

PREMIÈRES DONNÉES SUR LA MONOPOLISATION DE RESSOURCES PAR L'ENVAHISSEUR *WASMANNIA AUROPUNCTATA* (ROGER) AU SEIN D'UNE MYRMÉCOFAUNE DE FORÊT SÈCHE NÉO-CALÉDONIENNE

Thibaut DELSINNE¹, Hervé JOURDAN^{1,2} & Jean CHAZEAU¹

¹ Laboratoire Zoologie Appliquée, IRD, BP A5, 98948 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie

² Laboratoire ERMES, IRD, Technoparc, 5 Rue du Carbone, 45062 Orléans Cedex

Résumé: Afin de mieux comprendre le succès envahisseur de *Wasmannia auropunctata* en Nouvelle-Calédonie, nous avons étudié la colonisation d'appâts de thon, déposés selon un gradient d'invasion dans une forêt sèche. Lorsque *W. auropunctata* est présente, elle monopolise rapidement et durablement les appâts, la cohabitation avec d'autres espèces est furtive. En absence de l'envahisseur, la myrmécofaune est plus diversifiée et on observe des coexistences et des successions d'espèces, en particulier en fonction de la période de la journée. Ces résultats soulignent la capacité de *W. auropunctata* à rompre le "trade off" (corrélation négative) entre capacité à découvrir une ressource et capacité à l'exploiter, classiquement exprimé par les Formicidae. Le système unicolonial lui permet d'exercer une domination exclusive. Le partage de ressources n'est plus possible. Cette caractéristique se rencontre chez d'autres "tramp species" et apparaît comme une convergence, qui permet de comprendre le succès colonisateur de ce groupe fonctionnel.

Mots-clés: Invasion biologique, fourmi vagabonde, communauté de fourmis, compétition, succession, partage de ressources.

Abstract: First data on the resource monopolisation by the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) in a New Caledonian dry forest ant community

Here we present the results of an assessment of tuna baits colonisation through time, along an invasive gradient involving *Wasmannia auropunctata*. When the invasive ant is present, it demonstrates a fast and durable conquest of baits. We seldom observed very short cohabitations with rare specimens of few species. When *W. auropunctata* is absent, a more diverse myrmecofauna can be observed, with the cohabitation of various species and their succession on the baits. These results point out the little fire ant ability to break down the classical trade-off between resource discovering and resource monopolisation, expressed by most ant species. The unicolonial system gives an exclusive domination capability to *W. auropunctata*. Resource sharing is no more allowed. This capability appears as a convergence with other tramp species. These observations contribute to a better understanding of the invasive success of the tramp species functional group.

Key words: Biological Invasion, tramp ant, ant community, trade off, competition, succession, monopolisation, resource sharing.

INTRODUCTION

Depuis son introduction au cours des années 60, *Wasmannia auropunctata* n'a cessé d'accroître la gamme des milieux envahis en Nouvelle-Calédonie. À ce jour, les travaux menés ont permis d'établir les conséquences sur la biodiversité tant d'un point de vue de son maintien que de sa dynamique (Jourdan, 1999). La guildes des Formicidae apparaît plus particulièrement affectée par l'envahisseur. La réussite rapide et la dominance importante de *W. auropunctata* en forêt sclérophylle (Jourdan, 1999) incitent à s'interroger sur les mécanismes proximaux de ce succès. Or, la cohabitation entre Formicidae est contrôlée par un équilibre complexe d'interactions, notamment les stratégies d'exploitation des ressources. De façon générale, on considère qu'il existe une corrélation négative ("trade off") entre le temps nécessaire à la découverte d'une source de nourriture et la dominance exercée sur celle-ci. On distingue alors classiquement 3 catégories en fonction de la succession observée (Wilson, 1971 ; Fellers, 1987 ; Davidson, 1998) :

1) les "opportunistes" qui sont capables de localiser et d'exploiter rapidement une ressource, mais qui sont incapables de la monopoliser durablement lorsque les espèces de la 2^{ème} catégorie se manifestent.

2) les "extirpatrices" qui sont moins efficaces pour prospecter le milieu, elles découvrent plus tardivement la ressource mais dès lors elles la dominent très agressivement.

3) les "insinuatrices" qui s'insèrent furtivement près de la ressource pour en dérober une partie aux autres catégories.

Ces stratégies d'exploitation permettent une cohabitation entre espèces. Dans ce contexte, pour mieux comprendre le succès envahisseur de *W. auropunctata*, nous avons évalué ses capacités de domination et de monopolisation d'une ressource par un suivi temporel de la colonisation d'appâts au sein d'une guilda de Formicidae en forêt sclérophylle.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les travaux ont été conduits dans une relique sclérophylle située à proximité de Pouembout, à 270 kilomètres au nord de Nouméa, entre le 17 avril 2000 et 26 avril 2000. Nous avons utilisé du thon en conserve comme source de nourriture. Le volume d'une cuillère à café est déposé sur un carré de papier aluminium (5 ou 6 cm de côté). Ces appâts sont installés le long de 2 lignes parallèles, distantes de 10 mètres. Chaque ligne compte 10 appâts, séparés de 10 mètres les uns des autres. Ces lignes sont orientées perpendiculairement au front d'invasion du milieu par *W. auropunctata* (5 appâts côté colonisé, 5 coté non infesté). En effet, l'unicolonialité caractéristique des "tramp species" permet d'observer des fronts discrets d'invasion : en quelques mètres, on passe de fortes densités à l'absence d'individu. Chaque appât est visité toutes les 15 minutes, pendant 2 heures. Au cours de ces 8 passages successifs (P1 à P8), les espèces présentes sont identifiées à vue et le nombre d'ouvrières est évalué selon 6 classes d'abondance : 1 : [1; 5] ; 2 :]5; 15] ; 3 :]15; 30] ; 4 :]30; 50] ; 5 :]50; 100] ; 6 > 100. Les observations portent sur 22 transects, soit un total de 220 appâts. Trois périodes de la journée ont été étudiées : la "matinée" (entre 9h00 et 12h00), l'"après-midi" (entre 15h00 et 18h00) et la "soirée" (entre 21h00 et 23h00) afin de tenir compte d'éventuelles différences de comportement en fonction du moment de la journée.

RÉSULTATS

Parmi les dix neuf espèces recensées dans ce massif forestier, onze ont été observées sur les appâts (tableau 1). La myrmécophage apparaît altérée, dominée largement par un cortège d'espèces introduites. Parmi celles observées sur les appâts, seules *P. guerini* et *O. similimus* sont natives. Le contexte apparaît donc très compétitif, car la majorité des espèces sont capables d'envahir des communautés qui leur sont étrangères.

La figure 1 est une illustration synthétique des profils moyens de colonisation des appâts au cours des 3 périodes de la journée, en présence et en absence de l'envahisseur. Dans la zone envahie, *W. auropunctata* est présente sur tous les appâts dès le premier passage. Dès ce premier passage (P1), les ouvrières sont observées en densité élevée (par comparaison aux autres espèces) et elles se maintiennent en nombre jusqu'à la fin des observations (2 heures). Il y a donc une monopolisation très rapide de la ressource. En outre, *W. auropunctata* est active à toutes les périodes de la journée, même si son activité de fourragement apparaît plus réduite en "soirée" alors qu'elle est maximale l'"après-midi" (Fig. 1). En présence de l'envahisseur, la cohabitation avec d'autres Formicidae apparaît très furtive : au cours de la période diurne, 7 espèces ont été ponctuellement observées sur les mêmes appâts contre 4 la nuit. Pour toutes ces espèces, les effectifs sont toujours très faibles. En outre, des observations qualitatives réalisées au cours de l'expérimentation indiquent que *W. auropunctata* défend très agressivement les appâts découverts : elle agresse beaucoup plus qu'elle ne subit d'agression. Cependant, *B. obscurior* et *P. vaga* paraissent capables de se maintenir en faible effectif, grâce à une vitesse de déplacement plus rapide et leur aptitude à monter sur l'appât (alors que *W. auropunctata* se dispose sur le pourtour).

Liste des espèces recensées	Statut*	Présence sur appât
DOLICHODERINAE		
<i>Ochetelus glaber</i> (Mayr) 1862	N	
<i>Tapinoma melanocephalum</i> (Fabricius) 1793	I	+
FORMICINAE		
<i>Anoplolepis gracilipes</i> (Smith, F.) 1857	I	+
<i>Brachymyrmex obscurior</i> Forel 1893	I	+
<i>Camponotus</i> sp. 2	N	
<i>Paratrechina longicornis</i> (Latreille) 1802	I	+
<i>Paratrechina vaga</i> (Forel) 1901	I ?	+
<i>Plagiolepis alluaudi</i> Emery 1894	I	+
<i>Polyrhachis guerini</i> Roger 1863	N	+
MYMICINAE		
<i>Cardiocondyla emeryi</i> Forel 1881	I	
<i>Crematogaster</i> sp.	E	
<i>Monomorium floricola</i> (Jerdon) 1851	I	+
<i>Monomorium</i> sp.	N	
<i>Solenopsis geminata</i> (Fabricius) 1804	I	
<i>Tetramorium simillimum</i> (Smith, F.) 1851	I	+
<i>Tetramorium</i> sp.	N ?	
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger) 1863	I	+
PONERINAE		
<i>Odontomachus simillimus</i> Smith, F. 1858	N	+
<i>Rhytidoponera fulgens</i> (?) (Emery) 1883	E	

*Statut de l'espèce : N : Native ; I : Introduite ; E : Endémique

Tableau 1. Liste des espèces recensées dans le massif forestier de Tiéa

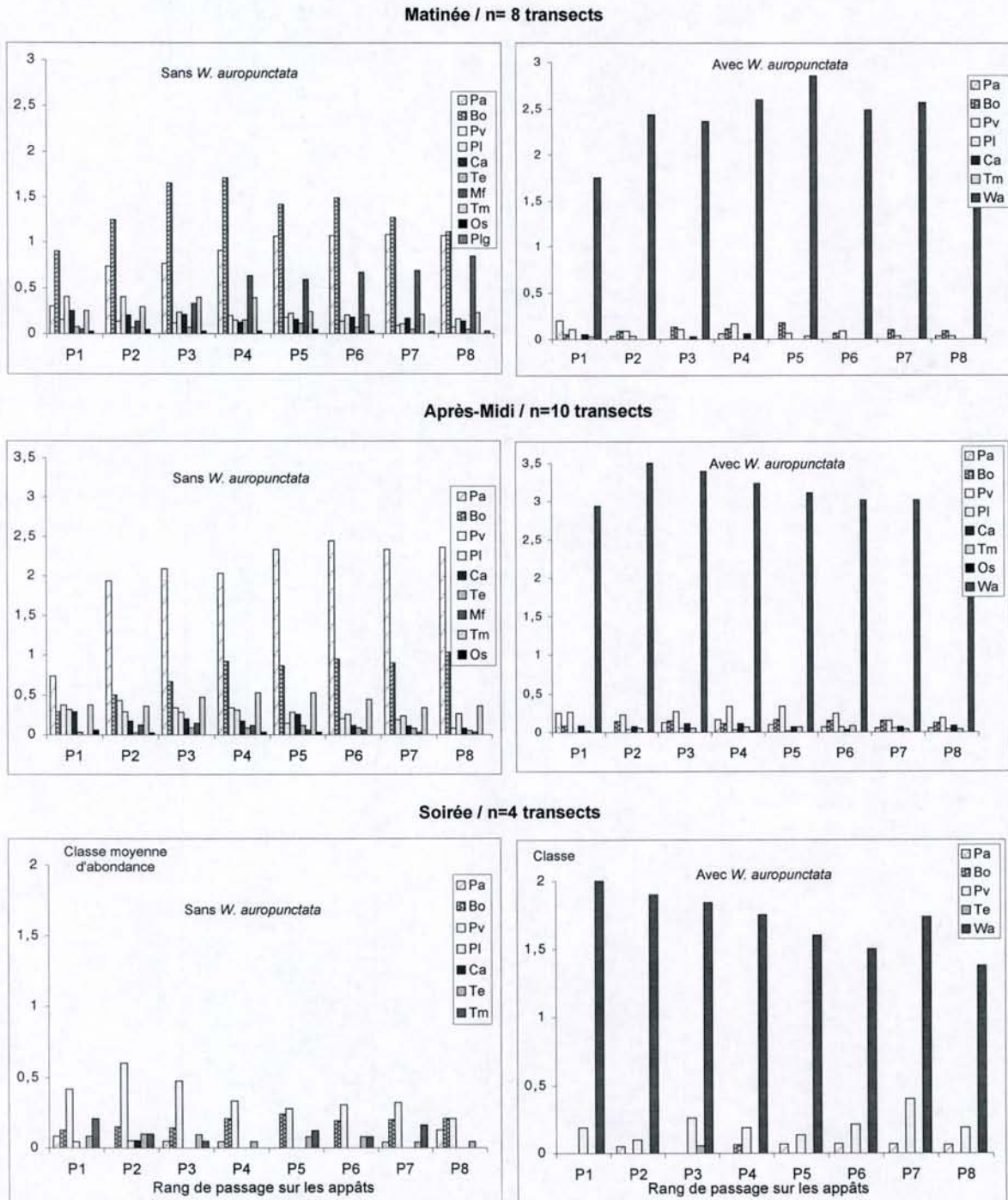
Table 1. List of monitored ant species in Tiéa sclerophyll forest

En absence de l'envahisseur, la situation est beaucoup plus complexe : pendant la journée, entre 9 et 10 espèces sont observées sur les appâts contre 7 espèces la nuit (Fig. 1). À la différence de *W. auropunctata*, aucune espèce n'exerce une domination exclusive, ni une activité continue pendant toute la journée. Il existe des variations en fonction du cortège d'espèces présent et de leur ordre d'arrivée sur la ressource (ce qui est masqué par notre représentation synthétique de colonisation des appâts). Cependant, on s'aperçoit qu'il y a une cohabitation plus grande entre espèces et surtout un partage temporel sur la ressource (les niveaux d'activité de chaque espèce varient au cours de la journée). Le matin les pièges sont dominés majoritairement par *B. obscurior*, l'après midi par *P. alluaudi* et le soir par *P. vaga*. La plupart des espèces sont diurnes avec une réduction d'activité très nette la nuit, sauf *P. vaga* et *T. simillimum* qui semblent plus crépusculaires. Aucune des espèces observées ne semble être en mesure de briser le "trade-off".

DISCUSSION-PERSPECTIVES

Dans le contexte étudié, *W. auropunctata* se montre extrêmement compétitive et exclusive pour l'exploitation des appâts alors que la guildes présente est constituée d'espèces introduites, supposées très compétitives. Lorsque *W. auropunctata* est présente, on observe une monopolisation rapide et durable des appâts, avec un recrutement qui semble explosif. La cohabitation avec d'autres espèces apparaît furtive, leurs effectifs restent toujours faibles. Par contre, en absence de l'envahisseur, la myrmécofaune observée sur la ressource est plus diversifiée avec des coexistences et des successions d'espèces, qui varient selon la période de la journée considérée.

Ces résultats restent préliminaires, mais ils soulignent la capacité de *W. auropunctata* à rompre le "trade-off" (corrélation négative), classiquement exprimé par les Formicidae, entre la capacité à découvrir une ressource et la capacité à l'exploiter (Fellers, 1987 ; Davidson, 1998). *W. auropunctata* se comporte à la fois comme une opportuniste (elle arrive très rapidement) mais aussi comme une extirpatrice (elle exclue les autres espèces pendant toute l'expérience). Cette caractéristique se rencontre chez d'autres "tramp species" en particulier *Linepithema humile* (Holway et Suarez, 1999 ; Holway et



Pa : *Plagiolepis alluaudi* ; Bo : *Brachymyrmex obscurior* ; Pv : *Paratrechina vaga* ; Pl : *Paratrechina longicornis* ; Ca : *Cardiocondyla emeryi* ; Te : *Tetramorium simillimum* ; Mf : *Monomorium floricola* ; Tm : *Tapinoma melanocephalum* ; Os : *Odontomachus simillimus* ; Plg : *Polyrhachis guerini* ; Wa : *Wasmannia auropunctata*

Figure 1. Evolution de la colonisation moyenne des appâts en présence et en absence de l'invasseur, au cours des 3 périodes de la journée.
Mean bait colonisation through time, with or without the invader, during the 3 daily periods.

Case, 2000) et *Pheidole megacephala* (Hoffmann et coll., 1999). L'observation de cette convergence permet de mieux comprendre leur succès colonisateur et de préciser les caractéristiques fonctionnelles du groupe des "tramp species". Il nous est également possible de dégager les caractéristiques qui semblent contribuer au succès envahisseur : une dominance numérique (qu'autorise le système unicolonial) et une agressivité interspécifique exacerbée qui rendent le partage de ressources impossible. Ainsi, Human et Gordon (1999), ont montré chez *L. humile* que les effectifs mobilisés par une espèce unicoloniale amplifiait l'occurrence d'interactions neutres conduisant à la fuite et à l'exclusion des autres espèces. Cette caractéristique pourrait être amplifiée par l'existence d'une substance répulsive utilisée par *W. auropunctata* (Howard et coll., 1982). Dans cette perspective, des expérimentations complémentaires restent à mener.

L'existence d'une activité nocturne constitue également un avantage à long terme vis-à-vis des autres espèces, qui n'ont pas une activité continue mais plutôt diurne : cette caractéristique permet d'amplifier sa capacité à monopoliser des ressources.

Enfin, à l'image d'autres Formicidae introduites (Porter et coll., 1997), *W. auropunctata* bénéficie sans aucun doute d'un avantage compétitif : loin de son aire d'origine, elle est libérée de ses prédateurs, compétiteurs et parasites naturels. Dans cette perspective, il serait intéressant de réaliser des études expérimentales comparatives entre aire d'origine et région envahie, pour déterminer les causes proximales du succès envahisseur. De la même façon, il serait intéressant de tester l'influence de la qualité des ressources sur l'intensité de la compétition.

REMERCIEMENTS

Ces travaux ont bénéficié d'un soutien du MATE (financement GIP ECOFOR) dans le cadre de l'appel d'offres "Ecosystèmes tropicaux : 1999-2002".

RÉFÉRENCES

- Davidson, D.W., 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecol. Entomol.* 23: 484-490.
- Fellers, J.H., 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology* 69: 1466-1478.
- Hoffmann, B.D., A.N. Andersen and G.J. Hill, 1999. Impact of an introduced ant on native rain forest invertebrates: *Pheidole megacephala* in moonsonal Australia. *Oecologia* 120: 595-604.
- Holway, D.A. and A.V. Suarez, 1999. Animal behavior: an essential component of invasion biology. *TREE* 14: 328-330.
- Holway, D. and T.J. Case, 2000. Mechanisms of dispersed central-place foraging in polydomous colonies of Argentine ant. *Anim. Behav.* 59: 433-441.
- Howard, D.F., M.S. Blum, T.H. Jones and M.D. Tomalski, 1982. Behavioral responses to an alkylpyrazine from the mandibular gland of the ant *Wasmannia auropunctata*. *Ins. Soc.* 29: 369-374.
- Human, K.G. and D.M. Gordon, 1999. Behavioral interactions of the invasive Argentine ant with native ant species. *Ins. soc.* 46: 159-163.
- Jourdan, H., 1999. *Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste Wasmannia auropunctata (Roger) 1863 (Hymenoptera : Formicidae)*. Thèse doctorat Université Paul Sabatier, Toulouse. 376 pp.
- Porter, S.D., D.F. Williams, R.S. Patterson and H.G. Fowler, 1997. Intercontinental differences in the abundance of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera : Formicidae) : Escape from natural enemies? *Environ. Entomol.* 26: 373-384.
- Wilson, E.O., 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge. 738 pp.

RECRUTEMENT ALIMENTAIRE ET RECRUTEMENT EXPLORATOIRE CHEZ LA FOURMI FANTÔME *TAPINOMA MELANOCAPHALUM* : UNE SEULE ET MÊME STRATÉGIE ?

Leïla VON AESCH¹ & Daniel CHERIX^{1,2}

¹ Institut d'Écologie - Zoologie et Écologie Animale,
Université de Lausanne, Bâtiment de Biologie, 1015 Lausanne. Suisse
leila.vonaesch@ie-zea.unil.ch

² Musée de Zoologie, Palais de Rumine, CP 448, 1000 Lausanne 17. Suisse
daniel.cherix@SERAC.vd.ch

Résumé: Chez la fourmi vagabonde *T. melanocephalum* l'exploitation d'une source d'eau sucrée ou l'exploration d'un nouveau territoire sont des phénomènes collectifs. Ils se traduisent par un recrutement de masse induisant une augmentation explosive du nombre d'individus mobilisés. La vitesse très élevée de déplacement des individus joue probablement un rôle essentiel dans l'efficacité du recrutement. Lors du recrutement la majorité des ouvrières participent au dépôt d'une piste chimique, y compris celles qui quittent le nid.

Mots-clés: *Espèces vagabondes, recrutement de masse, dépôt de piste, Tapinoma melanocephalum.*

Abstract: **Food and exploratory recruitment by the ghost ant *Tapinoma melanocephalum*: a constant strategy ?**

The tramp species *T. melanocephalum* uses collective phenomena for the exploitation of newly discovered food sources and exploration of unknown territories. Mass recruitment induces an explosive increase in number of ants mobilized. The high speed of workers probably increases the efficiency of recruitment. During recruitment, most of the workers participate in the trail-laying, even those departing from the nest to the food source or to the exploratory area.

Key words: *Tramp species, mass recruitment, trail-laying, Tapinoma melanocephalum.*

INTRODUCTION

Tapinoma melanocephalum ou « fourmi fantôme » est une petite Dolichoderinae à large distribution tropicale et subtropicale, considérée comme une espèce vagabonde (Bustos et Cherix, 1998). Passera (1994) a défini cette notion à l'aide des caractéristiques suivantes : unicolonialité, capacité de migrer très rapidement, polygynie, petite taille et monomorphisme des ouvrières, apparition de nouvelles colonies par bouturage, grande agressivité interspécifique et faculté de s'adapter à l'environnement humain.

Considérée comme une peste domestique sous nos latitudes (Dorn et coll., 1997) depuis quelques dizaines d'années, elle établit ses colonies dans des lieux chauds et humides (serres, chaufferies, sanitaires).