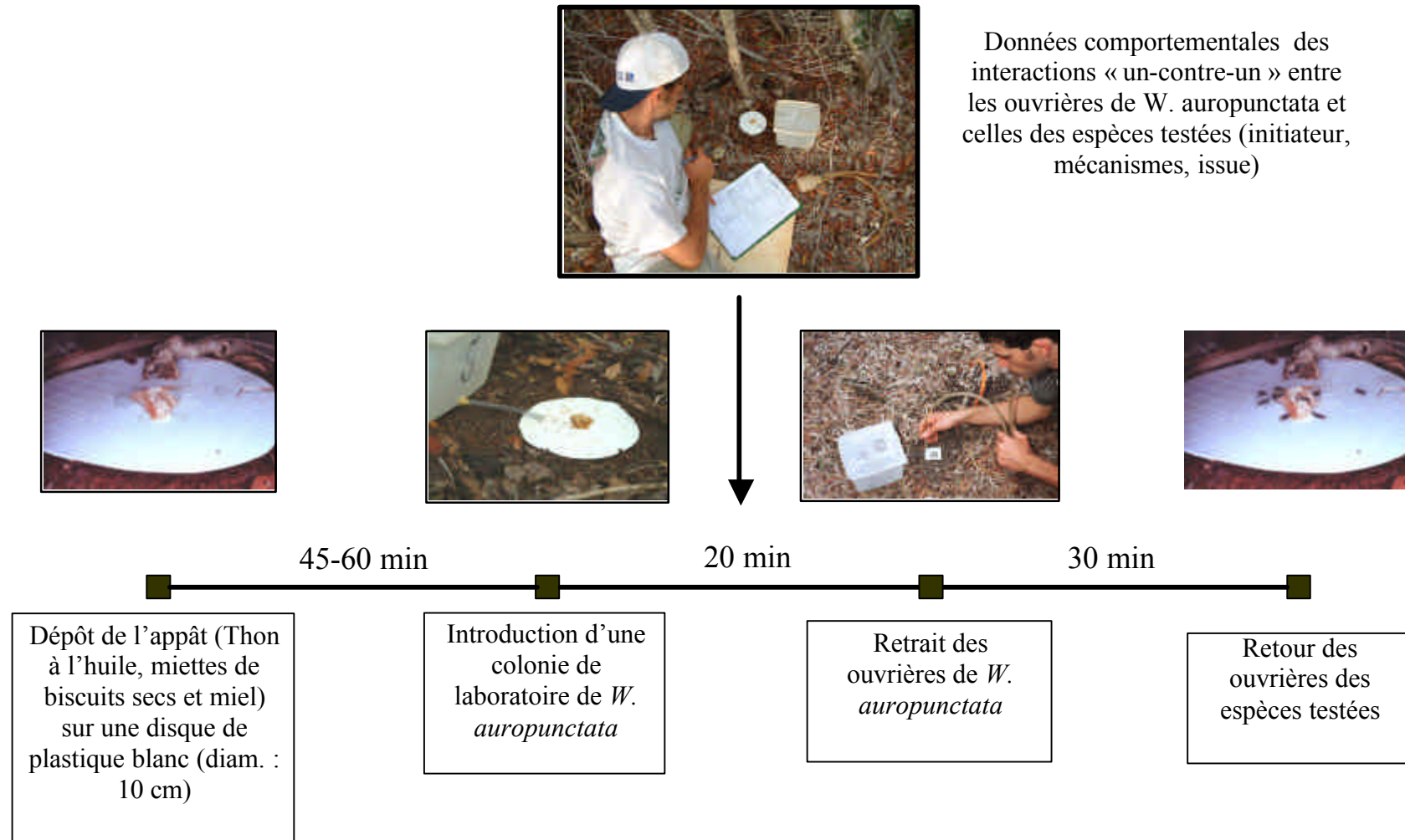
- Suarez AV, Tsutui ND, Holway DA, Case TJ (1999) Behavioral and genetic differentiation between native and introduced populations of the Argentine ant. *Biological Invasions* 1:43-53
- Szlep-Fessel R (1970) The regulatory mechanism in mass foraging and the recruitment of soldiers in *Pheidole*. *Insectes Sociaux* 17:233-244
- Taoka N (1977) Lanchester Strategy : an introduction, vol 1. Lanchester Press, Inc.
- Tennant LE (1994) The ecology of *Wasmannia auropunctata* in primary tropical rainforest in Costa Rica and Panama. In: Williams DF (ed) Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species. Westview Press, Boulder, CO, pp 80-90
- Tennant LE, Porter SD (1991) Comparison of diets of two fire ant species (Hymenoptera: Formicidae): solid and liquid components. *J. Entomol. Sci.* 26:450-465
- Theraulaz G, Bonabeau E, Deneubourg JL (1999) The mechanisms and rules of coordinated building in social insects. In: Detrain C, Deneubourg JL, Pasteels JM (eds) Information processing in social insects. Birkhäuser Verlag, Basel Boston Berlin, pp 309-330
- Thomas ML, Parry LJ, Allan RA, Elgar MA (1999) Geographic affinity, cuticular hydrocarbons and colony recognition in the Australian meat ant *Iridomyrmex purpureus*. *Naturwissenschaften* 86:87-92
- Tobin JE (1994) Ants as Primary Consumers: Diet and Abundance in the Formicidae. In: Hunt JH, Nalepa CA (eds) Nourishment and Evolution in Insect Societies. Westview Press, Oxford, pp 279-307
- Torres JA (1984) Niches and coexistence of ant communities in Puerto Rico: repeated patterns. *Biotropica* 16:284-295
- Torres JA, Thomas R, Leal M, Gush T (2000) Ant and termite predation by the tropical blindsnake *Typhlops platycephalus*. *Insectes Sociaux* 47:1-6
- Traniello JFA (1989) Foraging strategies of ants. *Ann. Rev. Entomol.* 34:191-210
- Tsui ND, Suarez AV (2003) The Colony Structure and Population Biology of Invasive Ants. *Conservation Biology* 17:48-58
- Tsui ND, Suarez AV, Grosberg RK (2003) Genetic diversity, asymmetrical aggression, and cooperation in a widespread invasive species. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 100:1078-1083
- Ulloa Chacón P (1990) Biologie de la reproduction chez la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* (R.) (Hymenoptera: Formicidae). In. Thèse. Lausanne., pp 161

- Vander Meer RK, Morel L (1998) Nestmate recognition in ants. In: Vander Meer RK, Breed M, Winston M, Espelie KE (eds) Pheromone communication in social insects. Westview Press, Boulder, CO. 368 p., pp 79-103
- Vanderwoude C, Lobry De Bruyn LA, House APN (2000) Response of an open-forest ant community to invasion by the introduced ant, *Pheidole megacephala*. *Austral Ecology* 25:253-259
- Vasconcelos HL (1999) Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia. *Biodiver. Cons.* 8:409-420
- Vega SJ, Rust MK (2001) The Argentine ant - a significant invasive species in agricultural, urban and natural environments. *Sociobiology* 37:3-25
- Von Aesch L, Cherix D (2001) Recrutement alimentaire et recrutement exploratoire chez la fourmi fantôme *Tapinoma melanocephalum* : une seule et même stratégie? *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 14:7-11
- Wang C, Strazanac J, Butler L (2001) A comparison of pitfall traps with bait traps for studying leaf litter ant communities. *Entomological Society of America* 94:761-765
- Ward PS (1985) Taxonomic congruence and disparity in an insular ant fauna: *Rhytidoponera* in New Caledonia. *Syst. Zool.* 34:140-151
- Ward PS (1987) Distribution of the introduced Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) in natural habitats of the lower Sacramento Valley and its effects on the indigenous ant fauna. *Hilgardia* 55:1-16
- Way MJ, Bolton B (1997) Competition between ants for coconut palm nesting sites. *J. Nat. Hist.* 31:439-455
- Wetterer JK, Miller SE, Wheeler DE, Olson CA, Polhemus DA, Pitts M, Ashton IW, Himler AG, Yospin MM, Helms KR, Harken EL, Gallaher J, Dunning CE, Nelson M, Litsinger J, Southern A, Burgess TL (1999a) Ecological dominance by *Paratrechina longicornis* (Hymenoptera: Formicidae), an invasive tramp ant, in Biosphere 2. *Florida Entomol.* 82:381-388
- Wetterer JK, Porter SD (2003) The little fire ant, *Wasmannia auropunctata*: distribution, impact, and control. *Sociobiology* 42:1-41
- Wetterer JK, Walsh P, White L (1999b) *Wasmannia auropunctata* une fourmi dangereuse pour la faune du Gabon. *Canopée*
- Whitehouse MEA, Jaffe K (1996) Ant wars: combat strategies, territory and nest defence in the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. *Animal Behaviour* 51:1207-1217

- Williams DF, Whelan PM (1992) Bait attraction of the introduced pest ant, *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae) in the Galapagos Islands. *Journal of Entomological Science* 27:29-34
- Williamson M (1996) Biological invasions. Chapman & Hall, London
- Wilson EO (1959) Adaptive shift and dispersal in a tropical ant fauna. *Evolution* 13:122-144
- Wilson EO (1961) The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *American Naturalist* 95:169-193
- Wilson EO (1971) The insect societies. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Wilson EO (1976a) The organization of colony defense in the ant *Pheidole dentata* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1:63-81
- Wilson EO (1976b) Which are the most prevalent ant genera? *Stud. Entomol.* 19:187-200
- Wilson EO (1984) The relation between caste ratios and division of labor in the ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16:89-98
- Wilson EO (1987) Causes of ecological success: the case of the ants. The Sixth Tansley Lecture. *J. Anim. Ecol.* 56:1-9
- Wilson EO (2003) *Pheidole* in the New World. A dominant, hyperdiverse ant genus. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. London, England
- Wilson EO, Taylor RW (1967) The ants of Polynesia (Hymenoptera: Formicidae). *Pac. Insects Monogr.* 14:1-109
- Wojcik DP (1983) Comparison of the Ecology of Red Imported Fire Ants in North and South America. *Florida Entomol.* 66:101-111
- Yanoviak SP, Kaspari M (2000) Community structure and the habitat templet: ants in the the tropical forest canopy and litter. *Oikos* 89:259-266
- Young AM (1986) Notes on the distribution and abundance of ground- and arboreal-nesting ants (Hymenoptera: Formicidae) in some Costa Rican cacao habitats. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 88:550-571
- Zachariades C, Midgley JJ (1999) Extrafloral nectaries of South African Proteaceae attract insects but do not reduce herbivory. *African Entomology* 7:67-76

ANNEXES

Annexe 1 : Protocole utilisé durant les « expériences d'introduction à court terme » en Nouvelle-Calédonie et en Guyane



Annexe 2 : liste des mécanismes utilisés par les ouvrières des différentes espèces testées lors des interactions un – contre –un durant les expériences d’introduction à court – terme de colonies de laboratoire de *Wasmannia auropunctata*

Mécanismes	Description
AUCUNE ACTION	Quand une ouvrière subit une attaque sans avoir eu le temps d’attaquer à son tour, ou quand elle se débat pour fuir sans faire autre chose que d’essayer de fuir
MORSURE	Saisie d’une partie du corps du compétiteur entre ses mandibules. Cette attaque peut entraîner la mort si les mandibules sont assez puissantes (ex : chez les majors de <i>Pheidole</i>)
PIQÛRE	Injection de venin à l’aide d’un aiguillon (ex : <i>W. auropunctata</i> ou <i>Solenopsis</i> spp.)
DEPOT DE VENIN	Certaines espèces ne vont pas injecter mais déposer leur venin sur la cuticule de leur adversaire (ex : toutes les Dolichoderinae et certaines Myrmicinae comme les <i>Crematogaster</i>)
ACIDE FORMIQUE	Attaque employée par les espèces appartenant à la sous-famille des Formicinae
REPULSIF	Certaines Myrmicinae utilisent leur venin en tant que répulsif lors des interactions (ex : <i>Solenopsis</i> spp.)

RESUME :

Les invasions biologiques constituent une menace majeure pour la biodiversité dans les zones où elles ont lieu. Les travaux que nous développons dans ce mémoire s'intéressent à la prolifération de la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* (Roger), espèce originaire de l'Amérique tropicale qui, parce que l'Homme l'a involontairement transportée, a envahi aujourd'hui une grande partie de la ceinture tropicale du globe. Ce succès, comme celui de plusieurs autres espèces du groupe, est impressionnant. Nous avons étudié les relations intraspécifiques (structure sociale des populations) et interspécifiques (interactions avec les autres espèces de fourmis) de *W. auropunctata* dans une zone d'introduction (la Nouvelle-Calédonie) et dans sa zone d'origine (le Brésil et la Guyane Française). Nous avons mis en évidence l'unicolonialité de *W. auropunctata* pour toute la Nouvelle-Calédonie, où elle forme une super-colonie. En annihilant l'agressivité intraspécifique, cette caractéristique lui permet d'atteindre des densités de populations très importantes. La myrmécofaune native de Nouvelle-Calédonie n'offre que peu de résistance à cet envahisseur. Ces observations pourraient être en partie expliquées par la dysharmonie de la faune native, due à la situation insulaire. Par exemple, la myrmécofaune arboricole n'est que très faiblement représentée et les espèces les plus fréquentes ne sont pas des dominantes. La petite fourmi de feu exploite activement les ressources présentes dans cette strate, en particulier le miellat produit par les hémiptères, composante essentielle de son régime alimentaire. L'envahisseur profite d'une opportunité de ressource. Au niveau du sol, les espèces dominantes, appartenant principalement au genre *Pheidole*, n'adoptent pas de réactions adaptées lors des rencontres avec les ouvrières de *W. auropunctata*. Seule *Pheidole megacephala*, une autre espèce introduite peut ponctuellement offrir une résistance significative mais son implantation entraîne également de graves désordres écologiques. Les études menées dans les zones d'origine ont apporté des repères nécessaires à une meilleure compréhension (1) des mécanismes qui prédisposent *W. auropunctata* à devenir envahissante et (2) des facteurs qui régulent significativement ses populations. Dans sa zone d'origine, *W. auropunctata* est connue pour être organisée en structures polycliques et polygynes. Nous avons cependant montré que des populations homogènes pouvaient couvrir des territoires de plusieurs km que ce soit en zones naturelles ou dégradées. Ces caractéristiques peuvent être considérées comme un pas vers l'unicolonialité, prédisposant cette espèce à devenir envahissante. En Guyane, nous avons observé que les autres espèces dominantes appartenant aux genres *Pheidole* et *Solenopsis* peuvent se montrer très compétitives et agressives lors de leurs rencontres avec *W. auropunctata*, leur permettant de défendre efficacement des ressources. Une fourmi légionnaire appartenant au genre *Neivamyrmex* est un prédateur très efficace. Son action peut être un des mécanismes de régulation de *W. auropunctata*. Néanmoins, même dans sa zone d'origine, si des perturbations interviennent et réduisent fortement la diversité de la myrmécofaune et que les conditions lui sont favorables, les caractéristiques sociales de *W. auropunctata* lui permettent de développer d'importantes populations et les situations sont comparables à celles observées dans les zones d'introduction.

MOTS-CLES : Invasions biologiques, *Wasmannia auropunctata*, Opportunité de niche, Unicolonialité, Fourmis envahissantes, Nouvelle-Calédonie, Guyane Française, Brésil