

UNIVERSITE DE LA NOUVELLE-CALEDONIE  
ECOLE DOCTORALE DU PACIFIQUE (ED 469)

**LA MYRMECOCHORIE EN NOUVELLE-CALEDONIE : IMPORTANCE DU  
CONTEXTE ET IMPACT DES FOURMIS INTRODUITES SUR CE SERVICE**

THESE

Pour obtenir le grade de  
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LA NOUVELLE-CALEDONIE

Discipline : Biologie des populations et écologie  
IMBE (Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et  
continentale)  
UMR CNRS 7263/IRD 237 Aix Marseille Univ, Univ Avignon, CNRS, IRD

Présentée et soutenue publiquement par Maureen CATEINE

Le 27/10/2017

Devant le jury constitué de :

<b>M. Xim CERDÁ</b>	<b>Chercheur CSIC, directeur station biologique de Doñana, Séville</b>	<b>Rapporteur</b>
<b>M. Olivier DANGLES</b>	<b>Directeur de recherche, IRD, Research associate Cornell University</b>	<b>Rapporteur</b>
<b>M. Bruno FOGLIANI</b>	<b>Maître de conférences, IAC</b>	<b>Examineur</b>
<b>M. Yves LETOURNEUR</b>	<b>Professeur, UNC</b>	<b>Examineur</b>
<b>M. Erick PROVOST</b>	<b>Chargé de Recherche, CNRS</b>	<b>Co-Directeur</b>
<b>M. Hervé JOURDAN</b>	<b>Ingénieur de recherche, IRD</b>	<b>Co-directeur</b>

*À mes parents*

## **Remerciements**

Ce n'est pas sans émotion que je rédige cette partie puisque la réalisation de ce rêve d'enfant fût possible grâce à de nombreuses personnes. C'est l'occasion pour moi de les remercier comme il se doit.

Je remercie les membres du jury qui ont accepté d'évaluer ce travail: Olivier Dangles et Xim Cerda, tous deux rapporteurs de ce travail, ainsi que Bruno Fogliani et Yves Letourneur, tous deux examinateurs.

Je remercie également la Province Sud de m'avoir accordé le prix d'encouragement à la recherche durant les trois premières années de cette thèse et l'Agence Nationale de la Recherche (JE 288 / 7-1) pour le support financier ERA-Net BiodivERsA (projet FFII, JE 288 / 7-1), partie de l'appel à projets BiodivERsA 2012-13.

Merci à l'École Doctorale du Pacifique pour son travail dans l'accompagnement et l'encadrement du doctorant, merci également de m'avoir permis de participer à un grand congrès international, l'International Congress of Entomology en Septembre 2016 à Orlando aux USA.

Je tiens à remercier en particulier Hervé Jourdan. J'ai rencontré Hervé pour la première fois durant ma Licence à l'Université de la Nouvelle-Calédonie. Je cherchais alors à en savoir plus sur le métier de « chercheur » et notre entrevue m'avait convaincue de poursuivre dans cette voie. J'ai recroisé Hervé lors de mon stage de Master 1 au sein de l'IMBE et encadré par Eric Vidal. Hervé m'avait alors dit de lui faire signe si l'envie de faire une thèse persistait, chose que j'ai faite. Hervé m'a rapidement proposé un sujet très intéressant sur lequel nous avons pu échanger plusieurs fois autour d'un verre à Rennes. C'est grâce à Hervé que cette thèse a pu voir le jour. Merci de m'avoir fait confiance, de m'avoir offert cette opportunité et de m'avoir suivie jusqu'au bout. Merci également pour nos nombreux échanges au patio qui m'ont permis d'y voir plus clair dans ce travail et de prendre petit à petit de la hauteur. Merci d'avoir relu tous mes écrits, que ce soit cette thèse ou encore pour des présentations dans des congrès internationaux. Merci surtout de m'avoir permis d'y participer. Merci de m'avoir poussée à faire tant de choses. Enfin, merci pour ton encadrement sans lequel cette thèse n'aurait pas abouti.

Je souhaite ensuite remercier Erick Provost qui malgré la distance et ne me connaissant pas, a accepté de diriger cette thèse. Merci pour ton aide pour certaines réflexions, tes nombreux avis sur les expériences et tes corrections sur cette thèse.

Un grand merci à Eric Vidal qui m'a permis de mettre un premier pied dans l'équipe en 2012 lors de mon stage sur la naïveté de lézards endémiques dans le cadre de la thèse d'Agathe Gérard. Je garderai toujours un excellent souvenir de ce stage et de ton encadrement. J'ai par la suite pu constater que tu étais un très bon directeur de labo sachant gérer les aspects scientifiques mais également les relations humaines. Merci de m'avoir plusieurs fois écoutée, entendue, rassurée et avisée.

Un grand merci à toute l'équipe de l'IMBE en commençant par Fred qui m'a plus d'une fois accompagnée sur le terrain à la recherche de graines et de parcelles adéquates pour mes manip. Merci également pour toutes les graines que tu m'as rapportées suite à d'autres missions, merci pour tes tableaux et toutes les informations que tu as pu me donner sur les végétaux. Merci pour ton énorme soutien durant les derniers mois. Merci pour tes vanes incessantes qui ont mis l'ambiance, même quand nous étions dans le pétrain....et surtout....MERCI pour ce fameux rougail saucisse cette nuit où nous nous étions tous perdus dans la forêt, avec des GPS défaillant, sous la pluie...

Merci à tous mes colloqs de bureau, mes « copains de galère » :

En premier lieu Agathe, qui m'a elle aussi donné l'envie de poursuivre en thèse au moment de mon stage avec elle. Merci pour les petits repas dans ton studio, les bêtises avec Laure (le coup des glaçons chez ton voisin...). Merci d'avoir également accepté d'être ma témoin lors de mon mariage, ce fût un immense bonheur que tu acceptes de tenir ce rôle je suis heureuse d'avoir pu vivre ça avec toi.

Puis Djé, pour toutes nos discussions, ton oreille attentive et ton soutien, surtout sur la fin de la thèse. Djé est un peu le psy de tout le monde, il apaise les tensions et fait relativiser. Merci pour ton aide sur des tests stat, merci surtout pour tes relectures et tes corrections toujours très pertinentes. Merci aussi pour ces fameuses soirées dans ton studio dont tout le monde a entendu parler un jour...

Quiterie, pour tous ces petits moments de partage autour d'une tasse de café, de thé, d'un petit carré de chocolat, pour ces soirées chez toi, pour ton aide sur les GLM, pour tous les échanges qu'on a pu avoir. On peut dire je pense que nos débuts ont été un peu « houleux » mais je suis heureuse d'avoir appris à te connaître avec le temps, tu es une belle personne et je te souhaite sincèrement tout le bonheur du monde dans ta vie professionnelle et privée

Pauline, pour toutes nos discussions, ton aide également, les petits repas ensemble, les soirées, tous ces moments agréables passés ensemble, ces tasses de café et de thé. Pour ces derniers mois passés ensemble dans ce bureau, on y formait un joli binôme, j'ai vraiment apprécié ce moment privilégié avec toi. Je te souhaite tout le courage nécessaire pour la fin de ta thèse mais je sais que tu gères et que tout se passera à merveille pour toi. Je te souhaite d'avance un beau parcours dans le monde de la recherche !

Malik, tout fraîchement arrivé dans notre bureau mais qui m'a plus d'une fois aidée sur R mais aussi pour imprimer mes papiers à l'IRD ^^ je te souhaite une belle thèse !

A huge thank to Carol qui m'a ENORMEMENT aidée pendant les derniers mois pour la rédaction et la soumission des deux articles de cette thèse. Merci pour ta rapidité et ton efficacité et merci pour toutes ces discussions intéressantes qui m'ont faites évoluer ainsi que ma thèse.

Un grand merci à tous mes petits stagiaires qui m'ont apporté leur précieuse aide et sans qui ce travail n'aurait pas pu être réalisé : Julie Mattei, Louis Decaix, Mathieu Mativet, Mathilde Meheut, Sarah Dupuy, Tatiana Tchong-Fat, Alexandre Di Tomasso, Léa Peresson, Anne-Sophie Millot, Sophia Ighiouer et Inès Gayral.

Et merci à tous les autres membres partis ou encore présents : Edouard, Hélène, Yves, Oriana, Jean-Yves, Karen, Sylvain...et tant d'autres !

Merci à Martin de m'avoir aidée durant de longues heures avec mes tests statistiques. Merci à sa chère et tendre Nono pour toutes nos discussions sur la thèse, les manip', son aide sur le terrain pour faire des heures et des heures d'allers-retours en plein cagnard.

Merci à Céline, notamment pour cette séance de sophrologie qui m'a fait un bien fou. Merci pour toutes les affaires de Nahia qui nous ont beaucoup aidées. Evidemment je pense à toi chaque fois que les petits les utilisent.

Merci à Chloé pour ces moments agréables passés en sa compagnie. Chloé a la faculté de vous redonner le sourire en quelques minutes, c'est un rayon de soleil à elle seule. Je te souhaite de finir ta thèse dans les meilleures conditions, et même si ces derniers mois ont été un peu calmes avec ton départ des studios de l'IRD, j'espère entendre parler de toi encore longtemps ;) )

Merci à Stéphane McCoy de m'avoir ouvert les portes de la carpothèque de la pépinière de Vale dans laquelle j'ai pu trouver des informations sur mes graines d'intérêt. Merci de ta participation au comité de thèse et tes avis.

Merci aux bota de notre couloir en particulier Vanessa Héquet, Sandrine Isnard, Philippe Birnbaum, Thomas Ibanez, Robin Pouteau pour leur aide, leur partage d'informations et leurs avis sur mes expériences et mes résultats.

Merci aussi à Jacqueline qui m'a ouvert les portes de l'Herbier de l'IRD, une vraie mine d'informations pour moi qui m'a beaucoup aidée pour la rédaction de mon chapitre sur les espèces candidates à la myrmécochorie en Nouvelle-Calédonie.

Merci à Bruno Fogliani et Yawiya Ititiati pour le partage de données sur les traits de graines myrmécochores et pour les réunions autour de cette question qu'est la dispersion des graines par les fourmis.

Merci à Thierry Dutoit, Olivier Blight et Arne Saatkamp pour leur participation à mon comité de thèse, leurs avis, leur aide, leurs suggestions et la relecture et corrections d'article.

Je gardais le meilleur pour la fin...

Un grand merci à la tribu de Tiendanite, pour nous avoir accueillis quelques mois dans une superbe ambiance et quand j'avais besoin de prendre un peu de recul. Merci surtout aux nounous Lenka et Pauline mais aussi Davina, Tatiana, Marie-Jeanne, Alida, Marie-Denise, Nono, Lolo, Bernard pour avoir pris soin des petits lorsque je rédigeais mon manuscrit. Merci de nous avoir ouvert vos bras, de nous avoir acceptés comme des membres de votre famille. J'ai laissé une part de moi en quittant la tribu. J'espère sincèrement qu'un jour nous reviendrons passer un bout de notre vie avec vous et que les petits retourneront se baigner dans la rivière et apprendront de nouveaux mots en langue.

Merci à ma belle-maman Isabelle, d'avoir plusieurs fois pris soin des petits pour me permettre de me dégager du temps pour travailler ou me reposer, m'apporter un petit repas les soirs où j'étais seule avec les jumeaux et n'avais pas pu me faire à manger. Egalement pour son soutien moral, financier, logistique et son aide pour trouver des bons plans. Merci de m'avoir remplacée durant une nuit à l'hôpital pour que je puisse récupérer un peu ☺

Merci à mon beau-frère Antoine et ma belle-sœur Julie pour leur bienveillance, leur aide, leur super cadeau de Noël qui m'a permis de recharger les batteries, leur aide pour nos déménagements, leur amour pour leurs neveu et nièce. Merci d'être là pour moi, pour nous dès que nous en avons besoin.

Merci à mon mari Nicolas Le Yannou de m'avoir supportée pendant cette thèse, j'ai conscience d'avoir été pénible plus d'une fois, et je te remercie d'avoir bien souvent préféré éviter les conflits. Merci de m'avoir soutenue et encouragée, d'avoir assuré quand il le fallait et d'avoir fait vivre notre petite famille pendant les derniers mois. Merci d'avoir construit cette belle famille avec moi, merci de m'aimer chaque jour, merci de former cette belle équipe avec moi.

Merci à mes enfants Hyéwé et Tao, mes « jumeaux-gémeaux », d'être venus embellir ma vie durant ma troisième année de thèse et de m'apporter autant d'amour et de joie chaque jour. Votre arrivée durant le moment le plus difficile de cette thèse m'a donné l'envie de me battre jusqu'au bout. Heureusement que vous étiez là...

Enfin, je remercie infiniment (le mot est faible) mes parents, Katia et Eric, pour tout ce qu'ils ont fait depuis ma naissance. Merci de m'avoir appris le courage et la persévérance. Merci d'avoir toujours tout mis à ma disposition pour que je puisse réaliser mon rêve d'enfant de devenir « zoologiste » (même si finalement je n'utiliserai peut-être pas d'hélicoptère pour aller étudier les lions dans la savane). Merci d'avoir supporté ma ménagerie dans ma chambre d'enfant même lorsque j'y ramenaient des serpents, des mygales et des grillons qui chantaient toute la nuit...Merci de m'avoir envoyée aux Galápagos à 14 ans, sur les traces de Darwin puis au Togo à 16 ans pour un projet de reforestation. Merci de m'avoir emmenée dans vos valises pour la Nouvelle-Calédonie où tout a fini par se réaliser. Merci pour tous les sacrifices, merci pour votre soutien sans faille qu'il soit moral, logistique ou financier. Merci de m'avoir accueillie chez vous plus d'une fois, de m'avoir préparé des petits plats, de vous être aussi souvent et aussi bien occupés des petits, d'être venus m'aider chez moi quand j'étais seule. Merci d'avoir relu ce manuscrit et d'avoir décelé les dernières petites coquilles. Merci d'être des parents formidables et merci d'être des grands-parents si aimant.

Enfin, merci à tous ceux que j'aurais oublié, chaque personne rencontrée durant ces trois années et quelques et qui m'ont permis d'aller jusqu'au bout. Merci à vous tous.





# Table des matières

<b>CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GENERALE ET PROBLEMATIQUE DE LA THESE .....</b>	<b>6</b>
1. CRISE DE BIODIVERSITE ACTUELLE .....	6
2. INVASIONS BIOLOGIQUES .....	11
a. <i>Définition</i> .....	11
b. <i>Processus des invasions biologiques</i> .....	11
c. <i>Caractéristiques des espèces invasives</i> .....	13
d. <i>Facteurs de sensibilité des écosystèmes aux invasions biologiques</i> .....	14
e. <i>Impacts des espèces invasives</i> .....	14
i. Des impacts négatifs.....	15
ii. ...et parfois des effets positifs.....	18
iii. ...mais souvent dans un contexte d'invasions multiples .....	19
f. <i>Les invasions biologiques en système insulaire</i> .....	20
3. LES FOURMIS.....	21
a. <i>Diversité et biogéographie</i> .....	21
b. <i>Un groupe important au sein des écosystèmes</i> .....	22
c. <i>Les fourmis invasives</i> .....	22
4. LA DISPERSION DES GRAINES.....	24
a. <i>Généralités</i> .....	24
b. <i>La dispersion des graines par les fourmis</i> .....	27
5. LA MYRMECOCHORIE .....	28
a. <i>Description</i> .....	28
b. <i>Origine morphologique de l'élaïosome et composition</i> .....	30
c. <i>Répartition géographique</i> .....	31
d. <i>Avantages sélectifs de la myrmécochorie</i> .....	33
e. <i>Fourmis invasives et myrmécochorie</i> .....	35
6. CONTEXTE NEO-CALEDONIEN.....	36
a. <i>Situation géographique et description</i> .....	36
b. <i>Une biodiversité exceptionnelle</i> .....	38
c. <i>Géologie de Nouvelle-Calédonie</i> .....	39
d. <i>Formations végétales sur substrats ultramafiques</i> .....	40
e. <i>La zoochorie en Nouvelle-Calédonie</i> .....	43
f. <i>Les invasions biologiques en Nouvelle-Calédonie</i> .....	44
g. <i>Les fourmis invasives en Nouvelle-Calédonie</i> .....	45
7. PROBLEMATIQUE .....	46
8. HYPOTHESES ET ORGANISATION DE LA THESE .....	48
<b>CHAPITRE 2: ETAT DES LIEUX DE LA MYRMECOCHORIE EN NOUVELLE-CALEDONIE .....</b>	<b>51</b>
1. INTRODUCTION.....	51
2. MATERIEL ET METHODE.....	52
3. RESULTATS .....	53
a. <i>Espèces végétales candidates à la myrmécochorie</i> .....	53
i. <i>Espèces natives et endémiques de Nouvelle-Calédonie</i> .....	53
ii. <i>Flore introduite en Nouvelle-Calédonie</i> .....	57
b. <i>Fourmis candidates à la dispersion des graines en Nouvelle-Calédonie</i> .....	58
4. DISCUSSION .....	61
<b>CHAPITRE 3: LES COMMUNAUTES DE FORMICIDAE AU COURS DES SUCCESSIONS VEGETALES .....</b>	<b>67</b>
1. RESUME .....	68

2.	ABSTRACT.....	69
3.	INTRODUCTION.....	70
4.	MATERIALS AND METHODS .....	71
	<i>a. Study site</i> .....	71
	<i>b. Distribution of sampling plots</i> .....	72
	<i>c. Biotic and abiotic characterization of the studied sites</i> .....	73
	<i>d. Biological models of study</i> .....	74
	<i>e. Determination of myrmecofauna</i> .....	74
	i. Functional groups.....	74
	ii. Biogeographic status of the different ant taxa: introduced vs. native .....	75
	<i>f. Sampling methods</i> .....	76
	i. Barber traps .....	76
	ii. Baits.....	76
	<i>g. Statistical methods</i> .....	77
5.	RESULTS.....	79
	<i>a. Characterization of the studied sites habitats</i> .....	79
	<i>b. Descriptive analyzes of ant communities</i> .....	81
	<i>c. Characterization of the ant communities of the different studied sites</i> .....	82
	i. Spatial autocorrelation.....	82
	ii. Grouping of sites according to the specific composition of ant communities .....	82
	iii. Specific richness of myrmecofauna.....	84
	iv. Myrmecofauna abundance .....	86
	v. Myrmecofauna diversity .....	86
6.	DISCUSSION .....	88

#### **CHAPITRE 4: COMPARAISON DE LA DISPERSION DES GRAINES PAR LES FOURMIS NATIVES ET INVASIVES**

#### **SOLENOPSIS GEMINATA ET WASMANNIA AUROPUNCTATA EN MAQUIS MINIER ET EN LISIERE DE FORET ..... 92**

1.	RESUME.....	93
2.	ABSTRACT.....	94
3.	INTRODUCTION.....	95
4.	MATERIALS AND METHODS .....	98
	<i>a. Study sites</i> .....	98
	<i>b. Seed preference evaluation</i> .....	99
	<i>c. Seed dispersal evaluation</i> .....	101
5.	RESULTS.....	102
	<i>a. Seed preference</i> .....	102
	<i>b. Ant seed dispersal</i> .....	103
	<i>c. Forest edges</i> .....	106
6.	DISCUSSION .....	109
7.	DEVENIR DES GRAINES DANS LES NIDS DE <i>SOLENOPSIS GEMINATA</i> .....	113
	<i>a. Introduction</i> .....	113
	<i>b. Matériel et Méthode</i> .....	114
	i. Devenir des graines .....	114
	ii. Germination .....	117
	<i>c. Résultats</i> .....	118
	i. Expérience avec nourriture <i>ad libitum</i> .....	118
	ii. Expérience après famine .....	118
	iii. Germination en fonction de la profondeur d'enfouissement .....	119
	iv. Germination en fonction du traitement.....	120
	<i>d. Discussion</i> .....	120

**CHAPITRE 5 : COMPARAISON DE LA DISPERSION DES GRAINES D'UNE ESPECE MYRMECOCHORE PAR LES FOURMIS NATIVES ET LA FOURMI INVASIVE WASMANNIA AUROPUNCTATA EN MAQUIS PARAFORESTIER .....123**

1.	RESUME.....	124
2.	ABSTRACT.....	125
3.	INTRODUCTION.....	126
4.	MATERIALS AND METHODS .....	128
a.	<i>Study area, study sites, and sampling design</i> .....	128
b.	<i>Ant community characterisation</i> .....	128
c.	<i>Seeds selected as a model for dispersal: Acacia spirorbis</i> .....	129
d.	<i>Seed dispersal experiment</i> .....	129
e.	<i>Seed consumption by the cricket Bullita obscura (Nemobiinae)</i> .....	129
f.	<i>Data analyses</i> .....	130
5.	RESULTS.....	130
a.	<i>Ant communities in uninvaded versus invaded forest</i> .....	130
b.	<i>Seed dispersal in uninvaded versus invaded forest</i> .....	131
c.	<i>Seed fate</i> .....	132
d.	<i>Seed consumption by the cricket Bullita obscura and germination of seeds</i> .....	134
6.	DISCUSSION .....	135

**CHAPITRE 6 : DISCUSSION ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE .....139**

1.	ZOOCHORIE : APPROFONDISSEMENT DES CONNAISSANCES SUR LES PHENOMENES DE DISPERSION DE GRAINES PAR LES ANIMAUX EN NOUVELLE-CALEDONIE .....	139
a.	<i>La myrmécochorie, une zoochorie bien représentée en Nouvelle-Calédonie ?</i> .....	139
b.	<i>Dissémination des graines la macrofaune terrestre de grillons (Orthoptères, Ensifères) : un reflet des dysharmonies de peuplement de l'archipel?</i> .....	142
2.	LES FOURMIS INVASIVES ET LA DISPERSION DES GRAINES MYRMECOCHORES EN NOUVELLE-CALEDONIE.....	143
a.	<i>Une capacité de dispersion contrastées entre Wasmannia auropunctata et Solenopsis geminata</i> .....	143
b.	<i>Impacts potentiels de la dispersion des graines d'Acacia spirorbis et Lepidosperma perteres par Solenopsis geminata</i> .....	146
3.	LE MAQUIS MINIER SIEGE DE NEO-ASSEMBLAGES POUR LES COMMUNAUTES DE FOURMIS ? .....	147
4.	PERSPECTIVES DE RECHERCHE .....	151
a.	<i>L'ordre d'arrivée des espèces peut-il bloquer des fonctions comme la dispersion de graines ?</i> .....	153
b.	<i>La succession des grillons a-t-elle un lien avec les successions végétales ?</i> .....	154
c.	<i>Pourrait-on faire de l'ingénierie écologique avec une fourmi introduite ?</i> .....	155
d.	<i>Conclusion</i> .....	156

<b>REFERENCES .....</b>	<b>158</b>
<b>ANNEXE 1. LISTE DES ESPECES VEGETALES NEO-CALEDONIENNES CANDIDATES A LA MYRMECOCHORIE POUR LESQUELLES LA PRESENCE D'UNE STRUCTURE TYPE « ELAÏOSOME » A ETE CONFIRMEE.....</b>	<b>185</b>
<b>ANNEXE 2. LISTE DES ESPECES VEGETALES NEO-CALEDONIENNES CANDIDATES A LA MYRMECOCHORIE POUR LESQUELLES LA PRESENCE D'UNE STRUCTURE TYPE « ELAÏOSOME » EST FORTEMENT PROBABLE DU FAIT D'INFORMATIONS PARTIELLES.....</b>	<b>188</b>
<b>ANNEXE 3. LISTE DES ESPECES VEGETALES NEO-CALEDONIENNES DONT LE GENRE EST CONNU AILLEURS DANS LE MONDE POUR PRODUIRE DES ESPECES MYRMECOCHORES MAIS DONT LA PRESENCE D'UNE STRUCTURE TYPE « ELAÏOSOME » N'A PAS PU ETRE VERIFIEE.....</b>	<b>190</b>
<b>ANNEXE 4. LISTE DES ESPECES VEGETALES INTRODUITES EN NOUVELLE-CALEDONIE DONT LE GENRE EST CONNU AILLEURS DANS LE MONDE POUR PRODUIRE DES ESPECES MYRMECOCHORES.</b>	<b>196</b>
<b>ANNEXE 5. FOURMIS CANDIDATES A LA DISPERSION DES GRAINES EN NOUVELLE-CALEDONIE. ...</b>	<b>200</b>



# Chapitre 1 : Introduction générale et problématique de la thèse

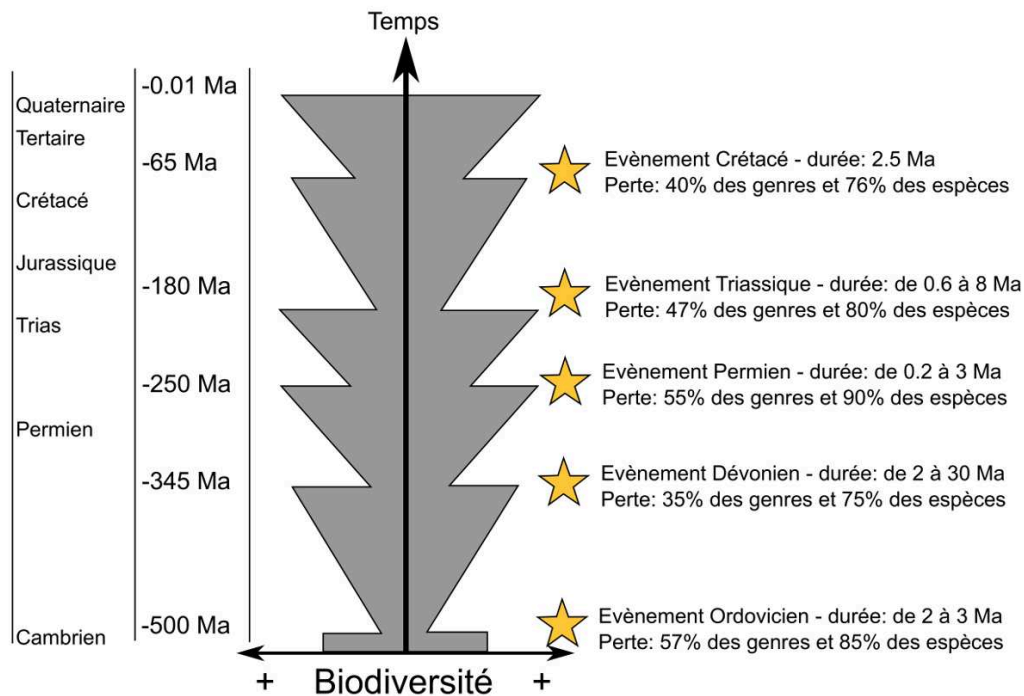
---

## 1. Crise de biodiversité actuelle

La notion de biodiversité est apparue dans la littérature en 1988 dans un texte d'E.O. Wilson. Ce terme, synonyme de diversité biologique, désigne la richesse du vivant à tous ces niveaux d'organisation (depuis la cellule jusqu'aux écosystèmes et aux interactions entretenues). Il s'est depuis lors popularisé au point de devenir un concept central des enjeux de conservation du vivant pour les sociétés humaines face aux destructions qu'elles engendrent. Depuis de nombreuses années, cette richesse du vivant est l'objet de débats quant aux nombres d'espèces totales présentes sur Terre. Les estimations les plus récentes varient entre 5 et 11 millions d'espèces, avec une tendance plus proche de 9 millions d'espèces (Mora *et al.*, 2011; Costello *et al.*, 2013; Caley *et al.*, 2014; Pimm *et al.*, 2014). Actuellement, 1,9 million d'espèces sont décrites (Pimm *et al.*, 2014).

Tout comme la spéciation, les extinctions d'espèces sont des phénomènes naturels moteurs de l'évolution du vivant. D'ailleurs, Kunin et Gaston (2012) estiment que près de 99% des espèces ayant un jour vécu sur terre ont disparu. Ainsi, l'étude des archives fossiles nous montre que la durée de vie est de l'ordre de 1 à 10 millions d'années (De Vos *et al.*, 2015). Plus particulièrement, chez les invertébrés, elle est de l'ordre de 5 à 10 millions d'années (Lindenmayer et Burgman, 2005). Pour évaluer le rythme d'extinction des espèces, les scientifiques utilisent une valeur métrique : l'extinction d'espèces par million d'année (E/ MSY). Le rythme naturel a été estimé de différentes façons par plusieurs auteurs. Par exemple, Pimm *et al.*, (1995) ont initialement évalué ce taux à 1 E / MSY pour les vertébrés terrestres en fonction des données fossiles; Barnosky *et al.*, (2011) ont suggéré une valeur de 1.8 E / MSY pour les mammifères et Ceballos *et al.*, (2015) l'ont arrondie à 2.0 E / MSY; en revanche, un taux beaucoup plus faible de 0,1 E / MSY a été donné par De Vos *et al.*, (2015).

Cependant, ce rythme d'extinction n'est pas régulier au cours du temps et des phénomènes ponctuels de l'histoire de la terre ont produit des moments de plus fortes pressions sur le vivant qui ont poussé à l'extinction de grandes quantités d'organismes vivants. Ainsi, au cours des temps géologiques, la biodiversité a subi 5 grandes crises d'extinction et leurs taux ont crû jusque 10 E/MSY (Barnosky *et al.*, 2011). Ces crises ont eu lieu à la fin de l'Ordovicien, puis du Dévonien, du Permien, au Trias et à la fin du Crétacé (McCallum, 2015) (Figure 1).



**Figure 1. Illustration des cinq crises d'extinction au cours des temps géologiques (modifié de Barnosky *et al.*, 2011).**

Aujourd'hui, la plupart des scientifiques s'accordent à dire que la biodiversité subit une 6<sup>ème</sup> crise d'extinction et la décrivent comme la plus importante et la plus dramatique de l'Histoire (Dirzo *et al.*, 2014; Régnier *et al.*, 2015). En effet, les écosystèmes et les espèces sont confrontés à un changement global rapide et de grande ampleur, qui engendre un taux d'extinction accéléré par rapport aux précédentes crises.

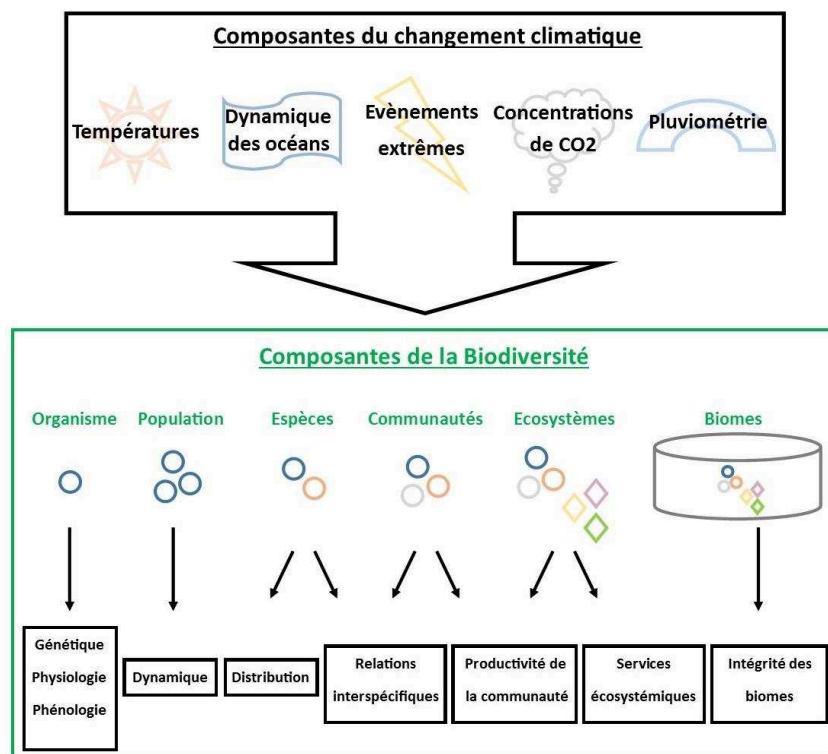
Ainsi, les taux actuels d'extinction d'espèces seraient environ 1000 à 10 000 fois plus importants que les taux naturels selon les groupes d'animaux considérés et les paramètres des modèles (Pereira *et al.*, 2010; De Vos *et al.*, 2015). Il est également plausible de penser que les extinctions les plus récentes restent non détectées et que l'ampleur de la crise est plus grande qu'estimée (Ceballos *et al.*, 2010; Mendenhall *et al.*, 2012).

On associe aujourd'hui cette 6<sup>ème</sup> crise d'extinction à l'entrée de la planète dans une nouvelle ère géologique, qualifiée d'«Anthropocène» (Smith et Zeder, 2013; Ceballos *et al.*, 2017). Cette nouvelle ère est le reflet de l'emprise de l'Homme sur la planète et son évolution. Il y a encore débat sur l'entrée dans cette ère (avec l'entrée dans l'ère industrielle avec l'empreinte du carbone utilisé par l'homme) ou plus anciennement avec la mise en place de l'agriculture et la sédentarisation des populations humaines (Pimm *et al.*, 2014). Cependant, il est aujourd'hui reconnu que l'origine de cette crise est liée aux activités anthropiques (Barnosky *et al.*, 2011) et qu'elle est associée à un changement global (en particulier climatique). Ce changement global inclut des changements dans une large gamme de phénomènes à l'échelle mondiale: la transformation de la couverture du sol, l'urbanisation, la mondialisation des échanges et des flux associés, la composition atmosphérique (rejets de gaz à effets de serre et polluants), les cycles de l'azote et du carbone, le climat, les populations, l'économie, l'utilisation des ressources, l'énergie, les transports, les communications mais également la diversité biologique (Steffen *et al.*, 2011).

Au sujet des facteurs de cette crise, E. O. Wilson a promu un acronyme destiné à illustrer les menaces majeures que font peser les Hommes sur la biodiversité de la planète H.I.P.P.O (**H**abitat Loss, **I**nvasive Species, **P**ollution, **H**uman **P**opulation and **O**verharvesting) : Perte d'habitats et leur morcellement, espèces envahissantes, pollution, population humaine et surexploitation des ressources alimentaires. Mais pour de nombreux auteurs, tous ces facteurs ont une origine commune: la démographie exponentielle de la population humaine (Vitousek *et al.*, 1997; McKee *et al.*, 2004; Steffen *et al.*, 2011). Au travers de sa croissance démographique l'Homme amplifie son empreinte et son emprise sur la planète. Ses activités modifient la nature et la répartition des habitats (fragmentation) et des ressources associées via leur exploitation, qui accentue l'urbanisation, la déforestation ou encore les pollutions (Newbold *et al.*, 2015).

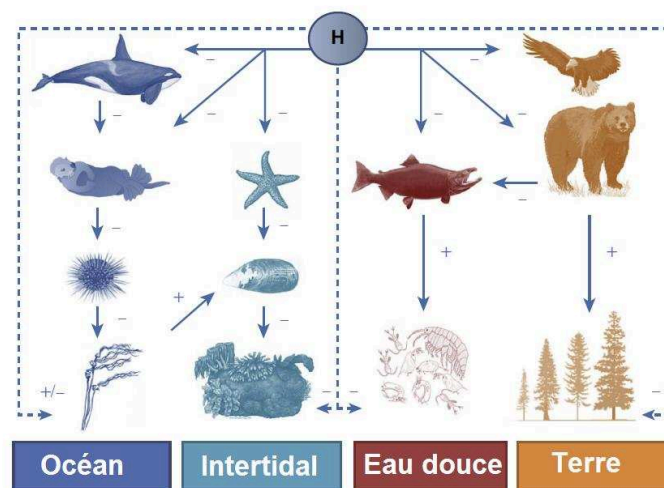


Ceci alimente également le moteur du changement climatique qui entraîne par exemple une hausse des températures, la montée du niveau de la mer ou l'augmentation de la fréquence d'évènements extrêmes tels que sécheresses, inondations ou tempêtes. Enfin, avec le développement des échanges commerciaux et touristiques à l'échelle mondiale, l'Homme est responsable des invasions biologiques (Lenda *et al.*, 2014; Gotzek *et al.*, 2015). Malheureusement, il existe aussi des synergies entre les différents facteurs du changement global qui peuvent accélérer les processus d'extinctions et de raréfaction d'espèces (Bellard *et al.*, 2012, 2014, 2016a). Il existe par exemple de nombreuses interactions entre les phénomènes issus du changement climatique et les composantes de la biodiversité (Figure 2). Ainsi, les différentes conséquences possibles du changement climatique peuvent s'exprimer à tous les niveaux d'organisation du vivant, depuis les gènes jusqu'aux biomes (Bellard *et al.*, 2012).



**Figure 2. Conséquences possibles du changement climatique sur les différents niveaux d'organisation du vivant (modifié de Bellard *et al.*, 2012).**

La perte d'espèces est le marqueur le plus explicite de cette crise et par conséquent le plus illustré (Ceballos *et al.*, 2010; Mendenhall *et al.*, 2012; Costello *et al.*, 2013; Dirzo *et al.*, 2014; Pimm *et al.*, 2014; Ceballos *et al.*, 2015; McCallum, 2015). De plus, au-delà de la perte quantitative de biodiversité, il existe une autre dimension, souvent oublié, qui est l'extinction des fonctions écosystémiques (pollinisation, dispersion de graines, remobilisation de la matière organique...) associées aux espèces présentes et leurs interactions biotiques (Kaiser-Bunbury *et al.*, 2010; Thompson *et al.*, 2012; Boyer et Jetz, 2014; Valiente-Banuet *et al.*, 2015). Pour illustrer ce point, nous nous appuyerons sur les travaux de Worm et Paine (2016) dans le Pacifique Nord-Ouest. Ces auteurs identifient l'Homme comme une espèce clé de voûte supérieure car il impacte les chaînes d'interactions via la surexploitation des carnivores supérieurs eux-mêmes espèces clé de voûte pour les écosystèmes océaniques et forestiers. Les chaînes d'interactions incluent à la fois les effets trophiques liés à l'exploitation et la consommation directes, ainsi que les effets non trophiques comme l'altération et la pollution de l'habitat, la concurrence et la facilitation ou le changement de comportement. Ainsi, dans le Pacifique Nord-Ouest, l'exploitation directe des saumons et loutres, les effets de la pêche sur la prédation des orques, les effets du changement climatique sur les étoiles de mer, les effets des polluants sur les oiseaux prédateurs et les impacts de la chasse sur les grands prédateurs ont également des conséquences (positives et négatives) sur les autres espèces et habitats qui en dépendent (Figure 3).



**Figure 3. Impacts de l'Homme sur les chaînes d'interactions dans le Pacifique Nord-Ouest. Les flèches pleines représentent les impacts directs, les flèches en tirets les impacts indirects, les signes « + » les impacts positifs, les signes « - » les impacts négatifs (modifié de Worm et Paine, 2016).**

## 2. Invasions biologiques

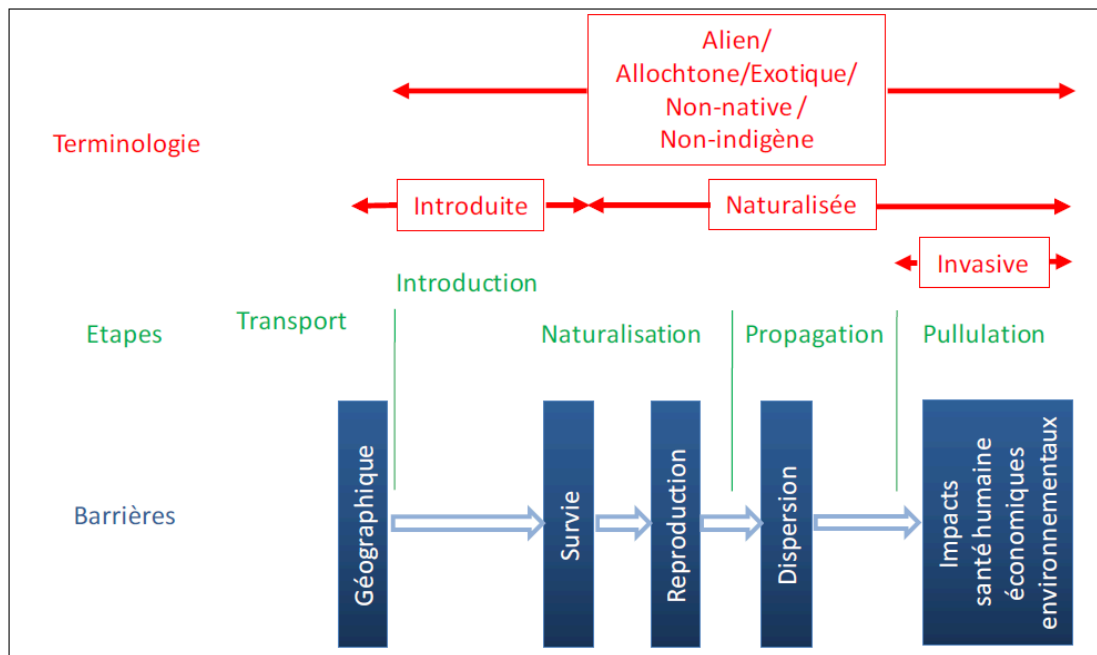
### a. Définition

Une invasion biologique correspond au déplacement d'une espèce en dehors de son aire de répartition d'origine, son installation dans un nouvel environnement, son maintien et sa propagation avec des impacts potentiellement négatifs sur les équilibres écologiques des écosystèmes, et les services écosystémiques associés pouvant bénéficier aux sociétés humaines (Elton, 1958; IUCN, 2000).

### b. Processus des invasions biologiques

Ce phénomène des invasions biologiques existe déjà à l'état naturel et c'est ainsi que des espèces issues de continents ont pu coloniser des îles en franchissant des barrières biogéographiques naturelles. Ce type d'invasion dépend de la capacité de dispersion des espèces et l'échelle de temps pour ces invasions qui peut s'étaler sur plusieurs années. Après une invasion naturelle, il y a une phase de latence qui peut aller de plusieurs décennies à plusieurs siècles avant une phase exponentielle de sa propagation. Mais à l'heure actuelle, les invasions biologiques sont beaucoup plus fréquentes, plus rapides, concernent plus d'espèces, sont responsables de changements rapides au sein des communautés indigènes (Mack *et al.*, 2000; Bellard *et al.*, 2016a, 2016b) et sont essentiellement liées au développement des transports de l'Homme qui, via ses échanges commerciaux et touristiques (Lenzen *et al.*, 2012), modifie les patrons de distribution des espèces au point que certains parlent de « biogéographie de l'anthropocène » (Hulme, 2009; Helmus *et al.*, 2014; Bertelsmeier *et al.*, 2017). Ce phénomène continue de progresser et de s'intensifier à l'échelle mondiale malgré les efforts passés et présents pour atténuer les invasions (Seebens *et al.*, 2017).

L'origine de ces introductions peut être volontaire, comme c'est le cas en agriculture et en élevage (Mack *et al.*, 2000) ou involontaire comme pour les espèces transportées avec les eaux de ballast (Bax *et al.*, 2003; Leidenberger *et al.*, 2015). Néanmoins, toute espèce transportée de son aire de répartition naturelle et introduite dans une nouvelle zone peut devenir une espèce envahissante. Du fait de ces invasions biologiques, la planète fait face à une homogénéisation biologique (Hulme, 2009). Le processus qui amène une espèce introduite à devenir invasive a été décrit par Blackburn *et al.*, (2011) (Figure 4).



**Figure 4. Schéma du processus d'invasion biologique avec sa terminologie, ses étapes et les filtres à franchir (modifié de Blackburn *et al.*, 2011).**

D'après ces auteurs, une invasion biologique implique l'introduction d'une espèce allochtone (=exotique=non-native=non-indigène) dans un nouvel environnement, son installation puis son maintien et sa pullulation accompagnées de tous ses impacts sur les espèces autochtones (=natives=indigènes), l'équilibre écologique et les fonctions écosystémiques. Au moment de l'arrivée de l'espèce exotique dans un nouvel écosystème, deux éléments contribuent au succès de l'invasion : les caractéristiques intrinsèques à l'envahisseur plutôt liées aux caractéristiques de l'envahisseur et les caractéristiques de l'écosystème envahi.

### **c. Caractéristiques des espèces invasives**

Les caractéristiques intrinsèques à l'envahisseur sont multiples : des préférences en matière d'habitat et/ou de régime alimentaire larges, de larges tolérances physiologiques dans diverses conditions environnementales, des périodes intergénérationnelles relativement courtes, une abondance sur de grandes portions de leur aire de répartition native, un haut degré de variabilité génétique, également la capacité d'agir comme une espèce pionnière (parmi les premiers à occuper les niches écologiques disponibles et à établir des populations «fondatrices»), une fécondité élevée qui peut donner naissance à une population suffisamment importante pour s'établir dans son nouvel environnement. Il existe ainsi des différences nettes entre les espèces invasives et les espèces non-invasives dans leurs traits d'histoire de vie qui permettent aux espèces invasives d'être plus performantes (Kleunen *et al.*, 2010). De cette manière, ces espèces sont plutôt de stratégie r que de stratégie K. Une autre composante vient accentuer la capacité à devenir une espèce invasive : l'adaptation aux habitats altérés par l'Homme. C'est ce que Hufbauer *et al.*, (2012) qualifient de scénario « d'adaptation à l'invasion anthropologiquement induite » : les populations adaptées à ces types d'habitats dans leur aire naturelle sont susceptibles d'augmenter en abondance dans les zones fréquentées par l'Homme et associées aux transports humains. Ce mécanisme augmente la probabilité de transport vers une nouvelle zone géographique. Etant donné que les habitats sont modifiés par les humains à travers le monde (homogénéisation globale de l'environnement) (Tilman *et al.*, 2001; Olden *et al.*, 2004), les propagules provenant de populations adaptées aux habitats altérés par l'Homme dans la zone indigène peuvent se comporter de la même façon dans une zone d'introduction également altérée par l'Homme. Enfin, la taille de la population humaine détermine très probablement le nombre d'espèces exotiques qui colonisent de nouveaux milieux, notamment dans les îles (Blackburn *et al.*, 2016).

#### **d. Facteurs de sensibilité des écosystèmes aux invasions biologiques**

L'existence de niches vacantes ou peu occupées liées à des disharmonies de peuplements (MacArthur et Wilson, 1967) peut se révéler être une aubaine pour les invasions biologiques et notamment pour les espèces exotiques à stratégie de type r qui sont pionnières, opportunistes et généralistes (Sakai *et al.*, 2001). Cette disponibilité de niche se retrouve dans des écosystèmes ayant une histoire géologique et topographique particulières (isolement des écosystèmes insulaires et de montagnes), ou une courte histoire évolutive (îles volcaniques récentes), ou une histoire climatique particulière (glaciation-déglaciation dans les systèmes nordiques) ou ayant subi une altération par l'Homme.

#### **e. Impacts des espèces invasives**

L'impact écologique des espèces invasives concerne différents niveaux (i.e. gènes, espèces, habitat, écosystème) à travers tout un panel de processus et avoir des effets sur l'ensemble de l'écosystème (Simberloff, 2011; Riginos *et al.*, 2014). Ces effets peuvent se produire à différentes échelles spatiales du microhabitat au paysage (Ricciardi *et al.*, 2013). Les impacts des invasions ont été catégorisés « positifs » ou « négatifs » selon l'effet sur un écosystème particulier. Mais d'après Simberloff *et al.*, (2013) ces impacts ne peuvent être qualifiés de « positifs » ou « négatifs » qu'en prenant en compte toutes les conséquences de ces introductions. Par exemple, de nombreux cas de populations introduites dans le but de promouvoir la conservation de certaines espèces autochtones (donc impact normalement « positif ») ont eu finalement des effets négatifs sur d'autres espèces (Vitule *et al.*, 2012).

### i. Des impacts négatifs...

Dans le contexte actuel de la crise de biodiversité, les invasions biologiques sont reconnues comme étant responsables de 58% des extinctions d'espèces connues et 31% des extinctions d'espèces dans la nature (Bellard *et al.*, 2016b). Les mécanismes en jeu, directs ou indirects, tels que la prédation, la compétition, l'hybridation ou encore la transmission de parasites ou de maladies, les espèces introduites peuvent affecter négativement la diversité, la richesse, la composition, l'abondance et les interactions spécifique. Parmi ces impacts négatifs, la prédation et la compétition sont les deux principaux facteurs responsables de la raréfaction voire de l'extinction locale ou globale d'espèces autochtones. Ainsi, trente espèces de prédateurs vertébrés invasifs sont impliquées dans l'extinction ou la raréfaction de 738 espèces de vertébrés et 58% des extinctions d'oiseaux, de mammifères et de reptiles (Doherty *et al.*, 2016). Par ailleurs, l'hybridation, en modifiant la composition génétique des espèces peut entraîner leur extinction en faveur d'un nouvel hybride (Vuillaume *et al.*, 2015). La transmission de maladies ou de parasites peuvent également être dévastatrices pour les espèces natives non-immunisées et persister dans l'environnement malgré l'éradication des espèces introduites (Young *et al.*, 2017). Certaines espèces introduites, comme les chats haret ont des effets néfastes sur les espèces natives en combinant différents processus d'impact tels que la prédation, la compétition, l'hybridation, la transmission de maladies, les processus d'altération écologiques et les changements comportementaux (Medina *et al.*, 2014). Du côté des invertébrés, les fourmis invasives sont responsables du déclin local et l'extinction de taxons tels que les arthropodes, les plantes, les oiseaux les squamates et les mammifères (Jourdan, 1997; Jourdan *et al.*, 2001; Holway *et al.*, 2002; Lach *et al.*, 2010; Bertelsmeier *et al.*, 2015).

Les invasions biologiques ont également des impacts négatifs sur la santé humaine et l'économie (Bradshaw *et al.*, 2016; Paini *et al.*, 2016). C'est le cas avec le moustique *Aedes albopictus*, originaire d'Asie du Sud-Est mais présent dans près d'une centaine de pays répartis sur les cinq continents et vecteur de plus d'une trentaine d'arboviroses qui affectent la population humaine dont la fièvre jaune, la dengue et le chikungunya (Kraemer *et al.*, 2015). Il peut également être porteur du parasite responsable de la dirofilariose cardiopulmonaire chez le chien domestique (Juliano *et Lounibos*, 2005). L'invasion par ce moustique a également un impact économique fort du fait de la prise en charge des patients et du coût des activités de prévention et de traitement des gîtes larvaires par les institutions (Bradshaw *et al.*, 2016).

Enfin, les espèces invasives ont des impacts négatifs sur les écosystèmes en affectent leur composition et leur fonctionnement de plusieurs façons : i) de façon directe par la modification des habitats comme c'est le cas pour le lapin *Oryctolagus cuniculus* en Australie, dont la propagation rapide a conduit à la destruction de vastes étendues de végétation, entraînant l'extinction de nombreuses espèces végétales (Eldridge *et al.*, 2006) ou ii) de façon indirecte, en altérant les interactions écologiques naturelles comme c'est le cas pour les interactions mutualistes entre plantes et animaux telles que la pollinisation ou la dispersion des graines, ce qui menace l'intégrité de nombreuses communautés (Traveset et Richardson, 2006, 2014) (Tableau 1). Par exemple, le serpent brun arboricole envahissant sur l'île de Guam est directement responsable de la disparition des oiseaux forestiers natifs de l'île et indirectement responsable d'une forte baisse du recrutement des plantes en raison de la perturbation du mutualisme fruit-frugivore lié à ces oiseaux (Rogers *et al.*, 2017). Du côté des plantes invasives, des effets significatifs peuvent être observés sur la survie du biote envahi, l'activité des animaux natifs, la productivité de la communauté native, la teneur en minéraux et nutriments dans les tissus végétaux et la fréquence et intensité du feu (Pyšek *et al.*, 2012; Vilà *et al.*, 2011). Du côté des communautés, elles peuvent également avoir des effets sur la richesse en espèces, la diversité et les ressources du sol, l'importance des impacts qui ont déterminés par les interactions entre les caractéristiques des espèces et le biome envahi (Pyšek *et al.*, 2012; Vilà *et al.*, 2011).



**Tableau 1. Principaux mécanismes de perturbation des relations mutualistes graine-disséminateur par les espèces invasives (modifié de Traveset et Richardson, 2006).**

Espèces invasives	Action	Perturbations	Impacts
Animales	Disséminent les graines	Compétition avec les disséminateurs natifs	<p><b>Sur les plantes :</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>↳ de l'efficacité de la dispersion des graines</li> <li>↳ des tailles de populations</li> </ul> <p>Changements dans la structure génétique des plantes</p> <p><b>Sur les disséminateurs natifs :</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>↳ de la population</li> </ul>
		Dispersion moins nombreuses que celles des disséminateurs natifs	
		Qualité de dispersion moins bonne que celles des disséminateurs natifs	
		Territorialité	
	Prédatent les plantes ou les graines	↳ des ressources trophiques pour les disséminateurs natifs	<p><b>Sur les plantes :</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>↳ de l'efficacité de dispersion des graines</li> <li>↳ de la population</li> </ul> <p><b>Sur les disséminateurs natifs :</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>↳ de la population</li> </ul>
		Altération des traits phénotypiques des plantes en relation avec la dispersion	
		↳ de la densité des populations de plantes	
	Prédatent les disséminateurs natifs	↳ population des disséminateurs	<p><b>Sur les plantes :</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>↳ de l'efficacité de dispersion des graines</li> <li>↳ de la population</li> </ul> <p><b>Sur les disséminateurs natifs :</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>↳ de la population</li> </ul>
		Prédation sur différents groupes de disséminateurs	
Végétales	Zoochorie	Compétition avec les plantes natives pour la dispersion des graines	<p><b>Sur les plantes :</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>↳ de l'efficacité de dispersion des graines</li> <li>↳ de la population</li> </ul> <p>Changements dans la structure génétique des plantes</p> <p><b>Sur les disséminateurs natifs :</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>↳ de la population</li> </ul> <p>Modification de la communauté de disséminateurs</p>
		Altération de l'abondance et du fourragement des disséminateurs natifs	
		Compétition avec les graines de plantes natives pour la germination	

## ii. ...et parfois des effets positifs...

Dans d'autres cas, cependant, les envahisseurs semblent jouer un rôle positif dans la survie et le maintien de certaines espèces et peuvent améliorer la stabilité de la communauté face aux changements anthropiques (Foster et Robinson, 2007; Kaiser-Bunbury *et al.*, 2010; Gleditsch et Carlo, 2011; Pattemore et Wilcove, 2012). Dans certains contextes, en particulier lorsque les altérations sont fortes, qu'un seuil d'irréversibilité de l'écosystème est atteint et que le niveau de perturbation est trop élevé, les espèces introduites peuvent avoir des impacts positifs tels que la restauration de fonctions écologiques et la conservation des espèces et des écosystèmes (Rodriguez, 2006; Gozlan, 2008; Schlaepfer *et al.*, 2011) par un relais de fonction (Pattemore and Wilcove, 2012). Ces avantages comprennent: l'habitat, la nourriture ou les ressources trophiques pour les espèces natives, la restauration des espèces et écosystèmes natifs, la substitution aux ingénieurs des écosystèmes éteints, et le retour de services écosystémiques (Rodriguez, 2006; Foster *et Robinson*, 2007). Ainsi, elles sont capables de remplir des fonctions analogues aux espèces natives devenues rares ou disparues en rétablissant des mutualismes tels que la dissémination de graines ou la pollinisation, permettant les flux de gènes de plantes natives (Blight, 2010; Griffiths etd Harris, 2010; Kaiser-Bunbury *et al.*, 2010). Par exemple, l'étude de Pattemore et Wilcove (2012) en Nouvelle-Zélande a permis de montrer que deux espèces exotiques, le rat noir (*Rattus rattus*) et le zostérops à dos gris (*Zosterops lateralis*), maintiennent au moins en partie la pollinisation de trois espèces de plantes forestières ayant quasiment perdu tous leurs vertébrés endémiques pollinisateurs. Les auteurs concluent que leur étude permet de montrer que les espèces non indigènes peuvent jouer un rôle important dans le maintien des fonctions de l'écosystème telles que la pollinisation.

Un autre exemple est donné dans l'étude de Gleditsch et Carlo (2011) en Pennsylvanie où le chèvrefeuille, une plante frutière non-indigène et envahissante, se développe. Ils montrent que dans les régions envahies par le chèvrefeuille, le taux de consommation des fruits d'une espèce végétale native (morelle d'Amérique) est 30 % plus élevé que dans les régions sans chèvrefeuille. Parallèlement, ils trouvent trois à quatre fois plus d'oiseaux mangeurs de fruits qu'il y a 30 ans, en particulier dans les paysages anthropisés. Ils concluent que le chèvrefeuille et les communautés d'oiseaux ont fini par former une relation mutualiste diffuse et que le retour de cet écosystème à son état naturel, c'est-à-dire indemne de chèvrefeuille, pourrait nuire à de nombreuses espèces d'oiseaux indigènes qui semblent maintenant compter sur le chèvrefeuille comme source principale de nourriture durant une certaine période de l'année. Ces résultats soulignent la possibilité pour les espèces envahissantes de ramener les fonctions écologiques perdues à cause de l'altération des écosystèmes par l'activité anthropique.

iii. ...mais souvent dans un contexte d'invasions multiples

Dans un contexte de perturbation accru, on se retrouve de plus en plus dans des contextes d'invasions multiples. Les effets facilitateurs entre espèces invasives sont appelés l'« *invasional meltdown* ». Ce terme a été pour la première fois utilisé par Simberloff et Holle en 1999. Il concerne le cumul d'espèces exotiques envahissantes sur un territoire au cours du temps qui conduit à leur rencontre et à des interactions « positives » qui amplifient l'établissement d'espèces nouvellement introduites par des espèces anciennement introduites et établies depuis longtemps. Par un effet en cascade ou « boule de neige », les anciens envahisseurs augmentent alors les probabilités de survie de ceux nouvellement introduits ainsi que l'ampleur de leurs impacts sur les écosystèmes (Green *et al.*, 2011). Par exemple dans la canopée de la forêt aux îles Christmas, l'augmentation des densités de fourmis folles jaunes introduites *Anoplolepis gracilipes*, entraîne une augmentation de la densité des cochenilles introduites *Tachardina aurantiaca* et *Coccus celatus*, ce qui entraîne une croissance des fumagines sur les feuilles des arbres et entraîne la mort des canopées (O'Dowd *et al.*, 2003).

De nombreuses co-invasions sont basées sur des relations mutualistes telles que la pollinisation ou la dispersion de graines (Traveset et Richardson, 2014). Ceci pousse aujourd'hui les scientifiques à aller au-delà de l'étude de ces interactions mutualistes, vers une approche de réseaux englobant des communautés entières. Ce type d'approche permet d'évaluer la façon dont les nouvelles espèces sont intégrées dans la communauté et comment la communauté répond. De nouvelles fonctions écosystémiques et de nouvelles conditions environnementales peuvent alors émerger et d'autres disparaître et un néo-écosystème se crée, accompagné de propriétés émergentes (Kuebbing *et al.*, 2014; Forsyth *et al.*, 2015) dans lequel les services écosystémiques sont altérés (Mascaro *et al.*, 2012). Ces néo-écosystèmes se distinguent par le caractère inédit de leur structure et de leur composition et souvent par l'impossibilité de revenir à un état naturel indemne d'invasions (Murcia *et al.*, 2014; Morse *et al.*, 2014).

Le phénomène d'« invasional meltdown » est probablement plus fréquent et important en système insulaire où les écosystèmes sont plus simples qu'ils ne le sont sur le continent (Traveset et Richardson, 2014). Par exemple, les plantes envahissantes qui produisent de nombreux fruits et / ou ont de longues saisons fruitières par rapport aux plantes indigènes, attirent habituellement des animaux exotiques invasifs; Par exemple, les *Carpobrotus* spp. envahissant dans de nombreuses îles méditerranéennes, sont principalement dispersés par des rats et des lapins introduits qui sont très fréquents dans les habitats côtiers (Ruffino et Vidal, 2012).

#### **f. Les invasions biologiques en système insulaire**

En système insulaire, les invasions biologiques constituent la première cause de disparition des espèces (Tershy *et al.*, 2015). En effet, 61% des extinctions récentes ont eu lieu dans ces systèmes et les  $\frac{3}{4}$  sont estimées liées aux conséquences des invasions biologiques (Tershy *et al.*, 2015). Ces taux sont d'autant plus alarmants lorsque l'on sait que les systèmes insulaires ne représentent que 5.3% des terres émergées de la planète (Tershy *et al.*, 2015), mais qu'ils regroupent 10 des 35 « hot spot » mondiaux de biodiversité (Myers *et al.*, 2000; Mittermeier *et al.*, 2011). C'est pour cette raison que ces systèmes servent également de « laboratoires » naturels pour mieux comprendre la nature des impacts des invasions biologiques (Blackburn *et al.*, 2016).

La vulnérabilité des systèmes insulaires semble liée au « syndrome d'insularité » (MacArthur et Wilson, 1967; Crespín *et al.*, 2012; Novosolov *et al.*, 2013; Gérard, 2015): les populations sont de petites tailles, avec une faible diversité génétique et spécifique, une stratégie d'histoire de vie adaptée à des milieux sans prédateurs (âge tardif de première reproduction, faible taux de reproduction et de nichée, mécanismes d'évitement des prédateurs très limité). En outre, les écosystèmes insulaires sont caractérisés par de nombreuses niches vacantes, une faune et une flore uniques avec de forts taux d'endémisme et de faibles taux de prédateurs natifs (Medina *et al.*, 2011; Tershy *et al.*, 2015). Tout ceci rend les populations et les écosystèmes insulaires moins résilients face aux changements écologiques et environnementaux tels que ceux causés par les invasions biologiques et les perturbations anthropiques. Par conséquent, les espèces des milieux insulaires ont un risque d'extinction plus élevé que les espèces des milieux continentaux, idem pour les communautés (Vitousek *et al.*, 1997; Duncan *et al.*, 2013).

### 3. Les fourmis

#### a. Diversité et biogéographie

Parmi les insectes sociaux, les fourmis sont l'un des groupes dominants qui se rencontrent dans tous les types d'habitats, excepté en Antarctique (Wilson et Hölldobler, 2005; Guénard *et al.*, 2017). Elles constituent l'un des types d'organismes dominants de la planète, compte tenu de leur abondance, leur répartition mondiale et leurs impacts sur la vie et l'évolution des autres constituants de la biomasse (Passera et Aron, 2005; Wilson et Hölldobler, 2005). A l'heure actuelle près de 13 258 espèces de fourmis ont été décrites (Bolton, 2016) mais les myrmécologistes estiment qu'il y en aurait plus de 25 000 (Lach *et al.*, 2010). Depuis 120 millions d'années, elles ont évolué pour devenir le groupe d'insectes sociaux le plus écologiquement divers et riche en espèces (Lach *et al.*, 2010). La répartition et la diversité des fourmis sur Terre n'est pas uniforme et est influencée par la géographie, la géologie et le climat. La plus grande diversité de fourmis est trouvée dans les tropiques et les fragments issus du Gondwana tels que l'Amérique du Sud, l'Afrique et l'Australie (Guénard *et al.*, 2017). Les études de Edward O. Wilson sur les fourmis des îles des Caraïbes, de Mélanésie et de Polynésie lui ont permis de développer la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson, 1967) et plus particulièrement le taxon cycle grâce aux îles de Mélanésie (Wilson, 1961).

## **b. Un groupe important au sein des écosystèmes**

Les fourmis sont considérées comme des organismes « clés de voûte » dans de nombreux écosystèmes terrestres et sont uniques en ce qu'elles peuvent interagir biologiquement et écologiquement avec d'autres organismes et afficher d'énormes effets positifs et négatifs sur l'écosystème (Hölldobler et Wilson, 1990; Wilson et Hölldobler, 2005; Lach *et al.*, 2010; Del Toro *et al.*, 2012). De nombreuses espèces de fourmis sont également des ingénieures des écosystèmes (Folgarait, 1998) c'est-à-dire qu'elles structurent l'environnement en fonction de leurs besoins, ce qui a des effets profonds sur l'occurrence, l'abondance et la distribution d'autres organismes (tels que les cochenilles ou les végétaux). Enfin, elles sont aussi considérées comme l'animal mutualiste le plus important et le plus commun des habitats terrestres via leurs associations avec des champignons, des animaux ou des plantes (Lach *et al.*, 2010). Parmi les mutualismes développés avec les plantes, on retrouve la protection contre les herbivores, la pollinisation et la dispersion des graines (García *et al.*, 1995; Giladi, 2006; de Vega *et al.*, 2009; Lengyel *et al.*, 2009; do Nascimento et Del-Claro, 2010).

## **c. Les fourmis invasives**

Compte tenu de leur caractère social, les fourmis sont l'un des groupes d'envahisseurs les plus impactants. Parmi les 13 258 espèces de fourmis décrites dans le monde (Bolton, 2016), au moins 241 ont établi des populations en dehors de leur aire native de distribution (McGlynn, 1999; Bertelsmeier *et al.*, 2017) parmi lesquelles 50 espèces ont atteint l'état de ravageur urbain et 19 sont qualifiées de très problématiques (Klotz *et al.*, 2008; Hedges, 2010). Leur dispersion à longue distance repose surtout sur les déplacements de l'Homme (Bertelsmeier *et al.*, 2017). Par exemple dans les îles Hawaï, il n'existe aucune espèce de fourmi native ou endémique et près de 50 espèces de fourmis ont été introduites avec le développement des activités humaines (Krushelnycky *et al.*, 2005).

La sous-famille des Myrmicinae, contient près de 42% de toutes les espèces introduites, alors que d'autres sous-familles pauvres en espèces n'ont aucune espèce introduites. La plupart de ces fourmis sont originaires des régions biogéographiques néotropicales et orientales. Les îles du Pacifique font partie des régions les plus touchées par les introductions de fourmis (McGlynn, 1999). Parmi les espèces introduites, certaines d'entre elles sont devenues invasives dont 5 (*Anoplolepis gracilipes*, *Linepithema humile*, *Pheidole megacephala*, *Solenopsis invicta*, *Wasmannia auropunctata*) sont répertoriées dans la liste des 100 espèces invasives ayant des impacts majeurs sur les écosystèmes qu'elles envahissent (Lowe *et al.*, 2000). Les caractéristiques de ces fourmis invasives sont une adaptation aux perturbations, l'unicolonialité (absence de comportement agressif entre colonies de la même espèce) ou une réduction des comportements agressifs intercoloniaux, la formation de grandes colonies et une polygynie (plusieurs reines dans une colonie) (Holway *et al.*, 2002). Leurs impacts peuvent être observés à plusieurs niveaux, de façon directe ou indirecte : i) le déplacement des fourmis natives en dehors des habitats qu'elles occupent naturellement (Vonshak *et al.*, 2012; Garnas *et al.*, 2014), ii) la réduction des populations et de la diversité d'autres invertébrés tels que les arthropodes (Porter et Savignano, 1990; Cole *et al.*, 1992) et de vertébrés tels que les oiseaux (Allen *et al.*, 2001), iii) la composition des sols (DeFauw *et al.*, 2008), iv) la réduction de la pollinisation via le déplacement des pollinisateurs naturels (Blancafort et Gomez, 2006), v) la reproduction des plantes par des comportements granivores (Zettler *et al.*, 2001) ou une dispersion des graines moins efficace (Rodriguez-Cabal *et al.*, 2012).

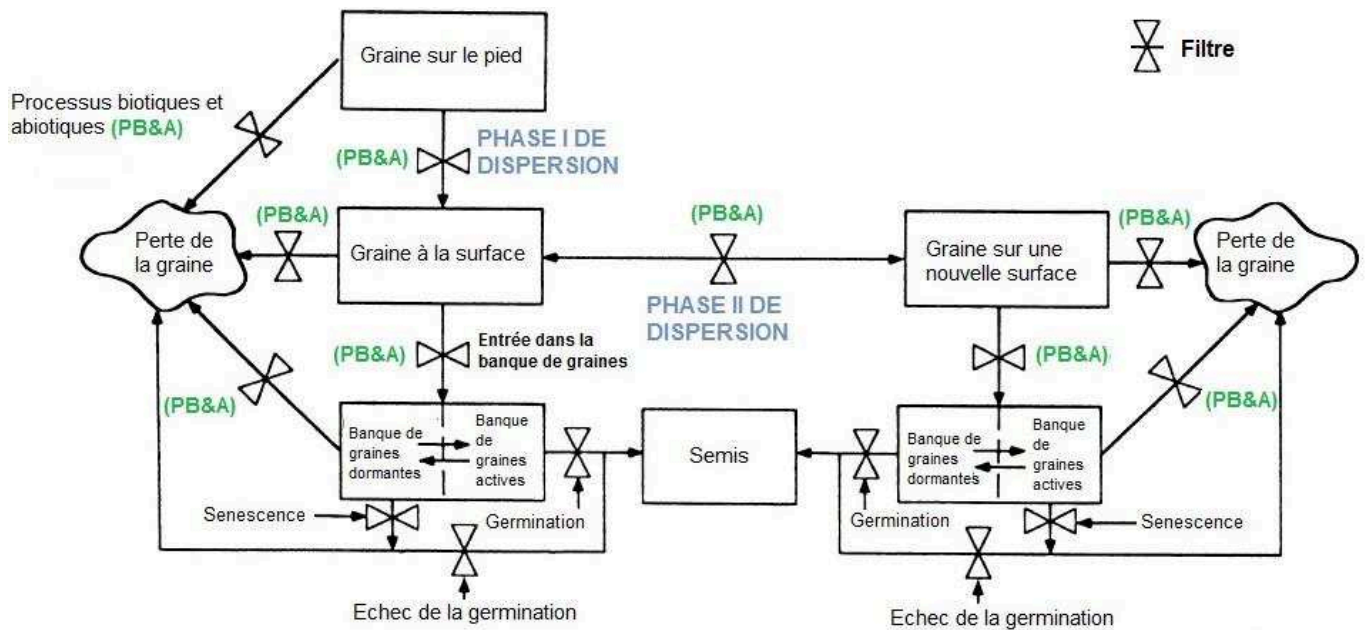
## 4. La dispersion des graines

### a. Généralités

Dans le cycle de reproduction des plantes à fleurs, après la fructification, la dispersion des graines est une étape primordiale qui permet aux plantes de coloniser de nouveaux milieux, d'éviter la compétition intraspécifique et d'échapper aux ennemis naturels tels que les granivores et pathogènes (Gallagher, 2013). Elle a deux conséquences pour les populations de plantes : i) écologiquement, elle influence la dynamique et la persistance des populations, la distribution et l'abondance des espèces et la structure des communautés, et représente un processus clé déterminant la structure spatiale des populations; ii) évolutivement, car elle détermine le niveau de flux de gènes entre des populations et affecte les processus tels que les adaptations locales, la spéciation, et l'évolution des traits d'histoire de vie.

Afin de faciliter et d'amplifier la dispersion de leurs graines, les plantes ont développé de nombreux mécanismes et structures. Par exemple, les graines peuvent produire des ailes pour la dispersion par le vent, des flotteurs pour la dispersion par l'eau, des structures collantes pour s'accrocher aux poils et plumes des animaux ou des fruits qui sont des structures nutritives pour les animaux qui vont les consommer et rejeter les graines qu'ils portaient dans leurs fèces. Chambers et MacMahon ont développé en 1994 un modèle qui décrit les chemins que les graines suivent après avoir quitté la plante mère, les états dans lesquels elles résident et certains des facteurs biotiques et abiotiques qui influencent ces chemins (Figure 5).





**Figure 5. Les mouvements et devenir d'une graine lors de sa dispersion, modifié de Chambers et MacMahon (1994).**

La dispersion d'une graine est un processus à plusieurs étapes qui inclut souvent au moins deux moyens différents de mouvements (Vander Wall *et al.*, 2005). La phase I de dispersion du modèle implique tout mécanisme par lequel une graine se déplace ou est transportée de la plante mère vers une surface. La plupart des graines concernées ne se déplacent que sur de courtes distances durant cette phase. Les processus abiotiques peuvent impliquer la barochorie (dispersion par gravité), y compris les mécanismes balistiques dans lesquels les graines sont éjectées ou l'anémochorie (dispersion par le vent). Les processus biotiques quant à eux impliquent les animaux qui vont disperser les graines de façon passive (adhésion des graines aux poils ou plumes, consommation accidentelle) ou active (consommation, transport volontaire). Au terme de cette phase initiale de dispersion, la graine peut rester à son emplacement et être incorporée dans le sol et germer ou intégrer la banque de graines, ou elle peut subir une nouvelle dispersion vers un nouvel emplacement (phase II de dispersion du modèle).

La phase II peut impliquer des facteurs abiotiques tels que le vent, les précipitations, la gravité, dépendant des caractéristiques physiques de la graine (poids, taille) et de la surface du sol (pente, couverture du sol), et des facteurs biotiques, les disséminateurs secondaires (animaux), qui transportent souvent les graines plus loin que lors de la phase I de dispersion. Les disséminateurs de phase II, ont des associations avec des plantes à la fois antagonistes (granivores), mutualistes et opportunistes (dispersion). Ce phénomène de dispersion secondaire est appelé diplochorie.

Le succès évolutif et la diversité des angiospermes (plantes à fleurs) sont dus en partie aux mutualismes avec les animaux sociaux, notamment dans le cas de la dispersion des graines (Rico-Gray et Oliveira, 2007). La zoochorie (=dispersion des graines par les animaux) est le mode de dispersion le plus répandu puisqu'il concerne 60 à 80% des espèces de plantes selon les régions biogéographiques (Gallagher, 2013). Ainsi, dans les régions tropicales et sub-tropicales, la zoochorie semble être le mécanisme de dispersion des graines le plus courant et le plus efficace (Wunderle Jr., 1997). Les caractéristiques importantes de ces agents de dispersion sont le transport des graines sans atteinte à leur intégrité et le dépôt de ces graines dans un microhabitat favorable pour la germination et la survie de la plante (Ruxton et Schaefer, 2012).

L'hypothèse de Janzen-Connell (Janzen, 1970; Connell, 1971) suggère que la mortalité des graines et des semis augmente à mesure que leur densité augmente, que la survie des graines ou des semis augmente avec l'augmentation de la distance par rapport au parent et que ces phénomènes sont plus forts dans les régions tropicales que dans les régions tempérées. La méta analyse de Comita *et al.* (2014) réalisée sur 63 études publiées soutient à la fois la distance-dépendance et de la densité-dépendance de l'hypothèse de Janzen-Connell. Cependant, ils n'ont trouvé aucune différence significative entre les zones tropicales et tempérées. Bien qu'un vecteur de dispersion efficace transporte la graine loin du parent, la dispersion au-delà d'une certaine distance peut être préjudiciable (Harrison, 2017; Wandrag *et al.*, 2017).

Par exemple, au Costa Rica, les graines de l'arbuste *Beilschmiedia pendula* dispersées par les oiseaux à moins de 10 m de la plante mère subissent effectivement une mortalité élevée par la prédation et les maladies fongiques mais les graines transportées à plus de 30 m présentent une survie inférieure à celles transportées entre 10 et 20 m (Wenny, 2000). Ruxton et Schaefer (2012) discutent de cet effet dans leur étude en avançant l'hypothèse que l'environnement proche du parent est plus susceptible d'être adapté à cette espèce par rapport à des environnements plus éloignés (puisqu'il était manifestement approprié au parent). Par conséquent, les plantes ont pu évoluer pour influencer les distances de dispersion de leurs graines par attraction préférentielle de certains agents de dispersion par rapport à d'autres et par l'influence du comportement et de la physiologie de l'agent de dispersion (Ruxton et Schaefer, 2012).

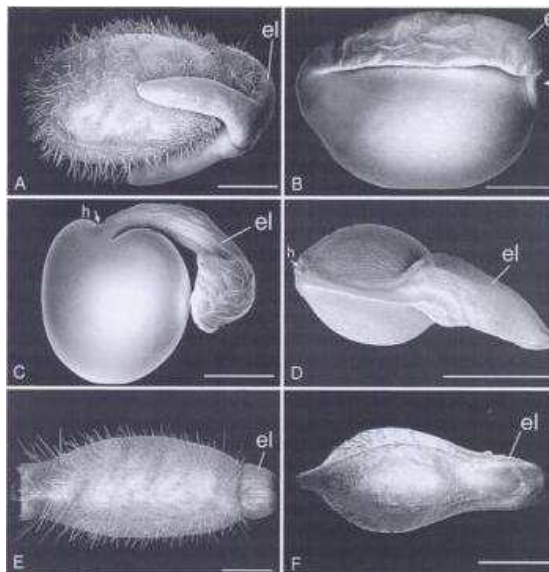
### **b. La dispersion des graines par les fourmis**

Parmi les animaux, les vertébrés frugivores, en particulier les mammifères et les oiseaux, jouent un rôle important dans la dispersion des graines (Jordano, 2013). Parmi le groupe des invertébrés, les fourmis ont un rôle majeur dans la dispersion des graines (Youngsteadt *et al.*, 2008). Les fourmis disséminatrices de graines sont généralement classées en trois catégories (Rico-Gray et Oliveira, 2007): i) les fourmis granivores, responsables de la diszoochorie, qui fourragent en groupes, au sol ou sur les déjections d'animaux frugivores et recrutent de nombreuses ouvrières. La dispersion effective des graines transportées par ces fourmis se produit si elles ne consomment pas immédiatement les graines mais les transportent à une certaine distance pour les stocker pour une consommation ultérieure et à condition que cette consommation ultérieure ne se produise pas (Vander Wall *et al.*, 2005). Le stockage peut être considéré comme une stratégie des fourmis pour faire face à la variation saisonnière ou quotidienne de la disponibilité des ressources trophiques (Belchior *et al.*, 2012). Si la colonie meurt, se déplace et oublie l'emplacement de la graine, ou si finalement, elle rejette les graines dans des piles de refus, ou n'a pas besoin de consommer les graines stockées en raison de ressources alimentaires alternatives, alors les graines stockées ont la possibilité de germer; ii) les fourmis opportunistes qui dispersent les graines charnues trouvées au sol ou dans des fèces d'animaux frugivores (Pizo *et al.*, 2005; Christianini et Oliveira, 2010); et iii) les fourmis omnivores, responsables de la myrmécochorie, qui amènent des graines particulières dites « myrmécochores » au nid et ne consomment que leur structure nutritive avant de les rejeter intactes à l'intérieur ou l'extérieur du nid (Giladi, 2006).

## 5. La myrmécochorie

### a. Description

Sernander (1906) a introduit le terme «myrmécochore» pour toute plante appartenant au groupe des angiospermes dont les diaspores (graines, fruits) sont recherchées et dispersées par les fourmis en raison de la présence de tissus ou de structures particulières attirant ces fourmis qu'il a appelé « élaïosomes » (du grec elaios-huile et some- corps). Ils peuvent avoir des formes différentes en fonction de leur origine morphologique (Figure 6) et ces structures ne sont pas indispensables à la germination de la graine. La myrmécochorie est un mutualisme facultatif souvent qualifié de « diffus » entre une guilda de plantes et une guilda de fourmis (Berg, 1966; Handel, 1976; Beattie et Hughes, 2002; Garrido *et al.*, 2002). Ce mutualisme a été répertorié chez plus de 11 000 espèces de plantes réparties dans 77 familles d'angiospermes (Lengyel *et al.*, 2010). Elle a commencé à apparaître chez ces familles il y a 70 à 80 millions d'années (Lengyel *et al.*, 2010). Au sein des angiospermes, les groupes de plantes myrmécochores contiennent en moyenne deux fois plus d'espèces que les groupes de plantes non-myrmécochores, ce qui suggère que la myrmécochorie est une innovation évolutive clé et un facteur important de la diversité végétale à l'échelle mondiale (Lengyel *et al.*, 2009, 2010).

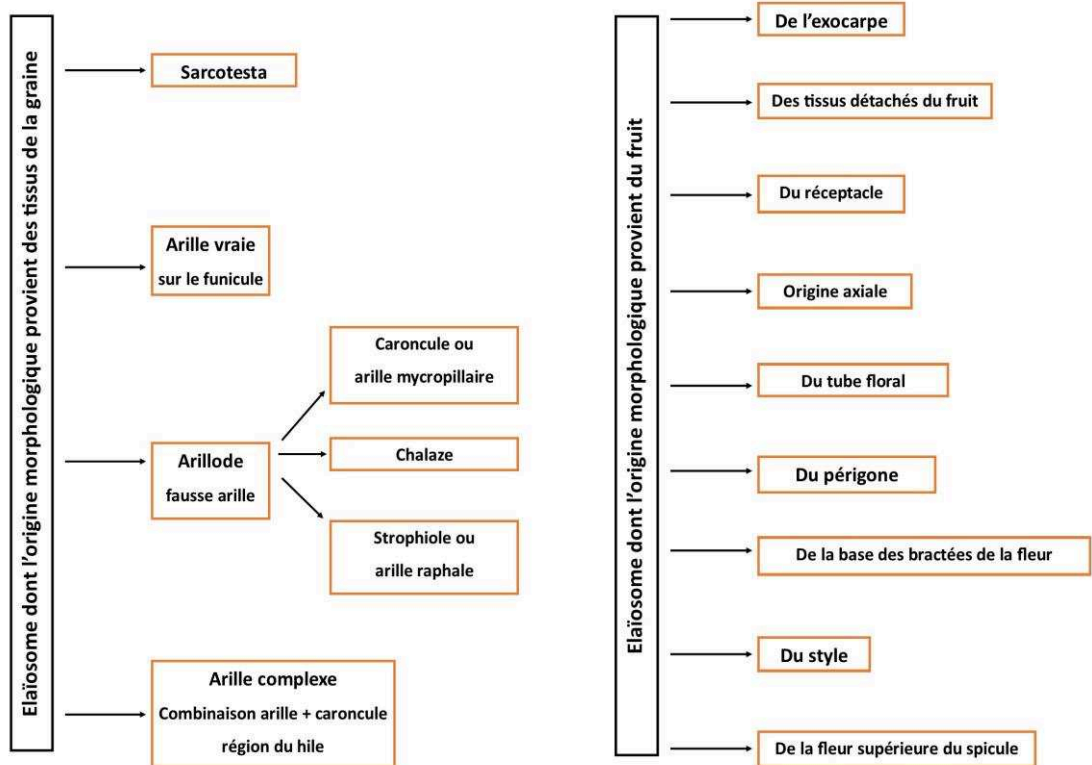


**Figure 6. Allure et origine morphologique de divers élaïosomes (el). A. graine de *Polygala chamaebuxus* dont l'élaïosome provient de l'exostome, B. graine de *Helleborus niger* dont l'élaïosome provient du raphe, C. graine de *Corydalis cava* dont l'élaïosome provient du raphe, D. graine de *Luzula luzulina* dont l'élaïosome provient du chalaze, E. graine de *Knautia arvensis* dont l'élaïosome provient de l'épicalyx, F. graine de *Carex digitata* dont l'élaïosome provient de la base de l'utricule. Echelle: barre=1mm, h: hilum (modifié de Lambert *et al.*, 2005).**

La hauteur du houpier des plantes myrmécochores dépasse rarement 10 mètres et le poids de leurs graines varie d'un peu moins de 0.1 mg jusqu'à 100 mg (Hughes *et al.*, 1994a; Thomson *et al.*, 2011). Cette valeur maximale est à prendre avec précautions puisque certaines fourmis de la famille des Ponerinae comme *Odontomachus* et *Pachycondyla* sont capables de transporter des graines d'un poids allant jusqu'à 1 g (Rico-Gray et Oliveira, 2007). Cette capacité serait liée à la taille plus importante de ces fourmis (1 à 1,5 cm de longueur). Par ailleurs, en raison de la faible valeur énergétique par unité de masse de l'élaïosome, de la couleur (de blanc à jaune orangé), du type de présentation (les graines se trouvent sur le sol ou sont présentées près du sol), et de la composition chimique de l'élaïosome, ces graines sont moins susceptibles d'être dispersées par d'autres organismes que les fourmis, tels que les oiseaux (Thompson, 1981; Davidson et Morton, 1981; Westoby *et al.*, 1990).

## b. Origine morphologique de l'élaïosome et composition

Les élaïosomes diffèrent selon leur forme, leur couleur, leur taille et leur origine. Leur origine morphologique est variée et peut provenir des tissus de la graine elle-même ou de ceux du fruit (Figure 7).



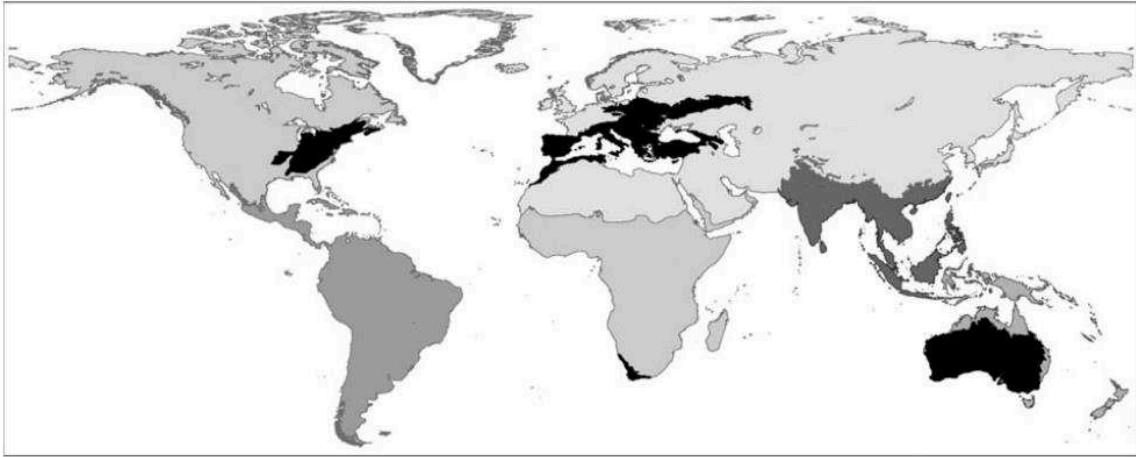
**Figure 7. Diagrammes des origines de l'élaïosome provenant des tissus de la graine à gauche ou provenant des tissus du fruit à droite (modifié de Gorb et Gorb, 2003).**

La production de l'élaïosome par la plante requiert un moindre coût énergétique et physiologique par rapport à la production d'un fruit charnu (Heithaus, 1981; Andersen, 1988; Nakanishi, 1994; Cowling *et al.*, 1994; Ohkawara *et al.*, 1997; Pizo et Oliveira, 1998; Boulay *et al.*, 2007). Les plantes possédant des élaïosomes peuvent ainsi allouer un effort reproductif plus important dans la production de graines que dans des structures de dispersion. Cette caractéristique implique que les espèces myrmécochores se développent davantage dans des milieux où le substrat est pauvre en nutriments et notamment en potassium (Westoby *et al.*, 1991; Hughes *et al.*, 1993). En fonction de la taille de la graine et de la taille des mandibules des fourmis, l'élaïosome peut servir en premier lieu comme une « poignée » qui facilite le transport de la graine par les fourmis (Gorb et Gorb, 1999).

L'attraction des fourmis pour les élaïosomes est liée à la présence de lipides non volatiles caractéristiques, et plus particulièrement les 1-2 dioléine qui imiteraient l'odeur des proies des fourmis pour les attirer (Brew *et al.*, 1989; Hughes *et al.*, 1994b). De nombreux élaïosomes sont riches en nutriments que les fourmis ne peuvent synthétiser indépendamment comme les stérols et des acides linoléiques (Gammans *et al.*, 2006). Les élaïosomes sont également enrichis en acides aminés (Fischer *et al.*, 2008) et représentent un apport calorique supérieur à l'apport calorique que la graine à laquelle ils sont attachés peut elle-même apporter (Turner et Frederickson, 2013).

### **c. Répartition géographique**

D'après Lengyel *et al.*, (2010), la myrmécochorie est répartie sur l'ensemble des régions du globe excepté l'Antarctique, et semble particulièrement peu représentée dans les régions tropicales (Lengyel *et al.*, 2010). Ce mode de dispersion est important dans plusieurs types d'habitats (Beattie, 1985), mais plus particulièrement dans les milieux ouverts sur sol pauvre en nutriments, notamment en Australie (Berg, 1975; Davidson et Morton, 1981; Beattie, 1985; Rice et Westoby, 1981), dans la région floristique du Cap en Afrique du Sud et dans des habitats méditerranéens similaires ou des forêts tempérées de l'hémisphère Nord (Holarctique) (Figure 8).



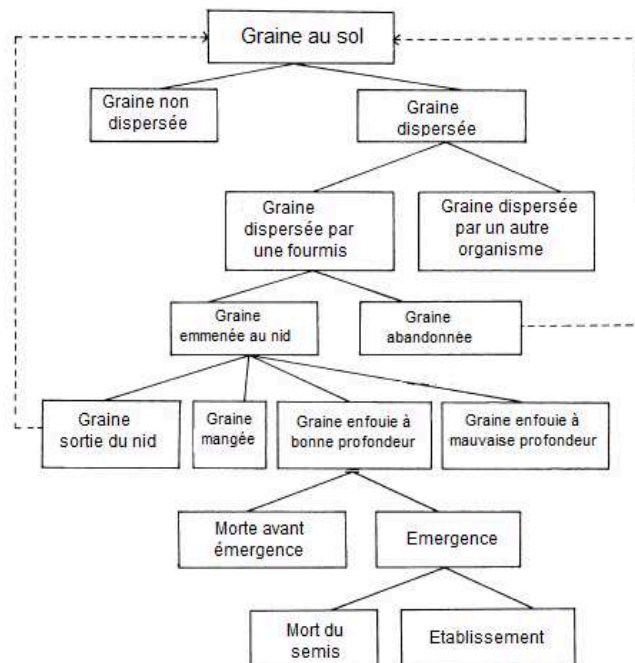
**Figure 8. Distribution biogéographique de la myrmécochorie. Les régions majeures sont représentées par les nuances de gris, les « hot spots » étant en noir (modifié de Lengyel *et al.*, 2010).**

Ainsi, plus de 50% des plantes myrmécochores se retrouvent en Australie et en Afrique du Sud dans des habitats arides sur des sols pauvres en nutriments qui supportent une végétation sclérophylle. Plus particulièrement, la région biogéographique australienne regroupe 32% des genres à l'échelle mondiale.



#### d. Avantages sélectifs de la myrmécochorie

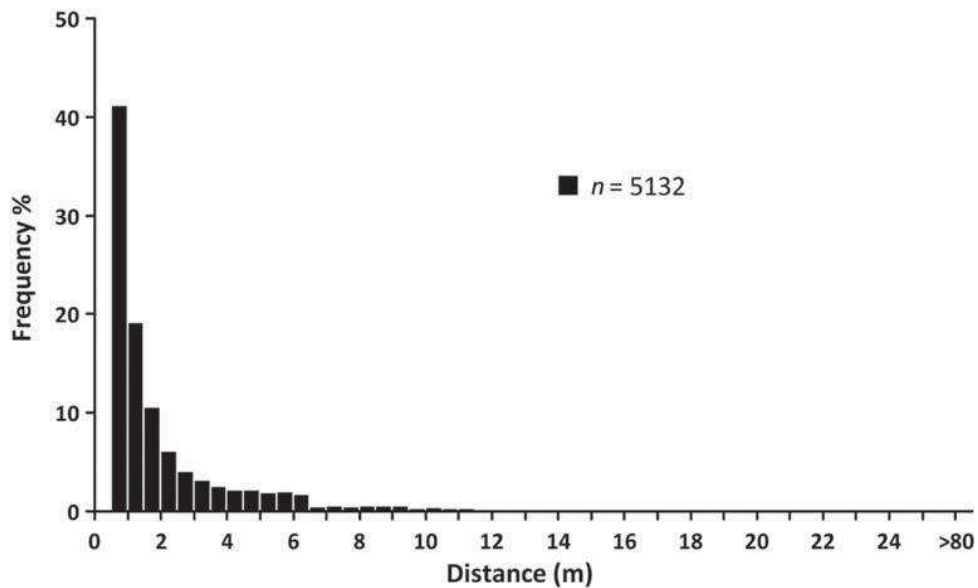
En fonction du devenir de la graine (Figure 9) celle-ci va bénéficier de différents avantages sélectifs.



**Figure 9. Diagramme décrivant les destins hypothétiques des graines adaptées à la dispersion par les fourmis (modifié de Hughes et Westoby, 1992a)**

Les avantages sélectifs procurés par les fourmis sont : i) la réduction de la compétition intra et interspécifique grâce au déplacement de la graine (Westoby et Rice, 1981; Boyd, 1996), ii) l'évitement de la prédation grâce à l'enfouissement de la graine dans le nid (O'Dowd et Hay, 1980; Heithaus, 1981; Smith *et al.*, 1989; Nakanishi, 1994; Ohkawara *et al.*, 1997; Pizo et Oliveira, 1998), iii) le dépôt des graines dans des microsites enrichis en nutriments grâce au dépôt de la graine dans des piles de refus (Oostermeijer, 1989), iv) la favorisation de la germination après retrait de l'élaïosome (Culver et Beattie, 1980; Horvitz et Schemske, 1994; Gómez *et al.*, 2003) la protection contre le feu grâce à l'enfouissement dans le nid (en Australie et en Afrique du Sud) (Milewski et Bond, 1982; Christian, 2001).

Parmi ces avantages sélectifs, la distance de dispersion est un bénéfice potentiel souvent étudié. A ce titre, Gómez et Espadaler (1998, 2013) ont réalisé deux études mondiales regroupant les distances de transport des graines réalisées par les fourmis. Leur dernière étude établit que la distance moyenne globale parcourue par les fourmis avec une graine est égale à 1,99 m (n = 7889) et que la médiane se situe à 0,73 m. En outre, les distances de dispersion de graines réalisées par les fourmis à l'échelle globale sont plus fréquemment comprises entre 0 et 0,5 m (Figure 10).



**Figure 10. Gamme de distance connue pour la dispersion des graines myrmécochores (modifié de Gómez et Espadaler, 2013).**

Ces distances de dispersion moyennes augmentent avec la taille du corps des ouvrières (Ness *et al.*, 2004) et la hauteur des plantes (Thomson *et al.*, 2011). Mais elle peuvent également varier en fonction d'évènements comme c'est le cas par exemple dans la savane tropicale australienne où le passage du feu, très fréquent dans cet habitat, peut conduire à une distance de dispersion moyenne deux fois plus importante (de 1,6 à 3,8 m) qu'avant le passage du feu (Parr *et al.*, 2007).

Les études sur les avantages que tirent les fourmis de ce mutualisme sont peu nombreuses (Servigne et Detrain, 2008). Ces quelques études ont montré que la consommation des élaïosomes accroît la production de femelles sexuées chez *Aphaenogaster rudis* (Morales et Heithaus, 1998) en lien avec l'augmentation du nourrissage des larves (Bono et Heithaus, 2002), qu'elle augmente la production de pupes d'ouvrières pour *Temnothorax crassispinus* (Fokuhl *et al.*, 2012), qu'elle accroît le nombre de larves et leur poids pour *Myrmica ruginodis* (Gammans *et al.*, 2005) et qu'elle accroît l'investissement pour les pupes de femelles d'ouvrières chez *Myrmica rubra* (Fokuhl *et al.*, 2007).

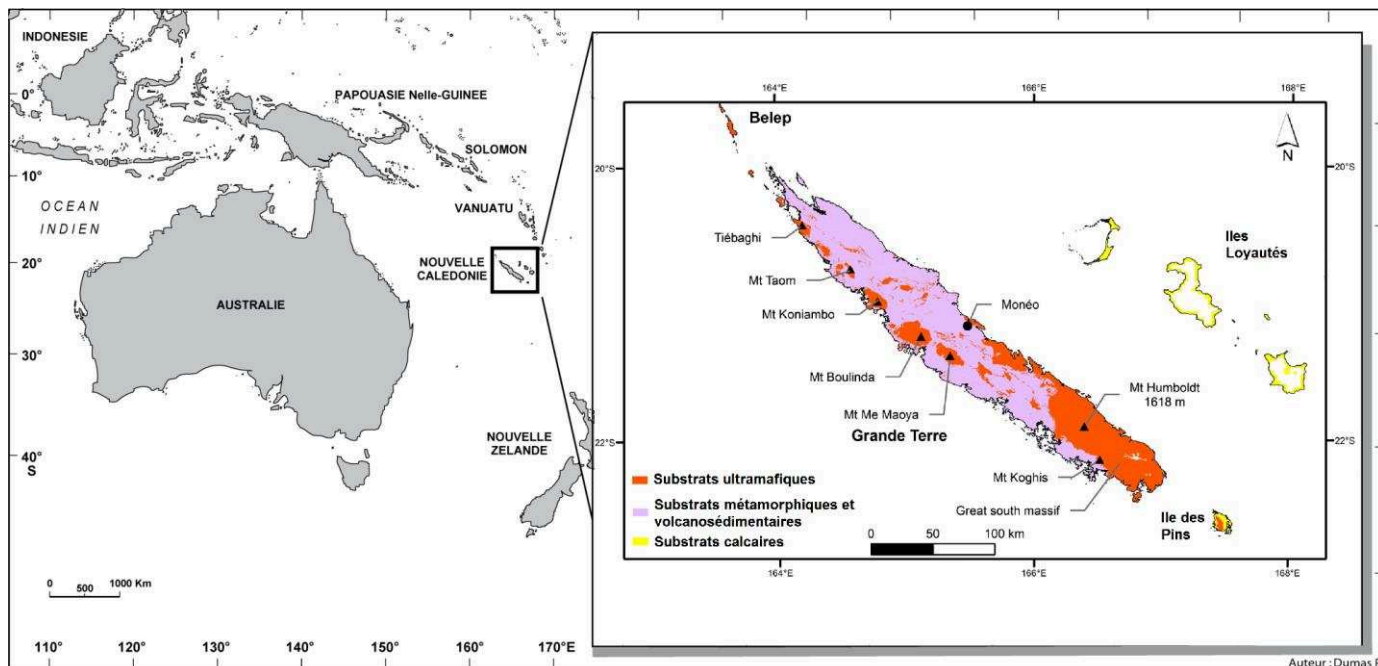
#### **e. Fourmis invasives et myrmécochorie**

Les plantes des habitats envahis interagissent plus souvent avec les fourmis invasives puisqu'elles constituent souvent plus de 90% de l'abondance des fourmis fourrageuses des habitats envahis et peuvent faire décroître la richesse spécifique des fourmis indigènes dans ces habitats de plus de 70% (Bond et Slingsby, 1984; Christian, 2001; Holway *et al.*, 2002). Les études sur l'impact des fourmis invasives sur la myrmécochorie concernent surtout la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* et la fourmi de feu *Solenopsis invicta* (Christian, 2001; Rodriguez-Cabal *et al.*, 2009; Blight, 2010; Rodriguez-Cabal *et al.*, 2012). Ces études indiquent généralement un effet négatif important causé par la disparition/ l'exclusion des populations de fourmis disséminatrices autochtones et une efficacité moins importante dans la dispersion des graines myrmécochores (Bond et Slingsby, 1984; Gómez et Oliveras, 2003; Gómez *et al.*, 2003; Ness, 2004; Rowles et O'Dowd, 2009). Ainsi, *L. humile* collecte moins de graines (Christian, 2001; Gómez et Oliveras, 2003), enfouit rarement les graines qui ne peuvent pas échapper aux prédateurs et au feu (Christian, 2001; Zettler *et al.*, 2001; Gómez et Oliveras, 2003; Ness, 2004) et déplace les graines uniquement sur de petites distances inférieures à 15 cm (Carney *et al.*, 2003; Horvitz et Beattie, 1980; Horvitz et Schemske, 1986; Ness, 2004). *Solenopsis invicta* présente les mêmes particularités que *L. humile* citées précédemment, mais peut en plus endommager les graines par granivorie ainsi que les élaïosomes, rendant l'interaction impossible avec les fourmis omnivores réalisant normalement la dispersion (Zettler *et al.*, 2001). Cependant, un impact « positif » de cette espèce a pu être observé aux Etats-Unis dans les forêts monospécifiques dominées par les pins à longues feuilles avec des taux de dispersion de graines plus importants et moins de dommages sur les graines transportées que les fourmis natives (Stuble *et al.*, 2010; Cumberland et Kirkman, 2012, 2013).

## 6. Contexte néo-calédonien

### a. Situation géographique et description

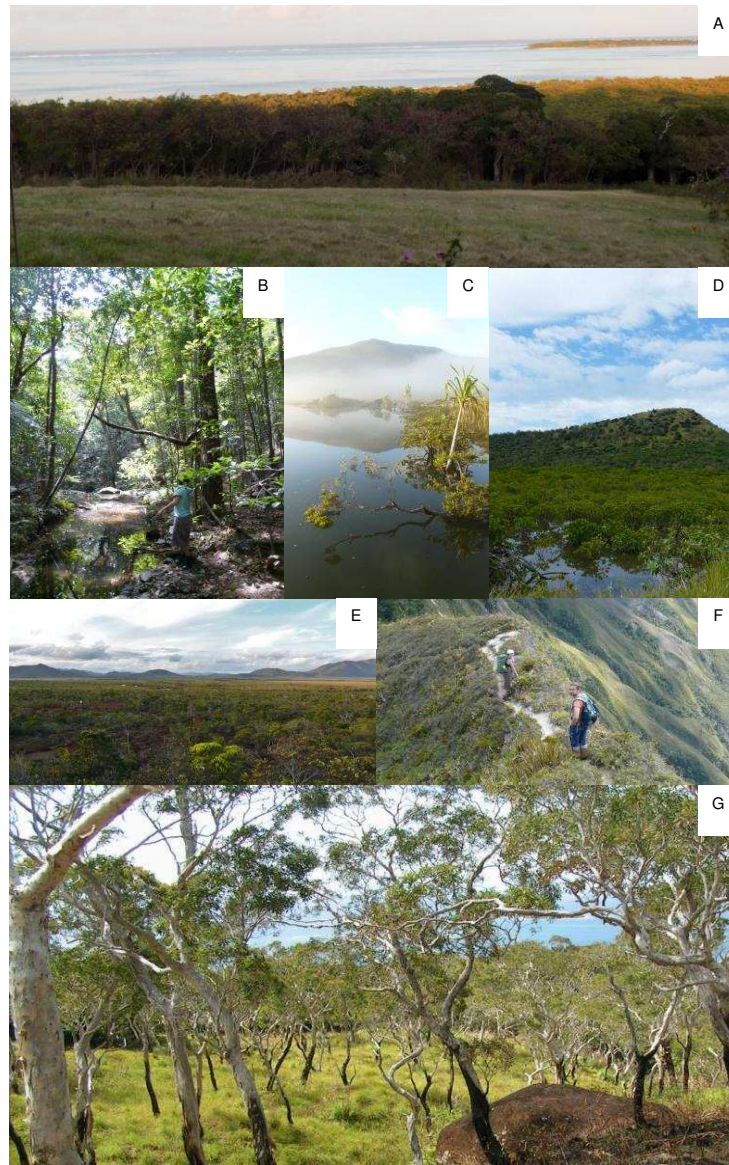
La Nouvelle-Calédonie est un archipel d'une superficie de 18 575 km<sup>2</sup> situé dans l'Océan Pacifique à environ 1 500 km à l'Est de l'Australie et à 2 000 km au Nord de la Nouvelle-Zélande (Bonvallot *et al.*, 2013). Elle comprend une île principale, la Grande Terre, les îles Loyauté à l'Est (Ouvéa, Maré, Lifou et Tige), l'île des Pins au Sud, les îles Belep au Nord ainsi que de nombreuses autres îles dispersées (Figure 11).



**Figure 11. Localisation de la Nouvelle-Calédonie dans la région Australasie (modifié de la carte de Dumas *et al.*, 2013 et carte simplifiée des substrats modifié de Isnard *et al.*, 2016).**

La Grande Terre, qui s'étend selon un axe Nord-Ouest / Sud-Est, possède en son centre une chaîne montagneuse qui court le long de cet axe. Les montagnes créent une barrière contre la pluie à l'ouest, où les conditions sont sèches, tandis que les pentes orientales sont plus humides. La Nouvelle-Calédonie bénéficie d'un climat dit « tropical océanique » qui est périodiquement influencé par des phénomènes climatiques connus sous le nom d'El Niño et la Niña qui vont respectivement diminuer et renforcer les alizées (Bonvallot *et al.*, 2013).

Elle abrite différents biomes terrestres (Figure 12): les forêts sèches, les forêts denses humides, les zones humides d'eau douce, les mangroves, les maquis de basse et moyenne altitude (< 900m), les maquis de haute altitude (> 900m) et les habitats secondaires tels que les savanes à niaoulis (*Melaleuca quinquenervia*), les fourrés à gaïac (*Acacia spirorbis*) ou à faux-mimosa (*Leucaena leucocephala*).



**Figure 12. Panorama des principales formations végétales en Nouvelle-Calédonie: (A) la forêt sèche de Nessadiou, (B) la forêt dense humide du Parc des grandes fougères de Farino, (C) la zone humide d'eau douce des chutes de la madeleine, (D) la mangrove de Pointe à la dorade, (E) le maquis de basse et moyenne altitude dans la plaine des lacs, (F) le maquis de haute altitude à Hienghène, (G) l'habitat secondaire, ici une savane à Niaoulis à Hienghène (©Maureen CATEINE).**

## **b. Une biodiversité exceptionnelle**

La Nouvelle-Calédonie est considérée comme l'un des 35 « hot spot » de biodiversité en raison de sa grande richesse d'espèces, du niveau d'endémisme (Myers *et al.*, 2000; Williams *et al.*, 2011) et des questions de conservation soulevées par l'exploitation du nickel, la menace des feux de brousse et l'exploitation forestière ainsi que les effets néfastes des espèces envahissantes (Jourdan *et al.*, 2002; Beauvais *et al.*, 2006; Pascal *et al.*, 2008). Elle représente également le plus petit « hot spot » et le seul composé d'un seul archipel (Kier *et al.*, 2009). Sa diversité spécifique, animale et végétale, est exceptionnellement élevée, très souvent largement supérieure à celle observée dans les écosystèmes continentaux.

La dysharmonie de peuplement présente en Nouvelle-Calédonie est extrêmement frappante tant au niveau du règne animal que végétal (Gillespie et Roderick, 2002; Grandcolas *et al.*, 2008; Pillon *et al.*, 2017). La biodiversité animale terrestre du pays est surtout composée d'insectes, d'oiseaux et de « reptiles » dont les taux d'endémisme sont parfois impressionnants. A l'heure actuelle, plus d'une centaine d'espèces de squamates ont été décrites en Nouvelle-Calédonie. A titre de comparaison, la France métropolitaine (Corse incluse), dont la superficie est trente fois supérieure à celle de la Nouvelle-Calédonie, héberge seulement 36 espèces de « reptiles » autochtones, aucune n'étant, au demeurant, endémique (Pascal *et al.*, 2006). Les scinques et les geckos forment les deux groupes dominants avec un taux d'endémisme de 92%. Les très nombreuses espèces endémiques de l'île comptent le plus souvent un nombre réduit d'individus et leurs populations sont très souvent confinées à des aires géographiques très restreintes, de quelques km<sup>2</sup>, voire moins (Nattier *et al.*, 2013; Wulff *et al.*, 2013; Caesar *et al.*, 2017). Chez les insectes, la Nouvelle-Calédonie détient des records d'endémisme, allant de 100% chez les Psocoptères, les Éphémères et quelques familles de Coléoptères telles que les Pselaphidea à 80% chez les Blattoptères et 70% chez les Phasmes et Dermaptères (Chazeau, 1993). A l'inverse, d'autres groupes tels que les Neuroptères, termites ou mantes, pourtant très largement répartis à l'échelle de la planète, y sont sous représentés. Cette dysharmonie s'observe également chez les mammifères endémiques du territoire, seulement représentés par 9 espèces de micro et macro-chiroptères. Enfin, du côté des plantes, on dénombre environ 3 370 espèces de plantes vasculaires dont 74 à 75% sont endémiques (Isnard *et al.*, 2016).

### c. Géologie de Nouvelle-Calédonie

L'histoire géologique de la Nouvelle-Calédonie est complexe (Cluzel *et al.*, 2012). Elle commence au Crétacé lorsqu'un fragment continental appelé Zealandia, se sépare de l'Australie il y a 83 millions d'années, au moment où la mer de Tasman commence à se former (Brothers et Lillie, 1988; Neall et Trewick, 2008; Mortimer *et al.*, 2017). Puis dans le Paléocène, la partie de Zealandia qui devint par la suite Nouvelle-Calédonie connaît une longue période de subduction. Au cours de l'Eocène, la croûte continentale dans la région est tectoniquement active (étant en collision avec l'arc des îles Loyauté) et une subduction place une couche de croûte océanique (lithosphère) sur la croûte continentale submergée. La Nouvelle-Calédonie émerge au cours d'une phase d'extension de la lithosphère durant l'Oligocène, s'élevant avec une couverture de roches ultramafiques lithosphériques (Pelletier et Colin, 2006; Cluzel *et al.*, 2012). Enfin, les îles Loyauté ont émergé beaucoup plus tard, il y a entre 3,7 et 2 millions d'années à la suite d'une flexion de la lithosphère lié à la fosse de subduction du Vanuatu (Dubois *et al.*, 1974).

En raison de son origine géologique et l'occurrence de groupes « archaïques » aux traits considérés ancestraux et primitifs (Nattier *et al.*, 2017), la Nouvelle-Calédonie a longtemps été considérée comme une terre où ces groupes avaient pu trouver refuge et survivre pendant 80 millions d'années (Morat, 1993; Ladiges et Cantrill, 2007). Mais l'étude de l'histoire géologique de la Nouvelle-Calédonie nous montre que même si d'autres îles ont pu exister sur les failles de Norfolk ou des Loyautés avant l'émergence de la Nouvelle-Calédonie, elles n'ont eu aucune relation ou continuité avec elle (Paris, 1981; Meffre *et al.*, 2006). Le scénario actuel s'accorde donc avec une recolonisation suite à la ré-émergence des terres il y a 37 millions d'années (Grandcolas *et al.*, 2008; Nattier *et al.*, 2012; Grandcolas, 2016; Nattier *et al.*, 2017).

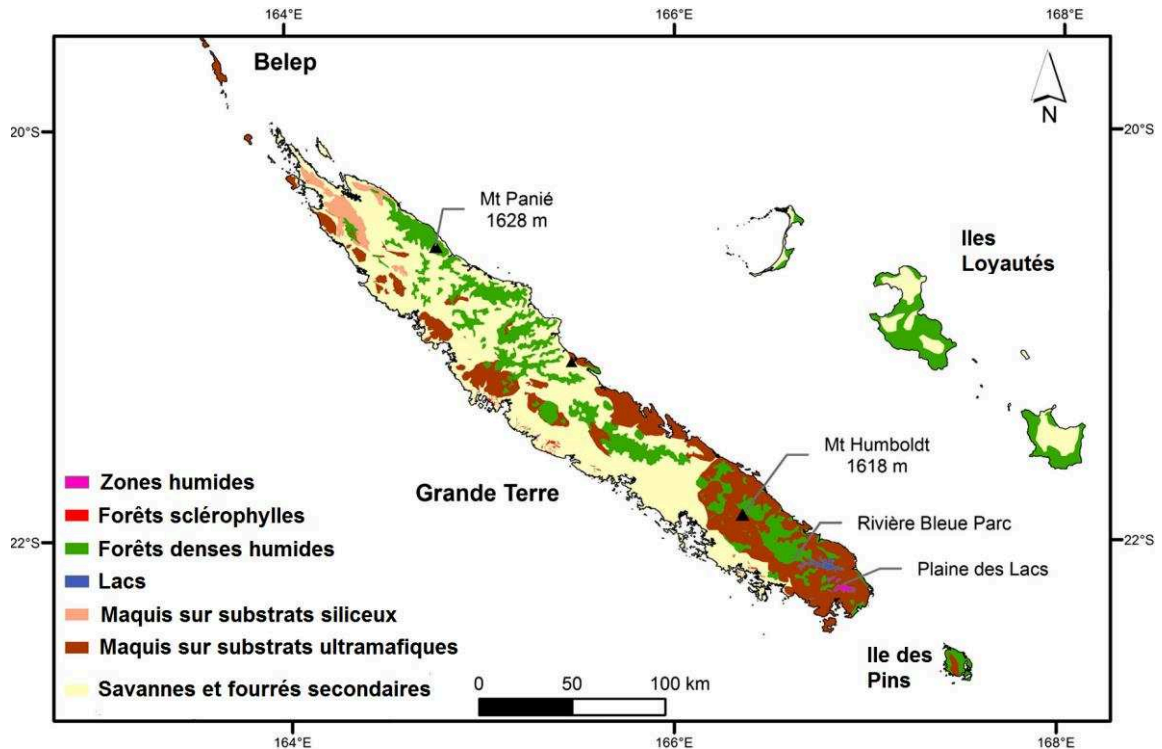
Par cette histoire géologique, son isolement et sa superficie, la Nouvelle-Calédonie ne fait pas exception à la règle de la théorie de la biogéographie insulaire décrite par MacArthur et Wilson (1967). Ainsi, ses communautés animales et végétales sont qualifiées de « dysharmoniques », c'est-à-dire totalement dépourvues de représentants de certains groupes taxonomiques, en raison d'un défaut de colonisation (Carlquist, 1974). La faune autochtone est, par exemple, totalement dépourvue de mammifères terrestres non volants, une faible présence de termites, une sous-représentation des Asteraceae mais une forte présence des Celastraceae, Oxalidaceae et Malpighiaceae (Pillon *et al.*, 2010; Pillon, 2012; Isnard *et al.*, 2016). Enfin, comme les autres îles océaniques, elle est caractérisée par une grande fragilité vis-à-vis des perturbations.



#### **d. Formations végétales sur substrats ultramafiques**

Les formations végétales des substrats ultramafiques issus des roches lithosphériques océaniques sont représentées par deux formations principales : les « maquis miniers » et la forêt dense humide (Figure 13). La flore des terrains miniers contribue pour une part importante à la richesse et à l'originalité de la flore du pays (Isnard *et al.*, 2016). Elle rassemble un peu plus de 2 100 espèces de plantes vasculaires, ce qui correspond au nombre total des espèces retrouvées sur les autres types de substrats. Ceci est d'autant plus impressionnant que les substrats ultramafiques ne recouvrent qu'un tiers de la surface de la Grande Terre (~5500 km<sup>2</sup>). Plus particulièrement, 1 200 de ces espèces ne poussent que sur substrat ultramafique (Isnard *et al.*, 2016). Le taux d'endémisme de ces espèces « substrat ultramafique obligatoire » est de 96,7%. Ce taux est bien plus important que celui des espèces « substrat ultramafique non-obligatoire » qui atteint seulement 58%. Par ailleurs, ces espèces « substrat ultramafique obligatoire » endémiques représentent ~50 % des espèces endémiques de toute la flore de Nouvelle-Calédonie (Isnard *et al.*, 2016). A titre de comparaison, la flore des substrats ultramafiques du Queensland en Australie comprend 553 espèces dont seulement 19 sont « substrat ultramafique obligatoire » (Batianoff et Singh, 2001). La particularité de cette flore est donc liée aux caractéristiques édaphiques du substrat ultramafique pauvre en nutriments (calcium, phosphore et potassium) mais avec de fortes teneurs en métaux lourds (chrome, nickel, manganèse) pouvant avoir un impact toxique sur les végétaux (L'Huillier *et al.*, 2010; Isnard *et al.*, 2016).

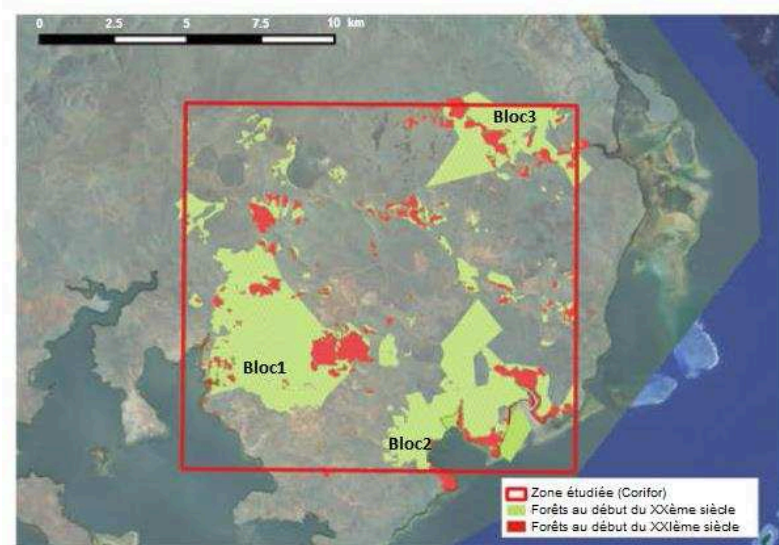




**Figure 13. Formations végétales principales (modifié de Isnard *et al.*, 2016).**

Ces deux types de formations représentent les extrêmes d’une succession végétale qui s’étend du maquis ouvert, au maquis fermé (paraforestier) puis à la forêt, et éventuellement à la forêt dense humide. L’échelle de temps pour ces changements semble être d’environ 40 à 75 ans pour atteindre le stade de maquis fermé (paraforestier), 75-100 ans pour atteindre le stade de forêt et plus de 250 ans pour atteindre le stade de forêt dense humide (McCoy *et al.*, 1999). Leurs étendues respectives ont varié au cours des temps géologiques sous l’action des feux d’origine naturelle (Stevenson *et al.*, 2001). Mais depuis l’arrivée de l’Homme il y a 3000 ans sur l’archipel, l’augmentation de la fréquence de ces feux a été un facteur important déterminant le développement des maquis (McCoy *et al.*, 1999; Curt *et al.*, 2015; Gomez *et al.*, 2015). En effet, d’après Curt *et al.*, (2015), le cycle du feu dans les maquis est de 34 ans, ce qui ne permet pas à la succession végétale de se mettre en place pour un retour vers la forêt.

Ainsi, dans le Sud de la Grande Terre, où se trouve la plus grosse concentration de substrats ultramafiques, le paysage a été victime de grands changements. La première description du paysage de cette région faite par Sebert (1874), révèle l'existence de trois grands ensembles forestiers qui se rejoignent et entourent un plateau central, non végétalisé. Mais avec l'augmentation de la fréquence des feux, ainsi que le début de l'exploitation forestière et des activités minières (cobalt, fer, nickel), le paysage de cette région a été profondément découpé, ne laissant aujourd'hui que quelques fragments forestiers (Figure 14) dans une matrice de maquis minier.



**Figure 14. Évolution du paysage forestier de la zone du Grand Sud calédonien entre le début du XXème siècle et le début du XXIème siècle (modifié de Birnbaum *et al.*, 2016).**

La fragmentation des forêts de cette région a des impacts directs sur la composition floristique qui évolue en fonction de la taille, de la forme et de la position des fragments dans lesquels elle se trouve (Ibanez *et al.*, 2017). Ainsi, au cœur des plus grands fragments situés sur les flancs de montagne, la richesse spécifique est élevée et la part des espèces dispersées par le vent est inférieure à 25%. En revanche, lorsque les fragments sont petits, découpés et distribués dans la plaine des lacs, la richesse spécifique est faible et la part des espèces dispersées par le vent devient supérieure à 75% (Birnbaum *et al.*, 2016).

De ce fait, la fragmentation, en plus d'avoir des effets directs sur les communautés végétales, a également des répercussions sur les communautés faunistiques, telles que les oiseaux, dont la plupart dépendent des arbres zoochores pour leur alimentation. Par ailleurs, la fragmentation de ces forêts entraîne leur isolement avec des problèmes de connectivité, ce qui peut entraîner à long terme la disparition de l'habitat par dépression génétique. Par conséquent, les forêts denses humides sur substrats ultramafiques font actuellement partie des écosystèmes les plus menacés en Nouvelle-Calédonie (L'Huillier *et al.*, 2010).

#### **e. La zoochorie en Nouvelle-Calédonie**

La zoochorie par les vertébrés représente 70 à 94% de toutes les espèces ligneuses dans les forêts tropicales humides et 65 à 74% dans la forêt humide subtropicale (Jordano, 2013). En Nouvelle-Calédonie, les phénomènes de zoochorie existant représentent une véritable boîte noire écologique et biologique dont l'importance est pourtant majeure (Birnbaum *et al.*, 2016). Toutefois en 2003, Carpenter *et al.* ont réalisé une étude sur 123 espèces d'arbres de forêt calédonienne et ont révélé que 72% d'entre elles ont des adaptations pour la dispersion par les vertébrés. Les frugivores autochtones de la Grande Terre comprennent 47 espèces de squamates (42 geckos et 5 scinques) (Jourdan, communication personnelle), 15 espèces d'oiseaux (Tassin *et al.*, 2010), et quatre espèces de roussettes (Flannery, 1995) mais l'importance du rôle de ces animaux dans la dispersion des graines zoochores reste une information peu renseignée. Ainsi, ce domaine de recherche se révèle être en plein essor, à cause de nombreuses lacunes scientifiques, et notamment grâce aux études qui se multiplient sur les services écosystémiques de la pollinisation et de la dispersion des graines de manière générale (Carpenter *et al.*, 2003; Tassin *et al.*, 2010; Zongo, 2010; Birnbaum *et al.*, 2016; Duron *et al.*, 2016).

## f. Les invasions biologiques en Nouvelle-Calédonie

En raison de l'augmentation des échanges commerciaux, la Nouvelle-Calédonie est vulnérable face à l'introduction d'espèces invasives. Les secteurs majeurs d'importation et à risques pour les invasions biologiques sont le secteur alimentaire et l'horticulture ornementale (Beauvais *et al.*, 2006; Pecl *et al.*, 2017). L'activité touristique, bien qu'elle ne représente qu'un faible risque, peut également être responsable de l'introduction d'espèces exotiques. Enfin les flux de main d'œuvre liés à l'exploitation du nickel induisent un risque important du fait de l'augmentation du nombre de points d'entrée sur le territoire (Beauvais *et al.*, 2006). Des exemples typiques d'impacts des espèces introduites sur les espèces natives et les écosystèmes peuvent être observés. Par exemple, le broutage des cerfs a un effet sur la forêt sclérophylle où le sous-bois y est condamné du fait de l'absence de recrues entraînant le changement des écosystèmes et des paysages (Jaffré et Veillon, 1991). De la même façon, les chiens et les rats par leur prédation menacent le cagou (Hunt *et al.*, 1996), un oiseau endémique nichant au sol. Au total, 38 espèces de vertébrés invasifs ont été introduits en Nouvelle-Calédonie dont des prédateurs comme le chat et le rat (Pascal *et al.*, 2006). Cependant, l'exemple de la grenouille *Dryopsophus aureus* (Lesson, 1827) introduite en Nouvelle-Calédonie se solde par une situation inattendue en terme de biologie de la conservation : alors qu'elle est largement répandue dans toutes les zones humides en Nouvelle-Calédonie, elle est menacée dans son aire d'origine, la New South Wales et figure sur la Liste Rouge de l'UICN (Nicolas *et al.*, 2015). Parmi les invertébrés, on estime que 541 espèces ont été introduites depuis l'arrivée de l'Homme sur l'archipel (Jourdan et Mille, 2006). Ainsi, avec ce nombre important d'espèces introduites, la Nouvelle-Calédonie est classée au 7<sup>ème</sup> rang mondial des pays accueillant le plus d'espèces invasives (Turbelin *et al.*, 2017). Parmi ces espèces, 6 des 14 invertébrés faisant partie des 100 espèces envahissantes qui engendrent des dysfonctionnements les plus importants selon l'IUCN sont présent en Nouvelle-Calédonie : l'escargot géant d'Afrique *Achatina fulica*, l'euglandine rose *Euglandina rosea*, l'aleurode *Bemisia tabaci*, et les fourmis *Anoplolepis gracilipes*, *Pheidole megacephala* et *Wasmannia auropunctata* (Beauvais *et al.*, 2006)

## **g. Les fourmis invasives en Nouvelle-Calédonie**

Parmi les cinq espèces de fourmis présentes sur la liste des 100 espèces envahissantes qui engendrent des dysfonctionnements les plus importants selon l'IUCN (Lowe *et al.*, 2000), la Nouvelle-Calédonie en abrite trois : la plus pénible et celle qui a le plus de conséquences est la petite fourmi de feu *W. auropunctata*, puis la fourmi noire à grosse tête *Pheidole megacephala* et enfin la fourmi folle jaune *Anoplolepis gracilipes*. La Nouvelle-Calédonie est également victime de l'invasion de la fourmi de feu tropicale *Solenopsis geminata*.

L'impact de la petite fourmi de feu (*W. auropunctata*) a été de nombreuses fois étudié en Nouvelle-Calédonie et on sait aujourd'hui qu'elle est capable de coloniser tous les types de milieux (Jourdan, 1999; Le Breton *et al.*, 2003). Une fois installée, elle sature ces milieux, élimine les autres fourmis et a une action de prédation sur les insectes qui va avoir un effet « boule de neige » et impacter indirectement les prédateurs de ces insectes (scinques, oiseaux) (Cochereau et Potiaroa, 1995; Jourdan, 1997; Jourdan *et al.*, 2002; Le Breton *et al.*, 2003, 2004; Le Breton *et al.*, 2005; Anso, 2016). Plus particulièrement, elle menace des populations de plusieurs espèces de geckos qui pollinisent et dispersent plusieurs espèces végétales (Whitaker, communication personnelle dans (Traveset et Richardson, 2006). Enfin, elle est à l'origine de l'enchaînement d'introductions et de déséquilibres écologiques comme pour les populations d'insectes phyto- et entomophages (Jourdan, 1999; Le Breton *et al.*, 2003, 2005) conduisant à l'explosion démographique d'autres ravageurs, telles les cochenilles, les aleurodes ou les psylles, et favorisant le développement de champignons telle la fumagine. D'après Traveset et Richardson (2006), étant donné l'importance mondiale de l'invasion de cette fourmi, il est nécessaire de déterminer comment elle influence les mutualismes plantes-animaux et ce notamment en Nouvelle-Calédonie. A ce titre, son impact sur la myrmécochorie n'y a jamais été étudié. A l'international, l'étude d'Horvitz et Schemske (1986) réalisée dans son aire native au Mexique montre que la petite fourmi de feu réduit la fréquence de dispersion de graines myrmécochores et que lorsqu'elles les transportent, elles ne le font que sur de très petites distances (4 cm en moyenne).

A l'inverse de *W. auropunctata*, aucune étude n'a été réalisée sur l'impact de la fourmi tropicale de feu, *S. geminata*, en Nouvelle-Calédonie. Elle est la plus distribuée et la plus anciennement dispersée par l'Homme, et ce depuis le 16<sup>ème</sup> siècle (Gotzek *et al.*, 2015) et elle est d'ailleurs la plus anciennement introduite en Nouvelle-Calédonie avec une date d'arrivée estimée à 1881 (Emery, 1883). Dans de nombreux écosystèmes perturbés des zones néotropicales humides, elle représente un prédateur important d'arthropodes et de graines de « mauvaises herbes » (Risch et Carroll, 1982; Carroll et Risch, 1984). Sa prédation sur les arthropodes y provoque une augmentation de l'abondance des ravageurs en tuant leurs prédateurs (Risch *et Carroll*, 1982). Elle y prédate les graines tout comme les élaïosomes, dissémine de faibles quantités de graines, sur de faibles distances (8 cm en moyenne), enfouit rarement les graines qu'elle transporte et les laisse plutôt à la surface du sol (Horvitz et Schemske, 1986). Ce dernier résultat semble étonnant puisque par ailleurs, elle est connue pour stocker les graines qu'elle transporte dans des greniers (Cumberland et Kirkman, 2013).

## 7. Problématique

Déterminer les conséquences de la dispersion des graines par les fourmis sur les populations végétales est devenu un sujet très important en raison de l'expansion mondiale de plusieurs espèces de fourmis envahissantes (Christian et Stanton, 2004). La majorité des études sur ce sujet ne se sont intéressées qu'à la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) et la fourmi de feu (*Solenopsis invicta*), et ce bien que de nombreuses autres espèces de fourmis introduites sont suffisamment abondantes pour rivaliser avec les fourmis indigènes pour les ressources telles que les graines (Holway *et al.*, 2002; Ness et Bronstein, 2004; Rodriguez-Cabal *et al.*, 2009). De plus, de nombreuses espèces introduites pourraient potentiellement devenir invasives à l'avenir.

Ces impacts potentiels d'autres espèces de fourmis envahissantes sur la dispersion des graines myrmécochores est une question d'intérêt grandissant pour le maintien des écosystèmes compte tenu du nombre croissant d'espèces déplacées (McGlynn, 1999; Lach *et al.*, 2010; Rodriguez-Cabal *et al.*, 2012). Par ailleurs, la variation des traits liés au mutualisme entre espèces indigènes et invasives peut exacerber la propagation d'espèces envahissantes («*invasionnal meltdown*») si les partenaires envahissants interagissent plus fortement. Par exemple, dans leur étude, Prior *et al.* (2015) montrent que l'invasion par une fourmi dispersant les graines (*Myrmica rubra*) favorise le recrutement d'une plante invasive co-introduite par rapport aux plantes myrmécochores natives.

Ce travail de thèse s'inscrit dans le contexte des invasions biologiques en système insulaire et de leurs effets sur un mutualisme entre plantes et fourmis. Pour répondre à cette problématique, nous avons choisi de nous focaliser sur la myrmécochorie dans différents habitats sur substrat ultramafique où ce mutualisme est *a priori* prépondérant. L'intérêt de travailler sur substrat ultramafique est triple : i) il représente la condition la plus favorable pour l'existence d'espèces végétales myrmécochores du fait de son faible taux en nutriments, expliquant l'incidence élevée de plantes myrmécochores telles que les flores d'Australie (Westoby *et al.*, 1991; Lengyel *et al.*, 2010) ; ii) il est impacté par l'industrie minière qui se doit de restaurer les habitats détruits par la reconstruction de biotopes; iii) il héberge une gamme de formations végétales qui sont victimes d'invasions importantes par des fourmis exotiques avec des impacts négatifs potentiels sur les services de dispersion de graines, en particulier *W. auropunctata* et *S. geminata*.

## 8. Hypothèses et organisation de la thèse

Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour répondre à la problématique de cette thèse et constituent les différents chapitres:

1. Etant donné que la flore de Nouvelle-Calédonie présente des affinités avec celle d'Australie, qui est un « hot spot » de myrmécochorie, nous supposons qu'il existe des plantes myrmécochores en Nouvelle-Calédonie, et plus particulièrement sur les substrats ultramafiques. Pour le vérifier, des recherches bibliographiques et sur le terrain permettront d'établir un inventaire d'espèces végétales natives candidates à la myrmécochorie en Nouvelle-Calédonie. Puis la vérification de la présence d'une structure type élaïosome sur les graines ainsi que leur poids moyen permettront de confirmer le caractère myrmécochore des graines sélectionnées. Enfin, la répartition de ces espèces végétales sur les différents types de substrats, en particulier sur les substrats ultramafiques de façon obligatoire ou facultative et leur répartition dans les différents types de formations végétales (forêt dense humide, forêt sèche, maquis, etc...) permettront de comparer les résultats avec les espèces végétales myrmécochores d'Australie (**chapitre 2**)

2. Puisque des espèces végétales myrmécochores pourraient être présentes en Nouvelle-Calédonie, les fourmis disséminatrices ayant permis l'émergence de cette stratégie de dispersion doivent être également présentes dans la myrmécofaune néo-calédonienne. Des recherches bibliographiques et des observations de terrain permettent d'établir une liste de taxons natifs, endémiques et introduits potentiellement impliqués dans la dispersion des graines myrmécochores par leur caractère granivore ou leur attrait pour les élaïosomes (**chapitre 2**)

3. Les communautés de fourmis disséminatrices de graines peuvent présenter des compositions différentes en fonction des formations végétales sur substrats ultramafiques où les espèces myrmécochores sont prépondérantes. Ainsi, les milieux perturbés tels que les maquis pourraient présenter une concentration d'espèces invasives plus importante. La caractérisation de ces communautés au sein d'une succession végétale sur substrats ultramafiques, le long d'un gradient de perturbation, permettra de voir s'il y a un contraste entre milieux ouverts (maquis pionniers et revégétalisés) et milieux fermés (maquis paraforestier et forêt) (**chapitre 3**)



4. Les graines myrmécochores étant adaptées à la dispersion par les fourmis grâce à la production d'un élaïosome, elles doivent être plus attractives que des graines qui en sont dépourvues. Par ailleurs, les préférences, si elles sont les mêmes entre fourmis endémiques et invasives, pourraient entraîner une compétition avec des répercussions sur la dispersion des graines myrmécochores. Pour vérifier le caractère attractif des graines myrmécochores d'espèces végétales natives ou endémiques par rapport à des graines natives ou endémiques sans élaïosome, des tests de choix par paire permettront d'observer les préférences des fourmis. Ces préférences pourront être comparées entre fourmis endémiques et fourmis introduites (**chapitre 4**)

5. Les fourmis natives et introduites n'ont pas la même efficacité en ce qui concerne la dispersion des graines myrmécochores. L'observation directe de la dispersion de graines myrmécochores natives dans différentes formations végétales (maquis pionniers et lisières de maquis paraforestier : **chapitre 4**; maquis paraforestier : **chapitre 5**) et la comparaison de la qualité de dispersion entre fourmis natives et introduites devrait permettre de vérifier cette dernière hypothèse.



## Chapitre 2: Etat des lieux de la myrmécochorie en Nouvelle-Calédonie

---

### 1. Introduction

Dans la plupart des écosystèmes où la myrmécochorie est commune, plusieurs espèces de fourmis sont capables de disperser les graines myrmécochores. Ainsi, de nombreuses études parlent de mutualisme « diffus » (Berg, 1966; Handel, 1976; Beattie et Hughes, 2002; Garrido *et al.*, 2002). Cependant, une dispersion efficace de ces graines est fournie par un petit sous-ensemble de fourmis, souvent de l'ordre de deux à trois espèces (Giladi, 2006; Gove *et al.*, 2007; Warren et Giladi, 2014).

La Nouvelle-Calédonie présente de nombreuses affinités avec la flore d'Australie dont on sait qu'elle est la plus riche en espèces myrmécochores à l'échelle mondiale (Lengyel *et al.*, 2009, 2010). Pourtant, à notre connaissance, il n'existe qu'une seule étude qui mentionne l'existence de plantes néo-calédoniennes ayant développé des adaptations spéciales pour la dispersion par les fourmis (Bayly *et al.*, 2013). En revanche, aucune étude sur les fourmis disséminant des graines n'a été réalisée dans cet archipel. Par ailleurs, de nombreuses espèces végétales invasives sont myrmécochores (Lengyel *et al.*, 2009) et les fourmis natives tout comme les fourmis invasives peuvent être responsables de leur propagation dans les milieux (Jensen et Six, 2006; Berg-Binder et Suarez, 2012; Montesinos *et al.*, 2012; Prior *et al.*, 2015).

Afin de faire le bilan de ce service écologique, nous avons réalisé l'inventaire de plantes myrmécochores en Nouvelle-Calédonie. Nous proposons également une liste d'espèces végétales introduites en Nouvelle-Calédonie candidates à la myrmécochorie ainsi qu'une liste de fourmis natives, endémiques et introduites potentiellement disséminatrices de graines myrmécochores.

## 2. Matériel et méthodes

Notre démarche a consisté à croiser le maximum de sources d'informations pour détecter les espèces myrmécochores et potentiellement myrmécochores en Nouvelle-Calédonie. Pour cela, nous avons tout d'abord sélectionné les familles et genres candidats en Nouvelle-Calédonie à partir des 22 familles comportant au moins 50% d'espèces myrmécochores et des 334 genres d'angiospermes identifiés par la revue de Lengyel *et al.*, (2010). Après ce premier niveau de filtre, nous avons élargi notre recherche bibliographique via l'interrogation de la plateforme ISI Web of Science pour les publications parues sur la période postérieure à la synthèse de Lengyel et ce jusqu'en 2017. Les termes choisis pour filtrer les publications étaient « myrmecochor\* or elaiosome ». Dans un troisième temps nous nous sommes penchés sur les éléments spécifiques de la Nouvelle-Calédonie en s'intéressant aux familles et genres endémiques. Pour ce faire, nous nous sommes appuyés sur les référentiels taxonomiques disponibles et sur des synthèses récentes des caractéristiques de la flore globale calédonienne (Morat *et al.*, 2012; Munzinger *et al.*, 2016; Suprin, 2011a, 2011b, 2013). Ce dernier volet a été couplé avec l'exploration des planches de l'Herbier du Centre IRD de Nouméa ainsi que les volumes de la Flore de Nouvelle-Calédonie pour trouver des indices sur l'existence d'élaïosome éventuels. Puis, nous avons exploré la liste des plantes introduites en Nouvelle-Calédonie afin de détecter des plantes exotiques potentielles myrmécochores. Nous nous sommes principalement appuyé sur la liste des espèces végétales introduites produite par le Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Végétale Appliquées de l'IRD de Nouméa (Héquet *et al.*, 2009). Enfin, nous avons réalisé un travail d'enquête auprès de collègues botanistes de l'UMR DIADE, l'UMR AMAP, le CIRAD, l'IAC, des partenaires privés impliqués dans la revégétalisation, bureaux d'études et pépinières (en particulier Bota environnement, Eriaxis...) ainsi que des partenaires industriels comme la Pépinière de la société Vale Inco à Goro. Nous avons ensuite cherché des informations bibliographiques sur le type de formations végétales et de substrats sur lesquels les espèces candidates évoluent auprès des partenaires précédemment cités. Enfin, nous avons vérifié la présence d'une structure charnue type élaïosome sur les graines recensées ainsi que le poids moyen d'une graine après avoir récolté ces graines sur le terrain ou trouvé l'information dans la bibliographie.

Pour le volet fourmis partenaires, nous avons réalisé une recherche spécifique au niveau générique de l'ensemble des genres connus en Nouvelle-Calédonie (N=54) pour détecter les genres candidats. Pour cela, nous avons interrogé la plateforme bibliographique ISI Web of Science comportant le nom de genre ainsi que le terme « myrmecocho\* » afin de voir si à travers le monde, ces différents genres hébergent des espèces réputées pour disperser des graines myrmécochores ou avoir un comportement granivore.

### 3. Résultats

#### a. Espèces végétales candidates à la myrmécochorie

##### i. Espèces natives et endémiques de Nouvelle-Calédonie

A partir de nos différentes recherches bibliographiques et dans les bases de données, nous avons pu identifier 443 espèces néo-calédoniennes candidates à la myrmécochorie. Pour cet ensemble d'espèces, il nous a ensuite fallu établir la présence effective d'une structure charnue type élaïosome sur les graines (Figure 15).



**Figure 15. Exemples de graines d'espèces myrmécochores endémiques de Nouvelle-Calédonie: graines de a. *Denhamia fournieri*, b. *Lethedon sp.* et c. *Austrobuxus rubiginos*. Les flèches indiquent les élaïosomes (©Maureen Cateine).**

Nous avons ainsi pu valider la présence d'un élaïosome pour 113 espèces (Annexe 1). Dans le même temps, 143 taxons ont été écartés, faute de la présence avérée d'un élaïosome. Enfin, parmi les 187 espèces restantes, 40 semblent posséder une structure morphologique (Annexe 2) mais il n'a pas été possible de confirmer qu'il s'agissait de structure de type élaïosome et pour les 147 dernières nous n'avons pas pu recueillir d'informations sur la présence ou l'absence d'une structure (Annexe 3). Au total, nous considérons donc la présence de 300 espèces à potentiel myrmécochores en Nouvelle-Calédonie, soit 8% de la flore connue. Celles-ci se répartissent dans 27 familles et 62 genres (Tableau 2 et Tableau 3). Le taux d'endémicité global de ces espèces est de 86%.

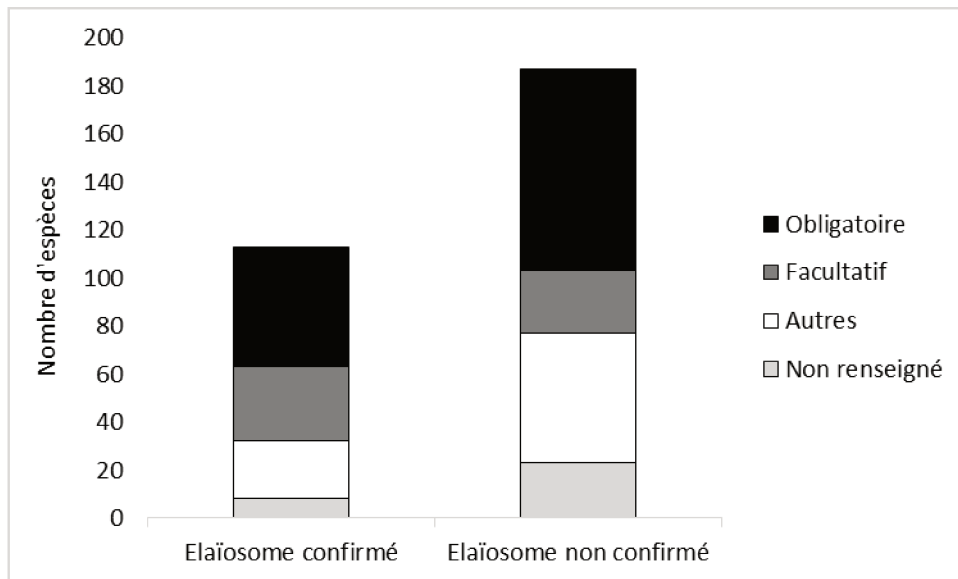
**Tableau 2. Répartition des genres et espèces myrmécochores (pour les espèces dont la présence d'un élaïosome a été confirmée) (n=113) dans les différentes familles et taux d'endémicité.**

	<b>Famille</b>	<b>Nombre de genres</b>	<b>Nombre d'espèces</b>	<b>Dont nombre d'espèces endémiques</b>
<b>Elaïosome confirmé</b>	Sapindaceae	7	38	35
	Euphorbiaceae	4	15	13
	Picrodendraceae	3	10	9
	Meliaceae	1	9	8
	Dilleniaceae	2	7	6
	Celastraceae	2	6	6
	Elaeocarpaceae	1	6	6
	Thymelaeaceae	1	5	4
	Rutaceae	2	4	4
	Fabaceae	2	3	0
	Rhizophoraceae	1	3	3
	Salicaceae	2	3	3
	Asparagaceae	1	1	1
	Cyperaceae	1	1	1
	Malvaceae	1	1	0
Violaceae	1	1	1	

**Tableau 3. Répartitions des genres et espèces potentiellement myrmécochores (pour les espèces dont la présence d'un élaïosome est à vérifier) (n=187) dans les différentes familles et taux d'endémicité.**

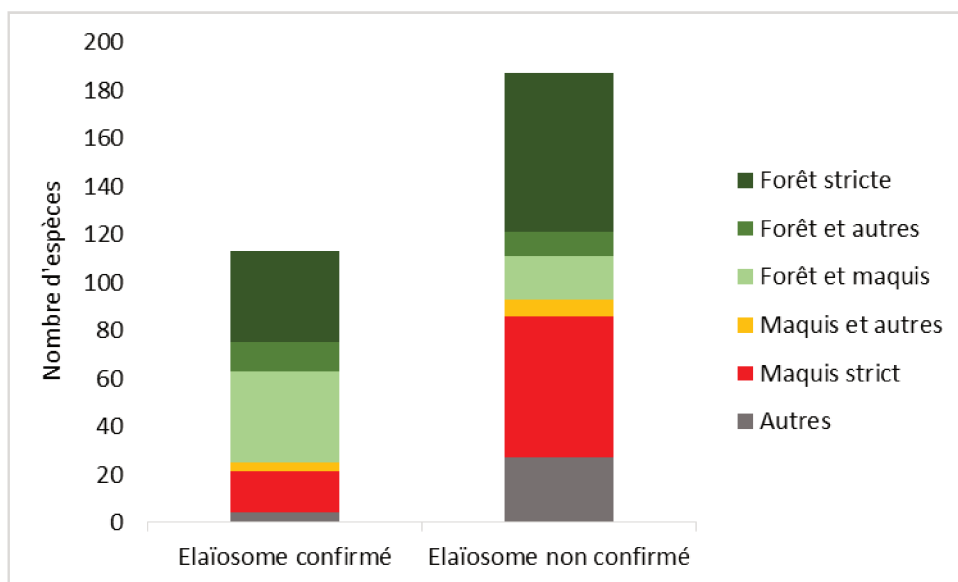
	<b>Famille</b>	<b>Nombre de genres</b>	<b>Nombre d'espèces</b>	<b>Dont nombre d'espèces endémiques</b>
<b>Elaïosome non confirmé</b>	Rutaceae	8	34	33
	Sapindaceae	8	26	25
	Primulaceae	5	22	17
	Salicaceae	2	22	21
	Dilleniaceae	1	17	17
	Euphorbiaceae	5	13	8
	Piperaceae	1	10	5
	Cyperaceae	2	9	3
	Thymelaeaceae	1	9	9
	Violaceae	2	7	7
	Apocynaceae	2	3	1
	Asteraceae	2	3	3
	Picrodendraceae	1	2	2
	Asparagaceae	1	1	1
	Cleomaceae	1	1	0
	Dioscoreaceae	1	1	0
	Goodeniaceae	1	1	1
	Hypoxidaceae	1	1	0
	Iridaceae	1	1	0
	Malvaceae	1	1	1
Meliaceae	1	1	1	
Poaceae	1	1	0	
Polygalaceae	1	1	1	

En ce qui concerne les préférences de substrats édaphiques, les 113 espèces à élaïosome se rencontrent à 72% sur substrat ultramafique de façon obligatoire ou facultative et 21% sur d'autres types de substrats (Figure 16). Pour les 7% restant, l'information est manquante. Parmi les 187 autres espèces, celles-ci sont réparties à 59% sur substrat ultramafique de façon obligatoire ou facultative. Les espèces restantes sont réparties à 29% sur d'autres types de substrats. Seules 12% n'ont pas d'information quant à leur préférence de substrat (Figure 16).



**Figure 16. Nombre d'espèces à potentiel myrmécochore sur les substrats édaphiques ultramafiques.**

Les espèces pour lesquelles la présence d'un élaïosome a été confirmée se rencontrent à 75% dans les forêts denses humides, dont 46% y sont inféodées de façon stricte (Figure 17). Parallèlement, 49% des taxons peuvent être retrouvés dans les maquis miniers dont 36% de façon stricte (Figure 17).



**Figure 17. Répartition des espèces pour lesquelles la présence d'un élaïosome a été confirmée ou non dans les différents types de formations végétales.**

Les informations concernant le poids des graines ont été très difficiles à trouver en raison d'un manque d'informations sur la répartition ou la phénologie des espèces et seules 21 espèces ont pu être renseignées (Tableau 4).



**Tableau 4. Poids moyen connu de graines mymécochores. Le surlignage noir indique les espèces qui dépassent le seuil de 100 mg (poids plus adapté à la dispersion par de grandes fourmis comme *Odontomachus*).**

FAMILLE	TAXON	POIDS MOYEN D'UNE GRAINE (en g)
ASPARAGACEAE	<i>Lomandra insularis</i>	0,0246
CELASTRACEAE	<i>Denhamia fournieri</i> subsp. <i>drakeana</i>	0,011
CELASTRACEAE	<i>Dicarpellum baillonianum</i>	0,0487
CELASTRACEAE	<i>Dicarpellum pronyense</i>	0,017
CYPERACEAE	<i>Lepidosperma perteres</i>	0,0027-0,0037
DILLENACEAE	<i>Hibbertia lucens</i>	0,014
DILLENACEAE	<i>Hibbertia pancheri</i>	0,016
ELAEOCARPACEAE	<i>Dubouzetia confusa</i>	0,096
FABACEAE	<i>Acacia simplex</i>	0,0318
FABACEAE	<i>Acacia spirorbis</i>	0,014
MELIACEAE	<i>Dysoxylum roseum</i>	0,048
PICRODENDRACEAE	<i>Austrobuxus carunculatus</i>	0,061
PICRODENDRACEAE	<i>Austrobuxus cuneatus</i>	0,055
PICRODENDRACEAE	<i>Longetia buxoides</i>	0,025
RHIZOPHORACEAE	<i>Crossostylis grandiflora</i>	0,0003747
SAPINDACEAE	<i>Arytera arcuata</i>	0,123
SAPINDACEAE	<i>Elattostachys apetala</i>	0,044
SAPINDACEAE	<i>Guioa glauca</i> var. <i>glauca</i>	0,135
SAPINDACEAE	<i>Guioa glauca</i> var. <i>vulgaris</i>	0,062
SAPINDACEAE	<i>Guioa villosa</i>	0,126
SAPINDACEAE	<i>Guioa microsepala</i>	0,126

ii. Flore introduite en Nouvelle-Calédonie

Nos recherches ont permis d'établir une liste de 139 espèces végétales candidates à la myrmécochorie parmi les 2 008 espèces introduites en Nouvelle-Calédonie (Héquet *et al.*, 2009). Ces espèces sont réparties dans 29 familles et 47 genres. Pour établir la présence d'une structure type élaïosome nous nous sommes focalisés sur les 99 espèces principales menaçantes tel que défini par Héquet *et al.*, (2009). Ainsi, nous avons pu confirmer la présence d'un élaïosome pour deux espèces : *Jatropha gossypifolia* et *Ricinus communis*. Par contre, 4 espèces ont été écartées faute de présence d'un élaïosome (*Acacia farnesiana*, *Acacia nilotica*, *Grevillea robusta* et *Turnera ulmifolia*) (Annexe 4).

## **b. Fourmis candidates à la dispersion des graines en Nouvelle-Calédonie**

La recherche de genres communs entre ceux présents en Nouvelle-Calédonie et ceux connus ailleurs dans le monde pour posséder des espèces disséminatrices de graines myrmécochores a permis d'établir une liste de 27 genres candidats (Tableau 5). Ces genres incluent des espèces omnivores, opportunistes et granivores réalisant une dispersion primaire mais également secondaire de ces types de graines. Les 27 genres regroupent 103 espèces (Annexe 5) dont 59% sont endémiques, 17% natives et 23% introduites. Les familles représentées sont les Myrmicinae à 38%, les Formicinae à 24%, les Ectatomminae à 17%, les Dolichoderinae à 14% et les Ponerinae à 7%.

**Tableau 5. Liste des genres de fourmis disséminatrices de graines en Nouvelle-Calédonie.**

Sous-famille	Tribu	Genre	Distance de dispersion moyenne (m)	Références (non exhaustif)
DOLICHODERINAE	Dolichoderini	Dolichoderus	0,1	(Auld et Denham, 1999; Murray, 1986)
DOLICHODERINAE	Leptomyrmecini	Anonychomyrma	?	(Auld et Denham, 1999; Lomov et al., 2009; Beaumont et al., 2011)
DOLICHODERINAE	Leptomyrmecini	Iridomyrmex	10,49	(Bond et Slingsby, 1984; Whitney, 2002)
DOLICHODERINAE	Leptomyrmecini	Leptomyrmex	?	(Berg, 1975)
DOLICHODERINAE	Tapinomini	Tapinoma	0,57	(Beattie et Lyons, 1975; Culver et Beattie, 1978)
DOLICHODERINAE	Tapinomini	Technomyrmex	?	(Gove et al., 2007)
ECTATOMMINAE	Ectatommini	Rhytidoponera	2,30	(Gove et al., 2007)
FORMICINAE	Camponotini	Camponotus	2,06	(Gove et al., 2007; Youngsteadt et al., 2008)
FORMICINAE	Camponotini	Polyrhachis	1,60	(Pfeiffer et al., 2004)
FORMICINAE	Lasiini	Nylanderia	0,20	(Rabello, 2013)
FORMICINAE	Lasiini	Paraparatrechina	0,61	(Pfeiffer et al., 2004; Stuble et al., 2010)
FORMICINAE	Lasiini	Paratrechina	0,61	(Torres, 1984; Ness et Bronstein, 2004)
FORMICINAE	Myrmelachistini	Brachymyrmex	?	(Stuble et al., 2010)
FORMICINAE	Plagiolepidini	Anoplolepis	0,15	(Gómez et Oliveras, 2003; Gove et al., 2007)
FORMICINAE	Plagiolepidini	Plagiolepis	?	(Narbona et al., 2005)
MYRMICINAE	Attini	Pheidole	0,42	(Stuble et al., 2010; Beaumont et al., 2013)
MYRMICINAE	Attini	Wasmannia	0,04	(Horvitz et Beattie, 1980; Ness et al., 2004)
MYRMICINAE	Crematogastrini	Cardiocondyla	?	(Henao-Gallego et al., 2012)
MYRMICINAE	Crematogastrini	Crematogaster	0,47	(Leal et al., 2007; Pfeiffer

				et al., 2004)
MYRMICINAE	Crematogastrini	Meranoplus	0,21	(Andersen et Morrison, 1998; Rodriguez-Cabal et al., 2009)
MYRMICINAE	Crematogastrini	Tetramorium	0,20	(Oostermeijer, 1989; Gómez et al., 2003; Dostál, 2005; Ohnishi et al., 2008)
MYRMICINAE	Solenopsidini	Monomorium	2,60	(Andersen et Morrison, 1998; Beaumont et al., 2011)
MYRMICINAE	Solenopsidini	Solenopsis	0,04	(Torres, 1984; Leal et al., 2007; Stuble et al., 2010)
MYRMICINAE	Stenammini	Aphaenogaster	1,77	(Morales et Heithaus, 1998; Ness et al., 2009; Kwit et al., 2012; Takahashi et Itino, 2012)
PONERINAE	Ponerini	Anochetus	?	(Escala et al., 2001)
PONERINAE	Ponerini	Leptogenys	1,5	(Pfeiffer et al., 2004)
PONERINAE	Ponerini	Odontomachus	1,68	(Almeida et al., 2013; García-Robledo et Kuprewicz, 2009)

D'après la littérature, les distances moyennes de dispersion associées aux genres présents en Nouvelle-Calédonie s'étalent de 0,04 m pour *Wasmannia* et *Solenopsis* à 10,49 m pour *Iridomyrmex* (Tableau 5). Ces distances sont conditionnées par la taille des fourmis elles-mêmes (Ness *et al.*, 2004). Cependant pour les espèces calédoniennes, ces données de distance restent théoriques et nécessitent d'être vérifiées par des manipulations de terrain. Nos travaux de thèse ont d'ailleurs permis de valider certaines de ces distances (voir chapitres 4 et 5).

#### 4. Discussion

D'après notre inventaire, ce sont quasiment 18% des familles d'angiospermes (n=27) de Nouvelle-Calédonie qui possèderaient des espèces candidates à la myrmécochorie. Parmi ces familles, 7 sont répertoriées dans l'étude de Lengyel *et al.*, (2010) comme possédant au moins 50% d'espèces myrmécochores : Les Dilleniaceae, les Primulaceae, les Picrodendraceae, les Violaceae, les Polygalaceae, Cleomaceae et Goodeniaceae. Les Dilleniaceae sont la 5<sup>ème</sup> famille la plus représentée, notamment grâce au genre *Hibbertia* qui comporte en Nouvelle-Calédonie 23 espèces considérées comme myrmécochores. La famille des Primulaceae arrive en 6<sup>ème</sup> position avec essentiellement le genre *Myrsine* représenté par 15 espèces. Puis, la famille des Picrodendraceae avec essentiellement le genre *Austrobuxus* (10 espèces), les Violaceae avec les genres *Agatea* et *Hybanthus* et enfin les Polygalaceae, les Cleomaceae et les Goodeniaceae représentées par une seule espèce chacune. Ces résultats suggèrent l'existence de radiations adaptatives de certains genres et pourraient illustrer l'avantage évolutif de la présence de ce mutualisme. Cependant cette piste nécessite d'être testée.

Au sein des 27 familles, les Sapindaceae sont la famille la plus représentée dans notre liste (64 espèces). Cependant parmi les Sapindaceae, d'après le modèle de Hughes *et al.* (1994a), les graines de certaines espèces pourraient être trop lourdes pour permettre un transport par les fourmis (poids > 100 mg). Toutefois, ces poids élevés sont compatibles avec les fourmis du genre *Odontomachus*, voire d'autres espèces de taille similaire telles que *Leptogenys* ou des *Camponotus* (ces genres ont des tailles proches des *Odontomachus*).

Sur les 113 espèces pour lesquelles la présence d'une structure type élaïosome a été confirmée, une très grande majorité (72%) se retrouve sur substrat ultramafique. Ceci est également observé pour les espèces dont la présence d'une structure sur les graines n'a pas pu être vérifiée (59%). Ces forts taux coïncident avec l'hypothèse selon laquelle l'apparition de l'élaïosome sur les graines serait liée à la faible teneur en nutriments (Westoby *et al.*, 1991). En effet, il est moins coûteux en termes d'énergie investie pour un végétal de produire une petite structure telle qu'un élaïosome plutôt qu'un fruit charnu.

Les forêts denses humides abritent le plus grand nombre d'espèces myrmécochores (75% dont 46% de façon stricte) devant les maquis (49% des espèces dont 36% de façon stricte). Ceci est également vrai pour le reste des 187 espèces (50% dont 70% de façon stricte). Ce fait est étonnant puisque dans les parties du globe où la myrmécochorie est présente sur substrats pauvres en nutriments (e.g. Australie, Afrique du Sud, région Méditerranéenne), les espèces myrmécochores sont plutôt retrouvées dans des formations végétales ouvertes et sclérophylles. Par ailleurs, les sols de la forêt dense humide diffèrent des maquis par leur couche de litière plus épaisse, leurs taux de décomposition plus élevés et leurs concentrations en nutriments plus élevées (Isnard *et al.*, 2016), notamment en potassium (Read *et al.*, 2006) qui est normalement un facteur important de l'apparition de la myrmécochorie lorsque ses teneurs sont faibles dans le sol (Milewski et Bond, 1982; Westoby *et al.*, 1991; Hughes *et al.*, 1993).

La Nouvelle-Calédonie présenterait donc une particularité quant à la répartition de ses espèces végétales myrmécochores par rapport à l'Australie où ces espèces sont plutôt retrouvées dans des milieux ouverts. Nous pouvons émettre deux hypothèses concernant cette répartition originale : i) la présence des espèces myrmécochores néo-calédoniennes en forêt serait liée à la présence d'un genre de fourmis, *Rhytidoponera*, retrouvé exclusivement dans les milieux fermés tels que les forêts et réputé en Australie pour sa fonction de disséminateur majeur de graines myrmécochores mais plutôt en milieu ouvert (Lubertazzi *et al.*, 2010; Majer *et al.*, 2011) ou ii) suivant l'hypothèse selon laquelle l'apparition de la myrmécochorie résulterait plutôt d'interactions agonistiques entre les graines et les fourmis via la prédation et donc la dispersion (Rico-Gray et Oliveira, 2007), une abondance plus importante des fourmis dans les forêts aurait pu amener les végétaux à produire un élaïosome pour manipuler le comportement des fourmis. Ainsi, la production de cet élaïosome permet d'influencer le devenir de leurs graines en permettant une dispersion vers un site favorable à la germination et l'établissement de la plantule tout en ayant un faible coût physiologique et énergétique. Pour vérifier cette seconde hypothèse, il faudrait étudier l'abondance des fourmis dans cette formation végétale par rapport aux autres types de formations.

L'état actuel des connaissances sur l'évolution des formations végétales sur substrat ultramafique, en particulier les successions écologiques après le feu, nous indique que depuis l'arrivée de l'Homme, l'augmentation de la fréquence des feux a transformé une grande partie de la végétation en maquis en éliminant la forêt dense humide, ce qui menace certaines espèces forestières (McCoy *et al.*, 1999; Stevenson *et al.*, 2001; Curt *et al.*, 2015; Gomez *et al.*, 2015). En effet, la forêt recouvrait un peu plus de 11 600 km<sup>2</sup> de la Grande-Terre avant l'arrivée de l'Homme (Mittermeier *et al.*, 1999) mais ne recouvre aujourd'hui plus que 1 100-1 200 km<sup>2</sup> sur les substrats ultramafiques et 1 800 km<sup>2</sup> sur les autres types de substrats de la Grande-Terre (Isnard *et al.*, 2016). De ce fait, les maquis qui représentent aujourd'hui l'une des formations végétales les plus importantes en termes de couverture sur les substrats ultramafiques ne l'ont pas toujours été. Il est plausible de penser que l'abondance des fourmis pourrait avoir été plus importante dans les forêts comparé aux maquis.

La liste finale d'espèces végétales introduites candidates à la myrmécochorie contient 135 espèces réparties dans 28 familles soit environ 7% des espèces végétales introduites en Nouvelle-Calédonie. Tout comme la liste des espèces candidates natives, elle est non exhaustive et demande à être alimentée par de futures recherches pour pouvoir éventuellement prédire un caractère invasif plus important si des fourmis disséminatrices majeures sont retrouvées dans les milieux d'introduction de ces plantes.

Par ailleurs, le service de dispersion des graines d'espèces myrmécochores envahissantes pourrait également être rendu par les fourmis natives de Nouvelle-Calédonie. Plusieurs auteurs signalent à travers la planète de tels exemples d'interactions mutualistes entre des myrmécochores introduites et des fourmis natives (Smith, 1989; Holmes, 1990; Bossard, 1991; Jensen et Six, 2006). De la même façon, il est possible que la présence ou l'introduction de fourmis invasives puissent promouvoir la dispersion d'espèces myrmécochores invasives exotiques (Simberloff et Holle, 1999; Richardson *et al.*, 2000; Rowles et O'Dowd, 2009; Prior *et al.*, 2015) et entraîner des impacts significatifs sur le maintien à long terme des communautés végétales natives. Compte tenu du mutualisme diffus, on pourrait imaginer la possibilité pour des espèces de fourmis envahissantes de promouvoir la dispersion d'espèces myrmécochores natives (Blight, 2010). Cette question fait l'objet de cette thèse.



La plupart des fourmis disséminatrices de graines appartiennent aux sous-familles des Dolichoderinae, des Formicinae, ou des Myrmicinae (Ness *et al.*, 2004). Notre liste de fourmis candidates à la dispersion des graines myrmécochores comporte 103 taxa répartis dans 27 genres, ce qui représente plus de la moitié des espèces de fourmis présentes en Nouvelle-Calédonie (Jourdan, non publié). Le taux important d'espèces natives et endémiques dans notre liste (76%) confirme que la myrmécochorie existe probablement naturellement dans les écosystèmes néo-calédoniens. Les Myrmicinae représentent la sous-famille la plus importante de notre liste. Ce résultat n'est pas surprenant puisqu'elle est la sous-famille la plus riche avec environ 6700 espèces décrites au monde et l'une des plus représentées en Nouvelle-Calédonie avec pas loin de 70 espèces décrites. Ces espèces ont des tailles très variables, allant de 1 à 10 mm de long. Cette caractéristique entraînerait des distances de dispersion étalées sur une grande étendue de distance et une gamme de poids de graines assez large. Par ailleurs, alors que de nombreuses espèces sont des prédateurs généralistes, certaines sont spécialisées dans la granivorie. Ces régimes alimentaires coïncident avec une dispersion des graines myrmécochores par intérêt pour l'élaïosome, imitant l'odeur d'une proie, ou par intérêt pour la graine elle-même. Enfin, le taux de fourmis introduites candidates à la dispersion des graines myrmécochores en Nouvelle-Calédonie (23%) démontre la possible importance de ces fourmis dans ce phénomène. Il reste cependant à déterminer la répartition de ces espèces dans les différentes formations végétales sur substrats ultramafiques ainsi que leurs capacités de coexistence avec les fourmis natives et endémiques.



## Chapitre 3: Les communautés de Formicidae au cours des successions végétales

---

Ce chapitre constitue l'ébauche d'un article scientifique et reprend des éléments du stage d'Inès Gayral, encadré par Olivier Blight, Hervé Jourdan et Thierry Dutoit et réalisé au sein de l'UMR IRD-CNRS 7263 IMBE.

## 1. Résumé

Les activités anthropiques telles que l'extraction des ressources minières et les incendies d'origine humaine ont profondément et durablement modifié le paysage néo-calédonien, jusqu'au fonctionnement même des écosystèmes miniers. Impliquées dans de nombreuses interactions biotiques, les fourmis sont considérées aujourd'hui comme de véritables ingénieures des écosystèmes structurant notamment les communautés végétales. Cette étude s'est portée sur la composition, la richesse spécifique et la structure de la myrmécofaune le long d'un gradient de perturbation anthropique du milieu sur roche ultramafique et de sites végétalisés dans le cadre d'une restauration écologique. Nous avons mis en évidence des communautés de fourmis significativement différentes entre les milieux de type « ouvert » (décapé, maquis et restauré) et ceux de type « fermés » (paraforestier et forestier). De plus, en moyenne 20 ans après leur végétalisation, les communautés des sites restaurés se différencient toujours d'un point de vue de leur structure des communautés des sites de références (maquis). Nous discutons ici des possibles causes de cet apparent échec de restauration comme l'influence de la nature du milieu avoisinant dans la recolonisation des sites végétalisés et celle des espèces introduites qui semblent être favorisées au détriment des espèces locales.

Mots clefs : Formicidae; végétalisation ; indicateur biologique ; espèces introduites

## 2. Abstract

Human activities such as the extraction of mineral resources and man-made fires have profoundly and permanently altered the vegetation to the very functioning of the New Caledonia mining ecosystems. Involved in numerous biotic interactions, ants are considered today as real ecosystems engineers, notably structuring plant communities. As part of an ecological restoration, this study focuses on the myrmecofauna's composition, species richness and structure along the disturbance gradient of environments of ultramafic rocks and vegetated areas. It evaluates the significant differences of ant colonies between "open" environments (stripped bare, scrubland and restored) and "close" environments (forest and "paraforestier"). In addition, on average 20 years after revegetation, the communities of restored sites always differ from their referenced sites by their structure. This led to a reflection on the influence of the nearby environment in the recolonization of vegetated sites and that of introduced species seemingly privileged to the detriment of native species in the context of this ecological restoration.

Key-words: Formicidae; vegetalisation; bioindicator; introduced species

### 3. Introduction

Under the pressure of anthropogenic activities, the biosphere undergoes global changes that concern habitats, resources, population collapse and species distribution (Butchart *et al.*, 2010; Dirzo *et al.*, 2014). As an example, the increasing of sea and air trades over the past century is responsible for the introduction into new territories of exotic species (Lenzen *et al.*, 2012; Lenda *et al.*, 2014; Gotzek *et al.*, 2015) which are the second main cause of biodiversity loss worldwide (Bellard *et al.*, 2016b) but the first one in islands (Tershy *et al.*, 2015). Because of them, habitat loss and natural resources exploitation, islands harbour much of the world's threatened biodiversity.

Like most Pacific islands, the biodiversity hotspot of New Caledonia is a major recipient of exotic species. Among them, ants belong to the most ubiquitous and harmful invaders (Lowe *et al.*, 2000) and three of the world's 100 worst invasive species, *Wasmannia auropunctata*, *Pheidole megacephala* and *Anoplolepis gracilipes* are found in all New Caledonia's main habitat types (Berman *et al.*, 2013a). Moreover, in addition to invasive species, native fauna is also seriously threatened by habitat loss because of fire and mining activity (Curt *et al.*, 2015; Losfeld *et al.*, 2015).

Nickel mining activity is a strong component of the island's economy which is the world's fifth largest producer and has nearly 9% of the world's reserves. Open-pit mining, coupled with an increase in human-induced fires, have led to the disappearance of nearly 90% of the rain forests in favor of open areas of pioneering maquis and stripped areas eroded by heavy rains that prevent the establishment of new vegetation (McCoy *et al.*, 1999; Curt *et al.*, 2015; Gomez *et al.*, 2015; Isnard *et al.*, 2016). But since 1976, more environmentally "friendly" practices have been promoted and implemented and the ecological restoration of affected lands has been promoted, partly through the study of flora and fauna and revegetation of impacted lands (L'Huillier *et al.*, 2010).

Formicidae are a key group in terrestrial ecological systems and a good habitat marker (Underwood and Fisher, 2006). They have frequently been used by the mining industry as indicators of restoration success (Andersen, 1993; Andersen *et al.*, 2003). Indeed, regarding their sensitivity to disturbances and their key role in the functioning of ecosystems, ants are therefore a good model of study.

We wondered how ants' communities are affected by the environmental perturbation of mining activity and by invasive ants. More precisely, we wanted to answer the following questions: i) what are the environmental variables related to the type of habitat likely to influence ant communities on ultramafic soils?; ii) what is the distribution of ant species within communities according to their functional group and their origin status?; iii) is there a succession of ant communities between the sites corresponding to the different stages of the ecological succession of vegetation on ultramafic rock? iv) are revegetated sites in an ecological dynamics of ant communities close to "non-perturbed" environments? To answer these questions, we studied ants' communities on a gradient of perturbation of the environment on ultramafic rocks including revegetated mining sites in New Caledonia.

## 4. Materials and methods

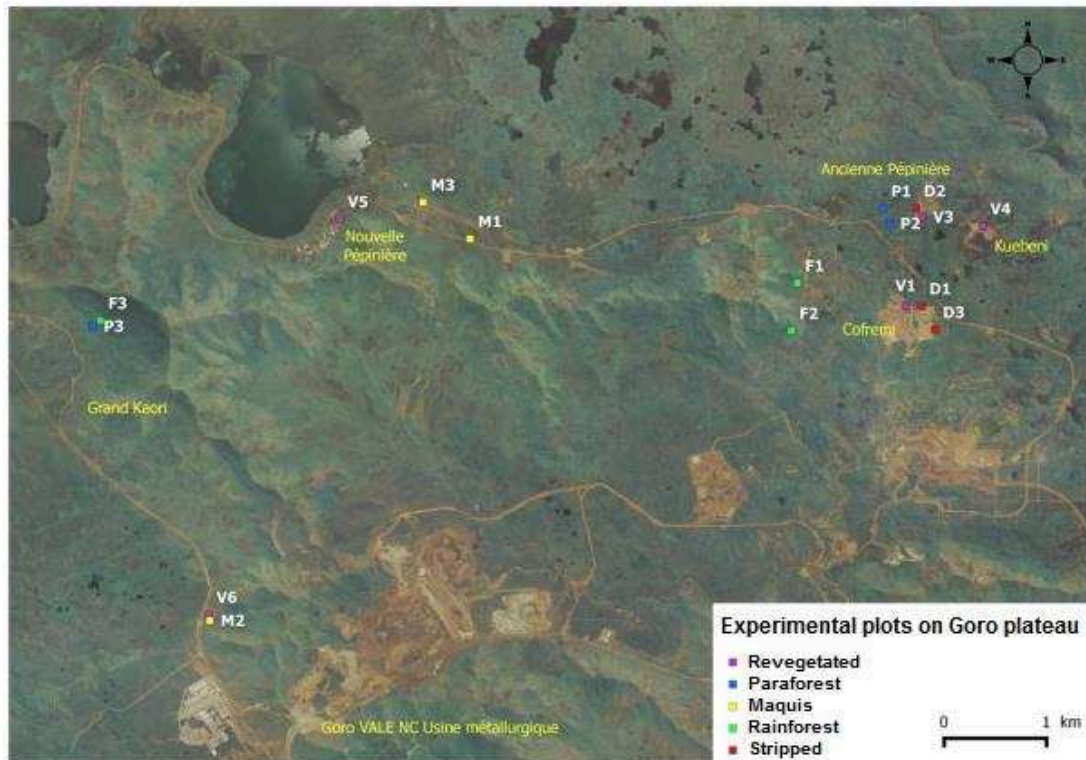
### **a. Study site**

The plateau of Goro in the southern of the main island called "Grande-Terre" is made up of ultramafic rocks that originate from end of the Eocene (between 45 and 37 million years ago). "Mining lands" in New Caledonia refers to substrates originating from these rocks, which contain nickel, chromium and cobalt ores. The region of the Goro Plateau has been exploited for several years by a mining, nickel and cobalt mining company named VALE New Caledonia. In 2009, it set up a program of "ecological restoration" according to criterion of that time. In fact, it is mainly a revegetated area without any action on the other components and functions of the ecosystem.

## b. Distribution of sampling plots

Our study concerns 17 stations located on the Goro plateau:

- Nine of them were selected according to the different stages of the ecological succession of the vegetation in ultramafic environment (pioneer stage, paraforestier and wet forest) identified according to the previous work of L'Huillier *et al.* (2010). Three replicas per stage were made.
- Eight other plots were selected from mining disrupted environments. These sites have been revegetated (5 plots) or not (3 plots) (Figure 18 and Table 6).



**Figure 18. Location of study plots on the Goro Plateau.**



**Table 6. Identification of the sampled sites.**

<i>Status</i>	<i>Ecological state</i>	<i>Plot's identification</i>
STRIPPED (with no restoration)	1988	D1
	1988	D3
	1996	D2
RESTORED (stripped but restored)	1978	V5
	1988	V1
	1996	V3
	2002	V4
	2009	V6
MAQUIS (low shrubland)	pioneer	M1
	pioneer	M2
	pioneer	M3
MAQUIS (high shrubland)	paraforest	P1
	paraforest	P2
	paraforest	P3
FOREST	rain forest	F1
	rain forest	F2
	rainforet	F3

### **c. Biotic and abiotic characterization of the studied sites**

According to studies carried out by Greenslade (1972) and Greenslade & Greenslade (1977), these are many environmental variables that can influence ant communities. In order to characterize each site by their environmental conditions, temperature and humidity measurements were carried out. The percentages of ground cover of the different vegetation strata (bare soil, litter, moss and lichen, herbaceous stratum, shrub stratum and tree stratum) as well as the soil particle size were estimated by one and the same examiner in every plot. More precise botanical surveys could not be carried out due to time constraint for this study and the very high specificity of New Caledonian vegetation.

#### **d. Biological models of study**

Currently, the New Caledonian myrmecofauna has 139 species and 4 taxonomically valid subspecies, grouped in 54 non-endemic genus of New Caledonia. The myrmecofauna could contain a total of more than 240 species (Jourdan, unpublished). Almost 85% of these species are considered endemic or native to this territory. More precisely, a study identifies 50 species of ants on the ultramafic terrains of southern Grande-Terre, 27 of which are endemic. Our study therefore concerns all the species of ant native or introduced present in New Caledonia and more particularly those on ultramafic soils.

#### **e. Determination of myrmecofauna**

We used the key of determination need to genera level of Shattuck (Shattuck, 1999) for Australia and various taxonomic revision articles (Bolton, 1977; Shattuck, 1993; Seifert, 2002; Lapolla *et al.*, 2010; LaPolla, 2013). All the worker ants sampled were determined to the genus, species or group of morpho-species. We also relied on the reference collection of the IMBE in Noumea where specimens have been deposited.

##### **i. Functional groups**

In order to better understand the functional structure of the sampled communities, we have classified the taxa encountered according to their functional groupings as considered by Andersen for the Australian myrmecofauna (Andersen, 1997; Andersen *et al.*, 2002; Hoffmann and Andersen, 2003) and adapted to New Caledonian ones according to Hervé Jourdan.

**Tableau 7. Functional groups of the myrmecofauna and some genera illustrating each category**

<i>Functional groups</i>	<i>Abbreviations</i>	<i>Genera examples</i>
Cryptic generalists	CG	<i>Solenopsis, Carabera, Adelomyrmex, Vollenhovia, Hypoponera, Ponera, Cryptopone, Solenopsis partim</i>
Cryptic predators	CP	<i>Strumigenys, Orectognathus, Discothyrea, Amblyopone, Eurhopalothrix</i>
Dominant Dolichoderinae	DD	<i>Iridomyrmex</i>
Dominant opportunists	DO	<i>Wasmannia auropunctata, Anoplolepis gracilipes</i>
Epigaeic predators	EP	<i>Odontomachus, Leptogenys, Cerapachys, Anochetus, Sphinctomyrmex</i>
Forest opportunists	FOP	<i>Leptomyrmex; Parapatrechina, Rhytidoponera, Meranoplus, Crematogaster, Tetramorium partim, Lordomyrma, Calyptomyrmex</i>
Generalised Myrmicinae	GM	<i>Pheidole, Monomorium (Monomorium), Monomorium (Chelaner), Crematogaster</i>
Subordinate Camponotini	SC	<i>Camponotus, Polyrhachis</i>
Weedy opportunists	WO	<i>Brachymyrmex, Ochetelus, Tapinoma, Technomyrmex, Nylanderia, Paratrechina, Tetramorium partim, Solenopsis partim</i>

ii. Biogeographic status of the different ant taxa: introduced vs. native

The different species of ants were classified as introduced (I), native (N) or endemic (E). These groups were defined according to the work done by Jourdan (unpublished).

## **f. Sampling methods**

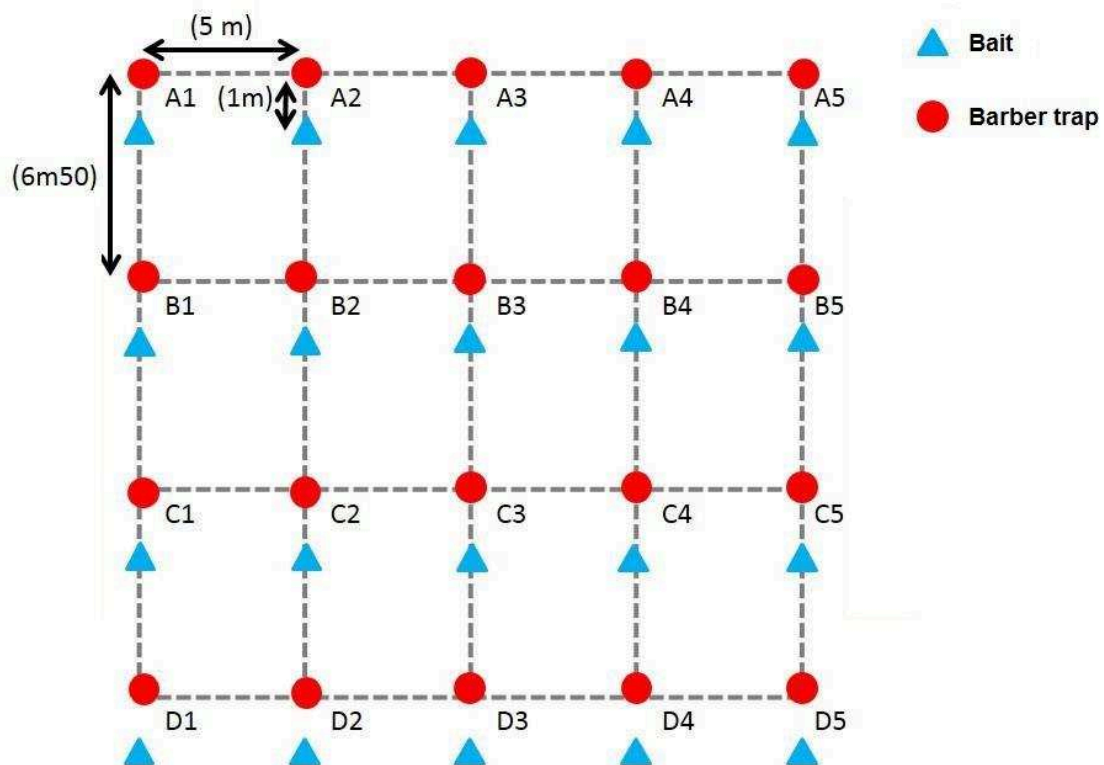
Structurally, there has been a weak representation of arboreal myrmecafauna (quasi-absence of dominant tree species in the tropics, such as *Crematogaster* and *Polyrhachis*), in contrast to species occupying the niches of the intermediate stratum such as species of the genus *Paraparatrechina* (L'Huillier *et al.*, 2010). In this context, we have chosen trapping methods adapted to terrestrial myrmofouna such as Barber traps and food bait (Fisher *et al.*, 2014).

### **i. Barber traps**

The Barber trap consists of a 70mm high plastic pot and a 65mm diameter buried so that the edge of the pot is on the ground surface. The latter is filled to 1/3 of a mixture of ethanol (1/3), propylene glycol (2/3) and surfactant (liquid soap). A few drops of the latter breaks the surface tension of the fluid, which facilitates the drowning of arthropods, especially ants. In addition, the trap is protected from the fall of debris by an inverted petri dish held above the pot by three iron rods planted in the ground. We installed 20 Barber traps per plot on the basis of a 20m \* 20m grid, ie 4 rows of 5 traps spaced each one by 5m on the same line and 6m50 between each line (Figure 19). Thus, 320 Barber traps were installed during 72 hours between 9 February and 4 March 2016 on all the plots and were then sorted in the laboratory.

### **ii. Baits**

We also used baits placed on the same grid as the Barber traps at 1 m distance from them (Figure 19). The bait consists of a mixture of equal proportions of jam, liver pâté and dry biscuits or a supply of carbohydrates and proteins that are suitable for a wide variety of ant diets. A nut of this mixture on the tip of a plastic knife is placed on a quarter of plate placed on the ground. We identified species and counted individuals present on the baits after 1h30. In cases where identification was not possible, several individuals were sampled for laboratory identification.



**Figure 19. Schema of the sampling method.**

These two methods provide a view of relative abundance, specific composition and the assemblage of ant communities by habitat.

### **g. Statistical methods**

All calculations, tests and statistical models were carried out using the software R version 3.2.3.

In order to evaluate the dependence between environmental variables in order to avoid the use of correlated variables in the Generalized Linear Models (GLM), we chose to use the Spearman correlation test using the `cor ()` function Under R. Then, in order to choose a restricted number of environmental variables that can influence the differences between ants communities between the sites, we have standardized the variables using the `"decostant ()"` function of the `"vegan"` package in order to realize an ACP with The function `"pca ()"` then `"plot ()"` to visualize the different axes.

We separated the sampled plots into groups based on their species composition based on a Hellinger distance matrix that corrects the influence of rare species ("decostand ()" function of the "vegan" package) using the Ward method, available under the function "hclust ()" on R. We use the Nonmetric Multidimensional Scaling (NMDS) to represent the similarity between objects in two dimensions, in our case: i) species and morpho-species and ii) the different plots sampled. The NMDS uses an iterative procedure to position objects in both dimensions so as to minimize a stress function (varying from 0 to 1, with the null value indicating a perfect representation between the samples, a value less than 0.2 meaning a satisfactory representation) which measures the quality of the adjustment of the distance between objects in the ordination space.

In this study we chose the Jaccard similarity distance. This method of ordination is performed with the "metaMDS ()" function of the "vegan" package on R. We applied the Mantel test to the distance matrix (in meters) between each site sampled and the similarity matrix based on the Jaccard index. This is the command "mantel.rtest ()" of the "Ade4" package. This allows to detect the spatial autocorrelation between the plots when their compositions are partly determined by their geographical positioning. Also, the similarity of the ant communities between the study plots was tested without taking into account the spatial effect, by analyzing similarities (ANOSIM) still using the Jaccard index. This test is performed with the "anosim ()" function of the "vegan" package. We analyzed the abundance and specific richness of the ant communities of the various plots sampled with generalized linear models (GLM), defined by a Poisson or quasi-Poisson law in the case of residual overdispersion. The explanatory variables tested are: i) the types of sites (stripped, revegetated, maquis, paraforestier, rain forest); ii) environmental variables selected before using a PCA. In this second case, we compared the Akaike information criterion (AIC) between models by eliminating different explanatory variables in each model. This is to keep the model with the lowest AIC. Indeed, it is the model that achieves the best compromise between adjustment to data and parsimony of the model.

In addition to the GLMs, multiple comparisons between two-to-one sites were performed using the "glht ()" function applied directly to the model and contained in the "multcomp" package. Finally, we compared the diversity of ant communities between sites on the basis of the equitability indices calculated for each of them. To do this, we first tested the normality of the data with a Shapiro test ("shapiro.test ()"). It was found that this variable had a normal distribution ( $W = 0.96$  and  $p\text{-value} = 0.66$ ).

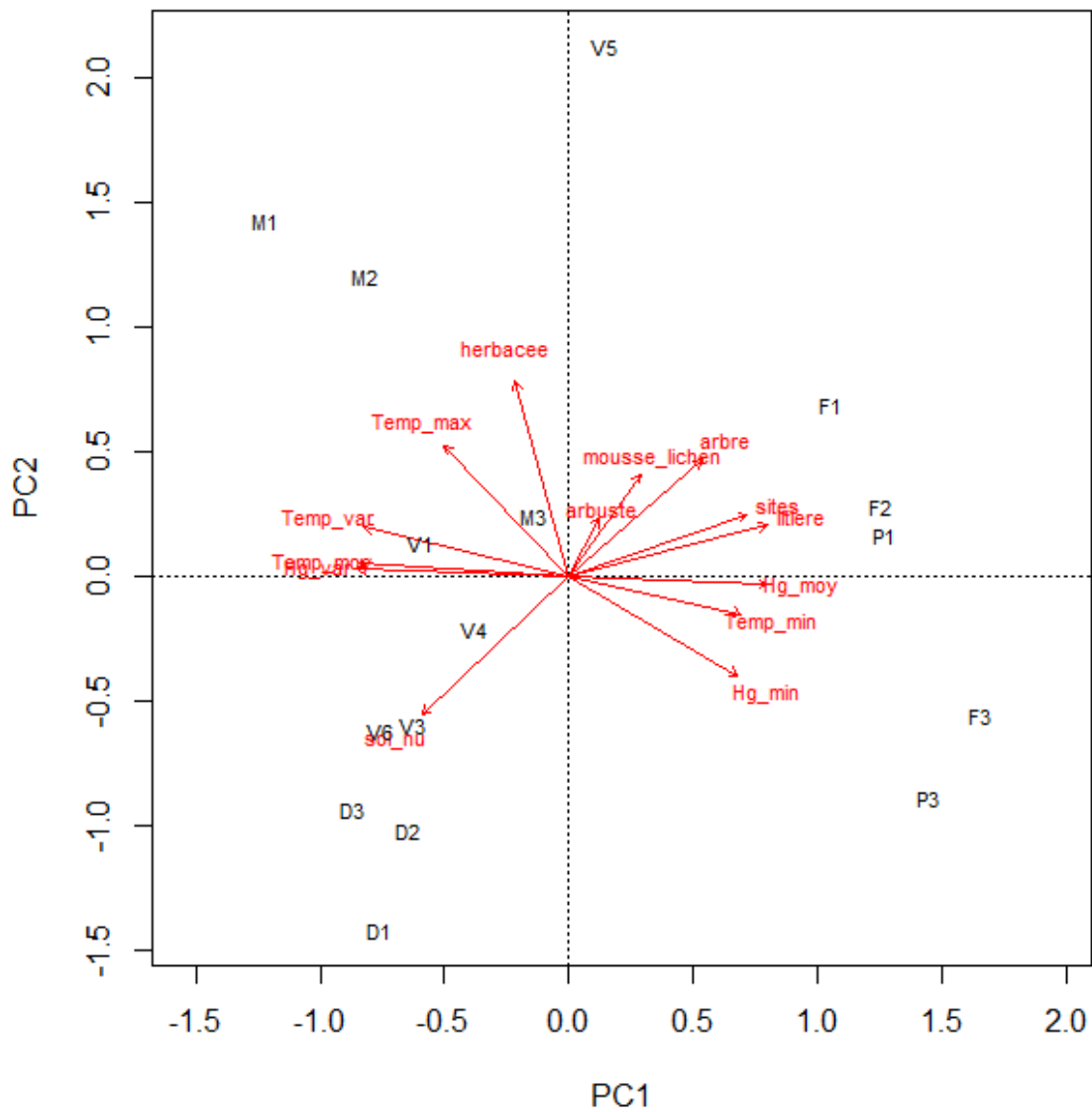
We therefore continued the analysis with a Kruskal and Wallis test ("kruskal.test ()") in order to compare the average fairness between the sites. Finally, we compared the means of equitability of sites 2 to 2 with a Wilcoxon posthoc test and a Bonferroni fit ("pairwise.wilcox.test ()").

## 5. Results

### **a. Characterization of the studied sites habitats**

The Spearman correlation matrix shows a strong correlation between all of the environmental variables measured in this study, such as percentage of litter cover and bare soil that are conventionally negatively correlated to -0.89. However, the percentage of herbaceous cover is correlated with few other variables (0.05 correlation between herbaceous and litter).

The principal component analysis shows visually the variables that seem to discriminate the differences between sites. The cumulative contribution for the two main axes, shown in the graph (Figure 20), indicates that the environmental variables measured contribute 74% to the distribution of the different sites on the graph. Temperature and humidity variables as well as litter cover seem to contribute largely to the explanation of axis 1 (PC1). For axis 2 (PC2), it is the herbaceous covering.



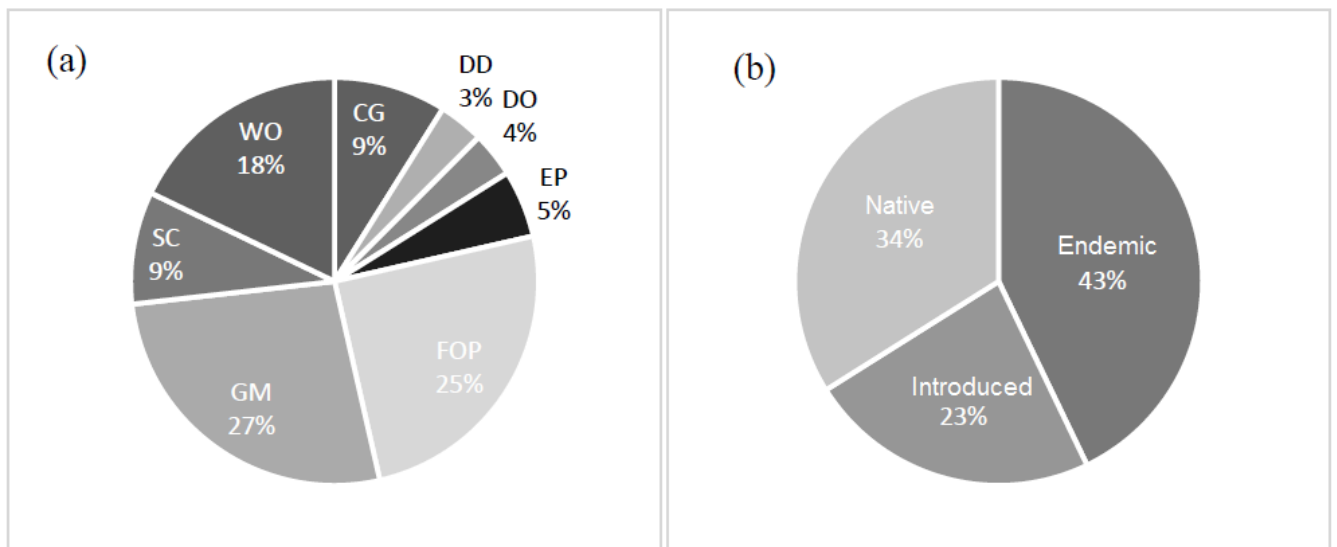
**Figure 20. Principal Component Analysis of all the environmental variables taken at each site.**

In view of these first two results, we therefore decided to take into account only the temperature and humidity variables as well as the herbaceous and litter cover in future analyzes.



## b. Descriptive analyzes of ant communities

We sampled 2093 individuals belonging to 45 species or morpho-species and trapped in 5 subfamilies (Dolichoderinae, Ectatominae, Formicinae, Myrmicinae, Ponerinae). If the number of species is cumulated with that observed with the food bait data, this taxa number is 56 morpho-species, divided into 6 subfamilies. These species are distributed quite heterogeneously between the different functional groups and according to their status in New Caledonia (Figure 21).



**Figure 21. (a) Distribution of the ants sampled in the different functional groups adapted from Andersen 1997: (DD) Dominant Dolichoderinae; (DO) Dominant opportunists; (EP) Epigaeic predators; (FOP) Forest opportunists; (GM) Generalised Myrmicinae; (SC) Subordinate Camponotini; (WO) Weedy opportunists; (CG) Cryptic generalists; (b) Distribution of species sampled according to their status in New Caledonia.**

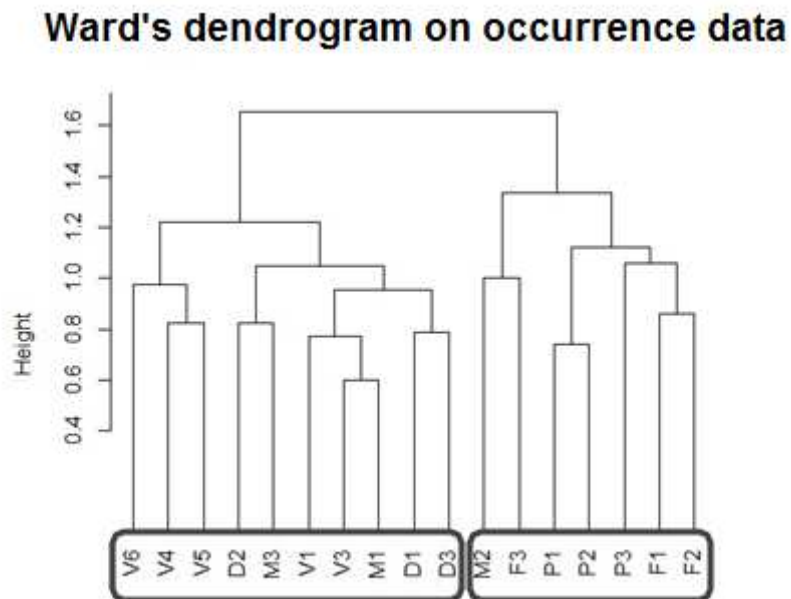
**c. Characterization of the ant communities of the different studied sites**

i. Spatial autocorrelation

The Mantel test reveals the absence of a link between the geographical proximity and the similarity of the ant communities of the studied sites ( $R = -0.03$ ,  $p\text{-value} > 0.05$ ). This is also true when the analysis is carried out only on stripped, revegetated and maquis sites ( $R = 0.065$  and  $p\text{-value} > 0.05$ ).

ii. Grouping of sites according to the specific composition of ant communities

According to the dendrogram, sites differ in two groups when comparing the specific composition of their ant communities. We can distinguish between stripped, maquis and revegetated sites, and paraforestier and rain forest sites, with the exception of maquis n ° 2 belonging to the second group (Figure 22).

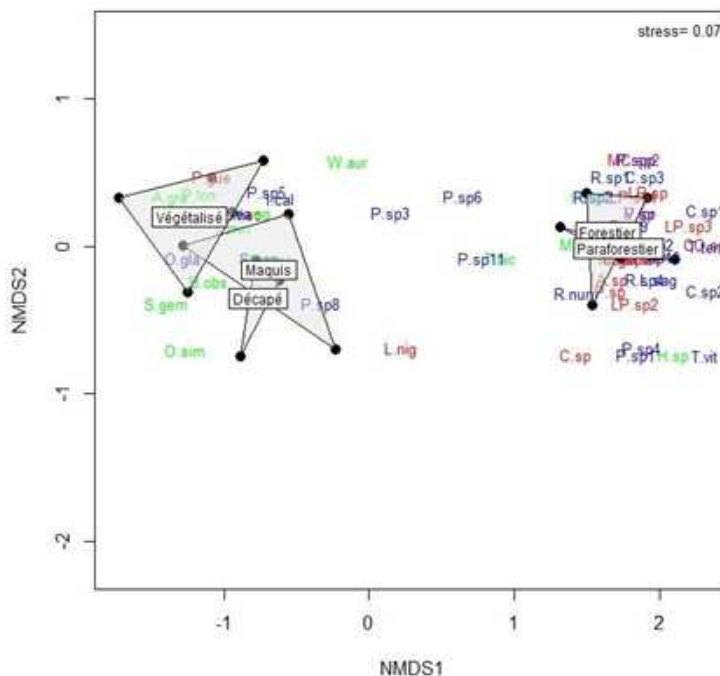


**Figure 22. Ward's dendrogram on the distribution of sites according to the specific composition of the ant communities**

The graphic representation of the NMDS reinforces the idea of a distinction between two groups of sites: i) stripped, maquis, revegetated and ii) paraforestier, rain forest represented by polygons (Figure 23). In addition, we can also observe a heterogeneity in the distribution of species and morpho-species in terms of their status (Figure 23) and their belonging to a functional group (Figure 24). While the native species seem to be spread over all the sites, the endemic species remain concentrated only on the paraforestier and forestry environments, contrary to the introduced species predominantly present in the stripped, maquis or revegetated sites.

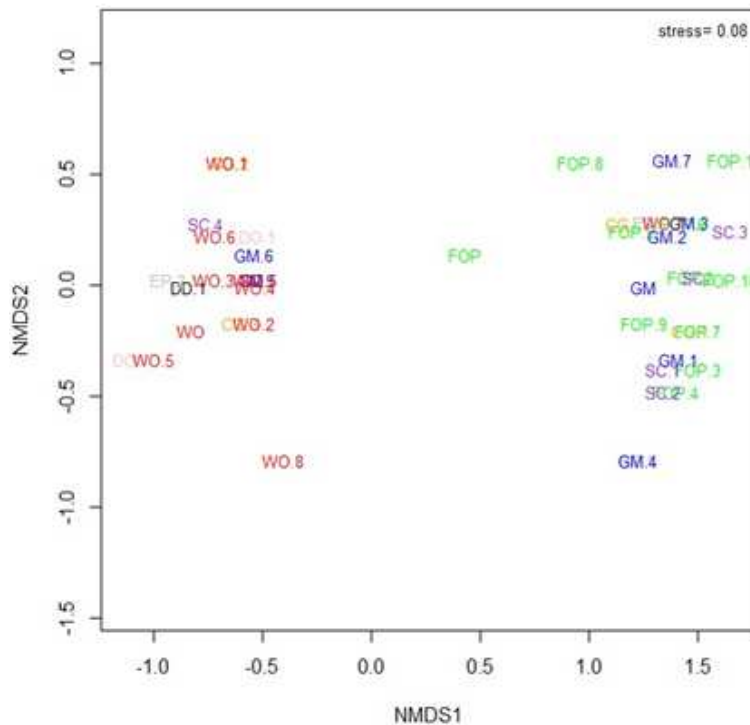
We can observe a certain propensity of Myrmicinae with a generalist character (GM (blue)) as well as forest opportunists (FOP (green)) to remain in the paraforest and rain forest sites contrary to the opportunists of the herbaceous sites (WO (red)) mainly present in stripped, maquis and revegetated sites (Figure 24). Anosim between the different sites shows that there is a greater difference between the sites (stripped, revegetated, maquis, rain forest and paraforest) than within each group ( $R^2 = 0.615$ ,  $p$ -value < 0.001). In addition, an Anosim between the two groups of overlapping sites on the NMDS, (i) and (ii) indicates a significant structural difference between these two sets ( $R^2 = 0.996$ ,  $p$ -value < 0.001).

### NMDS-Species occurrence and grouping of sites



**Figure 23. NMDS performed on the occurrence data for each site of the different species stained according to their status (Red: endemic, Green: Introduced; Blue: native). Stripped = stripped, Vegetalized= revegetated, Paraforestier=paraforest,Forestier=Rain forest.**

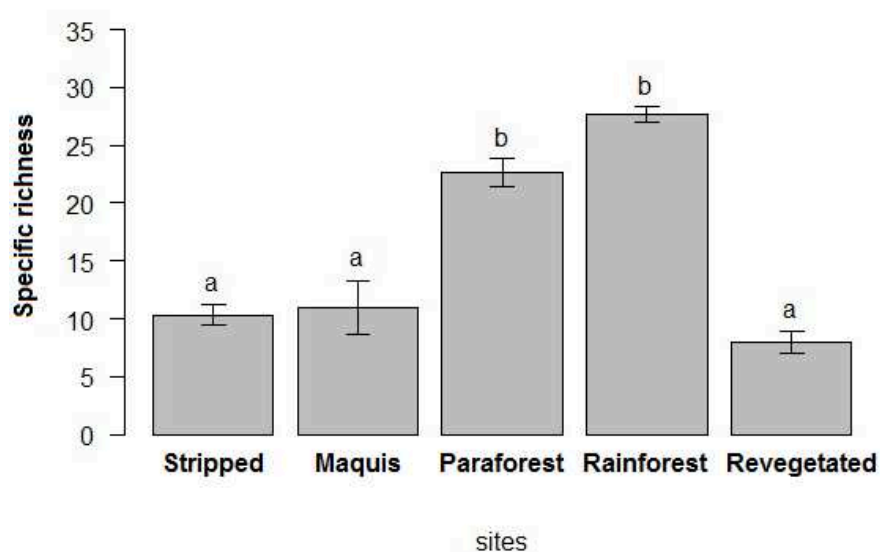
### NMDS-Functional groups/Species abundance



**Figure 24. NMDS on the occurrence data for each site of the different species here determined by their functional group (DD) Dominant Dolichoderinae (OD) Dominant opportunists (EP) Epigaeic predators (FOP) Forest opportunists (GM) Generalised Myrmicinae (SC) Subordinate Camponotini; (WO) Weedy opportunists; (CG) Cryptic generalists).**

#### iii. Specific richness of myrmecofauna

The comparison of the sites in pairs shows that in terms of specific richness, the communities of the revegetated sites are not significantly different from the maquis communities and the stripped sites. On the other hand, the average richness of the communities of the latter is significantly lower than the average richness of the paraforest and rain forest communities' sites which are themselves similar (Figure 25 and Table 8).



**Figure 25. Specific richness by sites. The standard error bars are represented as well as the different or similar average values according to the assigned letters.**

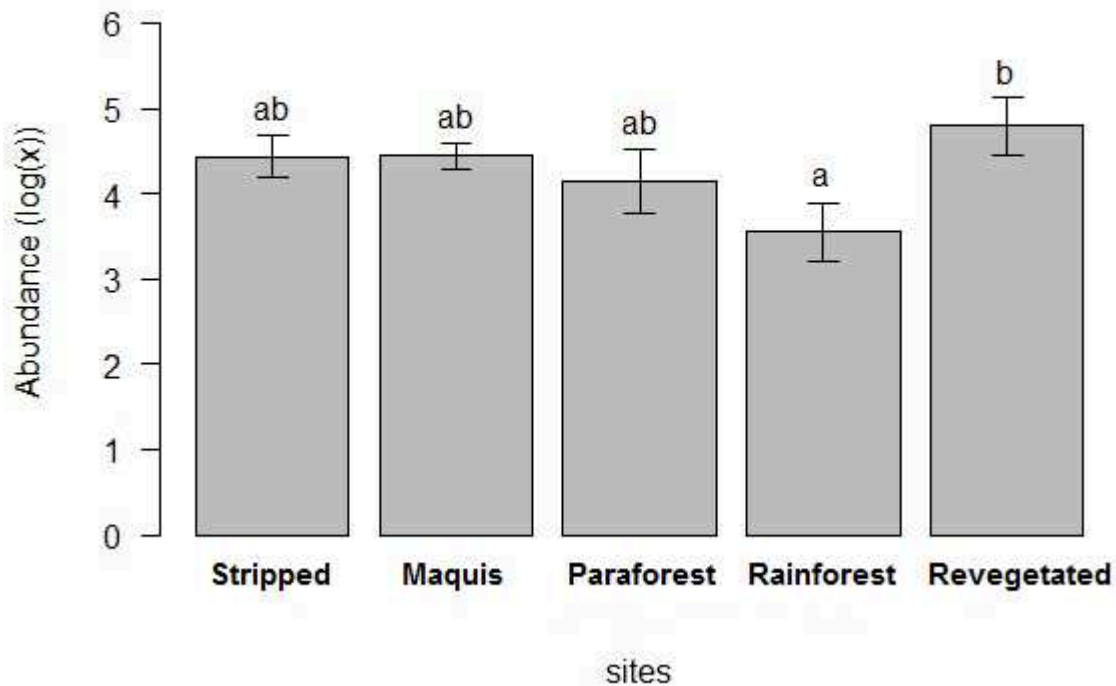
**Table 8. Results of the multiple comparison of the generalized linear model on the specific richness per site**

<i>Specific richness,</i>		
<i>two-by-two</i>	<i>z-value</i>	<i>Pr(&gt; z )</i>
<i>comparison</i>		
<i>Rain forest/Stripped</i>	4.68	<0,001***
<i>Maquis/Stripped</i>	0.25	0,999
<i>Paraforest/Stripped</i>	3.63	0,002**
<i>Revegetated/Stripped</i>	-1.07	0,818
<i>Maquis/Rain forest</i>	-4.48	<0,001***
<i>Paraforest/Rain forest</i>	-1.21	0,736
<i>Revegetated/Rain forest</i>	-6.44	<0,001***
<i>Paraforest/Maquis</i>	3.4	0,005**
<i>Revegetated/Maquis</i>	-1.35	0,651
<i>Revegetated/Paraforest</i>	-5.22	<0,001***

iv.

v. Myrmecofauna abundance

Only revegetated and rain forest sites' communities show significant differences in mean abundances ( $z = 3.33$ ,  $p\text{-value} < 0.01$ ). The other site combinations showed no significant differences (Figure 26).



**Figure 26. Specific abundance per site. The standard error bars are represented as well as the different or similar average values according to the assigned letters.**

vi. Myrmecofauna diversity

There is a difference in the diversity of ant communities measured by the equitability index (Table 9), which is significantly different between sites (Chi-squared test,  $p\text{-value} < 0.05$ ) and more particularly between revegetated and rain forest sites ( $p\text{-adj} = 0.028$ ).

In addition, we observe characteristic species of each of the two groups: "open" environments with low, scattered or non-existent vegetation (stripped, maquis and revegetated) and the other with "closed" environments with dense vegetation cover, more stratified and high (paraforest and rain forest). Indeed, *Brachymyrmex obscurior* are present on the three "open" sites and only a few of them are observed on sites with closed vegetation as opposed to the morpho-species *Pheidole* sp.1 which was seen only in these latter.

**Table 9. Description of the different sites sampled: neighborhood of plots, assessment of the structure of ant communities (equitability index) and species and morpho-species predominantly sampled.**

<i>Site</i>	<i>Equitability index</i>	<i>Major species and morpho-species</i>
Stripped	0,68 ± 0.06	<i>Brachymyrmex obscurior, Cardiocondyla emeryi, Iridomyrmex neocaledonica, Pheidole sp3</i>
Maquis	0,64 ± 0.11	<i>Brachymyrmex obscurior, Pheidole sp3, Pheidole sp5, Solenopsis papuana</i>
Paraforest	0,82 ± 0.10	<i>Pheidole sp1, Pheidole spp, Rhytidoponera sp2, Solenopsis papuana</i>
Forest	0,83 ± 0.09	<i>Monomorium sp, Pheidole sp1, Pheidole sp5</i>
Revegetated	0,52 ± 0.17	<i>Anoplolepis gracilipes, Brachymyrmex obscurior, Solenopsis geminata, Solenopsis papuana</i>

## 6. Discussion

After sampling 2093 individuals representing 56 morpho-species of Formicidae along a vegetation succession and on revegetated sites, we are able to say that: i) the ant communities are different in composition, specific richness, abundance and structure; ii) these differences allow us to establish two categories of sites with stripped, maquis and revegetate sites on one side and paraforest and rain forest sites on the other; iii) the majority of endemic ants are part of the functional groups of general Myrmicinae or forest opportunists and occur in paraforest or rain forest environments, whereas introduced species occupy stripped, maquis or revegetated environments and are essentially opportunistic herbaceous environments. Indeed, the dense vegetation of paraforest and rain forest gives these environments special characteristics of temperature and humidity, with daily variability buffered thanks to the vegetal cover that retains moisture and protects from the sun's rays. Moreover, this complex stratification of the vegetation offers multiple and varied habitats to the fauna and flora subservient to these closed environments. This is particularly the case for the endemic ants of New Caledonia whose functional characteristics (low thermotolerance) are adapted to forest environments. Thus, we have observed a clustering of endemic species in the relictual spaces of the most woody environments (paraforest and rain forest). In addition, these species mostly belonged to two functional groups: forestry opportunists and generalist Myrmicinae. This confirms some studies showing the importance of functional characteristics such as thermal tolerance or dietary specificity in the composition of ecological niches (Arnan *et al.*, 2014; Arnan and Blüthgen, 2015; Retana *et al.*, 2015).



The majority of introduced ants were sampled in open environments where they were able to establish themselves thanks to their adapted functional characteristics (thermotolerance, generalized diet, mass recruitment) to this environment with higher daily temperature and humidity variations and higher temperatures. Thus, we have illustrated a strong contrast between open and closed environments with the exception of one of the three maquis sites (site M2). The difference in composition observed for this site could be explained by its geographical proximity with a forest zone (a few hundred meters), unlike the other two sites (M1 and M3) which are very isolated within a matrix of pioneer maquis without a nearby forest relic. The neighborhood could thus have an important effect on the recolonization by ants (edge effect). This hypothesis seems to be confirmed by the higher-than-expected specific richness of the stripped sites. Indeed, the 3 sites were surrounded by paraforests and we were able to sample species characteristic of paraforest habitats such as *Leptomyrmex nigriceps*. This result demonstrates the need to take into account the landscape context of the different sites. The study of the sites' vicinity would reveal possible edge or corridors effects unrelated to the temporal dynamics of the plant succession studied (Cristofoli and Mahy, 2010).

About the ant communities structure, we also observe similarities between revegetated, stripped and maquis sites but differences with paraforest and rain forest sites. This result is due to a difference in the proportions of each species. Indeed, contrarily to the stripped, maquis or revegetated sites, ant communities do not show strong dominance of one or a few species in paraforest and rain forest environments. This distinction between sites is also established in terms of specific richness.

It confirms the theory of Hölldobler and Wilson (1990) that depletion of myrmecofauna favors dominant species with an antagonistic relationship between the prevalence of dominant competitor species and the specific richness of ant communities. This can also be justified by a more structured and diversified resource allocation in the stratified and complex environments of woody paraforest and rain forest. Thus, Lester *et al.*, (2010) showed that a widespread and diversified distribution of resources favors the specific richness and abundance of the myrmecofauna, and this for the benefit of subordinate species. Indeed, we have been able to measure a specific impoverishment of open environments in relation to the environments. This is related to the monopolization of space by a small number of species introduced into these environments with less diversified resources. Revegetated environments thus have an important herbaceous plants soil covering that could provide habitat and food sources (seeds) explaining the proliferation of introduced ants.

The change in vegetation, from a predominantly closed environment to increasingly open spaces, seems to have influenced the ant communities in terms of composition, species richness, structure and total abundance of myrmecofauna. This can also be seen in the study of Andersen (1993) about the recolonization by ants of revegetated sites following mining in Australia regarding their distance to a "non-perturbed" environment. He found that the sites furthest away from the sources of recolonization need more time to reach the same specific richness than closer sites. He also observed a succession of ants species with the age of revegetated sites. Chase (2003) suggests that in environments subject to large-scale disturbances and with low connectivity, community assembly can also result in multiple states of equilibrium. This is also observed in the study of Li *et al.*, (2017) in which they use ant communities to assess the conservation potential of vegetation undergoing natural regeneration and subject to afforestation plantings in valley-type savanna in the Hengduan Mountains of southwest China. They found that in vegetation undergoing natural regeneration and subject to afforestation plantings, ant species richness is almost always highest in the oldest (30 year) sites irrespective of habitat type. They also found that plant species richness had a significant positive relationship with total ant abundance and richness.

Our study suggests that altered environment such as maquis shrubland and stripped sites can be classified as novel ecosystems, according to the ant community present. Indeed, they are the result of a deliberate (mining activity) or inadvertent (bush fire) human action and host new species combinations, with the potential for changes in ecosystem functioning. The introduction of allochthonous species is often perceived as a threat to biodiversity because some of these species are invasive and are described as causing biodiversity loss, disrupting native communities and altering their organization. Nevertheless, some species introduced for several decades on New Caledonian soil seem to be able to cohabit with native ants. We have thus observed a maquis site whose specific composition is close to the paraforest and rain forest ones that host the yellow crazy ant, *Anoplolepis gracilipes*. We assume that some introduced species may play a positive role in the dynamics of their adoption ecosystem by promoting the establishment or recovery of certain plant species (herbaceous species with myrmechochore seeds such as *Lepidosperma perteres* in our case). This is the case of *Solenopsis invicta*, an ant species that has invaded the southern United States and appears to fulfill the functions of seed dispersal by local species which it eliminates (Blight, 2010; Stuble *et al.*, 2010). We can therefore assume that the introduced ants adapted to open environments would be able to participate in the dispersal of herbaceous plants seeds where the native species are no longer present, especially in the revegetated environments, for the ecological restoration and in the case of the recolonization by plants in stripped environment.



## Chapitre 4: Comparaison de la dispersion des graines par les fourmis natives et invasives *Solenopsis geminata* et *Wasmannia auropunctata* en maquis minier et en lisière de forêt

---

Ce chapitre a fait l'objet d'un article soumis à *Functional Ecology* sous la forme :

Cateine M., Carol M. Frost C. M., Mattei J., Decaix L., Tchong-Fat T., Peresson L., Provost E., Jourdan H. Opposite impacts of two invasive ant species on seed dispersal function in a tropical island biodiversity hotspot.

## 1. Résumé

Les perturbations anthropiques et les invasions biologiques ont des répercussions majeures sur les interactions écologiques, en particulier dans les îles, qui ont souvent une flore et une faune disharmoniques. La Nouvelle-Calédonie est un hot spot de biodiversité menacé par les feux de brousse, les activités minières et les espèces envahissantes. Dans cette région, la myrmécochorie peut être importante pour la promotion de la régénération forestière. Nous avons étudié la dispersion de graines myrmécochores d'*Acacia spirorbis* et *Lepidosperma perteres* par les fourmis dans deux environnements altérés par l'activité humaine : le maquis pionnier et les lisières de forêt. Nous avons comparé ces dispersions entre des sites non envahis et des sites envahis par deux fourmis invasives majeures : *Wasmannia auropunctata* et *Solenopsis geminata*. Nous avons d'abord testé la préférence pour les graines portant des élaïosomes par rapport à des graines sans élaïosome pour les deux fourmis introduite ainsi que pour une fourmi endémique dominante des maquis *Polyrhachis guerini*. Puis nous avons observé la dispersion des graines d'*A. spirorbis* et *L. perteres* dans les maquis pionniers et les lisières en mesurant les taux de dispersion, le devenir des graines, les distances de dispersion, la direction et les consommations. Nous avons constaté que plusieurs fourmis indigènes dispersent les graines myrmécochores. Les préférences sont similaires entre *S. geminata* et *P. guerini* mais l'invasive présente un meilleur taux de dispersion et sur de plus grandes distances qu'escompté. Les taux de dispersion sont meilleurs en lisière lorsque *S. geminata* est présente. En revanche, *W. auropunctata* vide les écosystèmes de leur entomofaune, est une mauvaise disséminatrice avec beaucoup de consommations d'élaïosome et peu de dispersions de graines ou sur des distances très courtes et avec beaucoup de pertes. Notre étude montre que, dans notre contexte, l'impact de deux fourmis envahissantes sur la myrmécochorie peut varier considérablement. La gestion des fourmis invasives dans ces types d'environnements doit tenir compte de tous leurs impacts, même ceux de facilitation des espèces indigènes.

Mots-clés : Lisières, espèces envahissantes, maquis pionnier, myrmécochorie, Nouvelle Calédonie, dispersion de graines, *Solenopsis geminata*, *Wasmannia auropunctata*.

## 2. Abstract

Anthropogenic disturbances and biological invasions can have huge impacts on ecological interactions, particularly on islands, which often have depauperate and disharmonic flora and fauna. New Caledonia is a biodiversity hotspot threatened by bush fires, mining activity, and invasive species. In this region, myrmecochory (dispersal of seeds bearing food rewards by ants), may be important in promoting forest regeneration, though this ecosystem function is probably disrupted by invasive ant species. We investigated whether myrmecochory indeed occurs in New Caledonia, focusing on two altered habitat types of interest for restoration: maquis shrubland and forest edge. As well, we quantitatively compared ant seed dispersal activity between sites invaded or uninvaded by two major invasive ants: *Wasmannia auropunctata* and *Solenopsis geminata*. We first tested seed preferences of the two invasive species and an endemic dominant ant *Polyrhachis guerini*. We then observed the dispersal of two seed types in maquis, and one in forest edges, and measured disperser identities, dispersal rates, seed fates, dispersal distances, direction and consumption events. We found that several native ants dispersed seeds in both habitat types. Invasive *S. geminata* was better at dispersing seeds than native *P. guerini*, and spread seeds over greater distances than expected. On the other hand, invasive *W. auropunctata*, in addition to emptying the environments it occupied, was a very poor seed disperser with few seeds dispersed, and those over very short distances. Finally, in forest edges ants largely moved seeds from forest edges toward interiors, suggesting that myrmecochory might not greatly promote forest regeneration in this system. In highly disturbed environments, the impacts of invasive ants on seed dispersal can vary widely, ranging from positive to negative, and from direct interactions with seeds to effects on native species' interactions with seeds. Management of invasive species should therefore take into account the full range of impacts, including facilitation of indigenous species.

Key-words: Habitat edges, invasive species, maquis shrubland, myrmecochory, New Caledonia, seed dispersal, *Solenopsis geminata*, *Wasmannia auropunctata*.

### 3. Introduction

The current biodiversity loss crisis (Ceballos *et al.*, 2015; Régnier *et al.*, 2015) is partly due to biological invasions, which are facilitated by the development of trade and tourism at a global scale (Lenda *et al.*, 2014; Gotzek *et al.*, 2015). Studies on the effects of biodiversity loss have mainly focused on loss of species, yet another aspect of species loss often forgotten is the extinction of ecological interactions (Valiente-Banuet *et al.*, 2015). Increasingly studies are suggesting that interactions between organisms should be of even greater conservation concern than species alone (Traveset and Richardson, 2006; Kaiser-Bunbury *et al.*, 2010). Ants are considered to be a keystone group in most ecosystems, especially in the tropics, mostly because of their interactions with other species (Wilson and Hölldobler, 2005). They play an important role in the dynamics of plant communities (Arnan *et al.*, 2010), including through seed dispersal by myrmecochory (Del Toro *et al.*, 2012). Myrmecochory is a globally important ecosystem function, as it concerns 4.5% of angiosperms species (Lengyel *et al.*, 2009, 2010). These plants have evolved to produce a lipid rich structure, or “elaiosome” on their seeds, with a composition attractive to ants (oleic and linoleic acid), which stimulates ants to carry seeds with elaiosomes back to their nests (Lanza *et al.*, 1992; Reifenrath *et al.*, 2012). If these seeds are not lost during their carriage, ants feed their larvae the elaiosomes, then store the seeds in a landfill or discharge them out of the nest. Myrmecochory is most common on infertile soils of the Australian region (Milewski and Bond, 1982; Westoby *et al.*, 1991), which is the center of myrmecochory (Lengyel *et al.* 2010).

As well as maintaining normal plant community dynamics, myrmecochory may play an important role in facilitating restoration and succession in deforested areas or forest edges, particularly in biodiversity hotspots in the austral region. Among the 35 biodiversity hotspots identified at the global scale, New Caledonia, near Australia, is one of the ten island regions, and is characterized by its small size and one of the world's richest and most endemic flora, which faces growing and diverse threats (Mittermeier *et al.*, 2011). Anthropogenic pressures, especially bushfires and mining, have increased over the past 200 years (McCoy *et al.*, 1999; Curt *et al.*, 2015; Gomez *et al.*, 2015), such that where there used to be forest, now a third of the main island is covered by maquis shrubland which is the first stage of plant succession in New Caledonia. Although myrmecochory has not previously been studied in New Caledonia, this vegetation has all the characteristics of the habitats containing myrmecochorous species in other parts of the world, such as the sclerophyllous shrublands of Australia or the fynbos of South Africa (Milewski and Bond, 1982). A first evaluation of myrmecochorous plant species in New Caledonian maquis found at least 53 species producing elaiosomes on their seeds. Thus myrmecochory seems likely to be an important natural ecosystem function in New Caledonian forests.

Furthermore, natural forest regeneration is an important problem in New Caledonia, for a combination of reasons. First, forest succession is very slow, taking more than 250 years for maquis shrubland to return to forest (McCoy *et al.*, 1999). Second, New Caledonia's forests on ultramafic substrates at once contain much of the biological richness of New Caledonia, as well as being under high anthropogenic pressure because of mining activities for nickel extraction. During the exploration and exploitation phases for mining, the passage of machinery and stripping of vegetation fragment landscapes into discontinuous vegetation units (Losfeld *et al.*, 2015). As a result, the natural vegetation has undergone a turnover, and is now a mosaic of forest fragments in a matrix of cleared land, which ranges in structure from bare ground to maquis (Stevenson *et al.*, 2001). Species composition and ecosystem processes at forest edges are well-known to differ from those in forest interiors (Banschbach *et al.*, 2012; Pereyra *et al.*, 2015), but this makes forest edges vital for protecting the integrity of forest interiors. In this context, myrmecochory may play an important role in promoting vegetational succession both within the edge and in disturbed lands adjacent to forests. Currently, the potential function of myrmecochory in promoting forest succession in New Caledonia is completely uninvestigated.



Finally, in this highly disturbed context, habitats become available for colonization by opportunistic species (Gillespie *et al.*, 2008). As a result, several invasive ant species have been able to colonize maquis shrublands and forest edges, among which globally problematic *Wasmannia auropunctata* and *Solenopsis geminata* are the dominant ones. Invasive ants can disrupt existing mutualisms such as myrmecochory through direct interference, or by reducing the abundance of important native partners and thus generating indirect effects at both the community and ecosystem levels (Christian, 2001; Ness and Bronstein, 2004). However, a few studies have also shown that invasive ants can sometimes facilitate dispersal of myrmecochorous plant species (Quilichini and Debussche, 2000; Rowles and O'Dowd, 2009; Stuble *et al.*, 2010), so it is an open question whether invasive ant species will have net positive or negative effects on seed dispersal, particularly in degraded landscapes.

In trying to better understand the contribution of myrmecochory to ecosystem function and forest regeneration in New Caledonia, then, two questions arise: 1) does seed dispersal by native ant species occur in maquis shrublands and forest edges? and, 2) what are the consequences of the spread of the two invasive ants *W. auropunctata* and *S. geminata* on seed dispersal of native plants in maquis shrublands and forest edges in New Caledonia? To answer these questions, we conducted a study in ultramafic zones of southern New Caledonia. We first tested seed preferences of the two invasive species and a dominant native ant species which is found throughout maquis shrubland, *Polyrhachis guerini*, in order to learn about relative desirability of different seed types and to select seeds for further experiments. Next, we compared several characteristics of seed dispersal between an uninvaded site and a site invaded by both *W. auropunctata* and *S. geminata* in maquis shrubland. We tested the same characteristics of seed dispersal by the ant community in three forest edge sites: one uninvaded, one invaded only by *W. auropunctata*, and one invaded only by *S. geminata*.

## 4. Materials and methods

### a. Study sites

We selected invaded and uninvaded maquis plots, spaced 9.21 km apart, in the southern maquis shrubland of Grande Terre, the main island of New Caledonia. Because of habitat loss, invasion patterns, and land use regulations (i.e., research access) in southern New Caledonia (which is already not a large land mass), there were not multiple independent locations (for either maquis shrubland or forest edge), some invaded and others uninvaded, with similar enough vegetation and other site characteristics available for study, and thus it was difficult to obtain replicated sites. As a result, for each habitat type we chose two sites (maquis) or three sites (forest edge) that were very representative of how these landscapes normally are, and sampled very thoroughly within sites. In the maquis, both sites were flat and open and dominated by Cyperaceae such as *Costularia comosa* and *Lepidosperma perteres*. The invaded plot was in the Pic du Grand Kaori natural reserve (22° 17' 4.33" S, 166° 53' 41.297" E), at an altitude of 236 m and composed of lateritic soils. The uninvaded plot was at Port Boisé (22° 20' 8.894" S, 166° 57' 53.978" E), at an altitude of 38 m, and was on a lateritic cuirass.

We also selected three plots in regrowth forest edges on ultramafic soils. Edges were defined as borders between regrowth forest and bare soil. Edge plots were located from the border to 4 m into the forest (a distance at which ecotone Cyperaceae species still occurred). Two of the plots were at Plaine des Lacs, one containing native ants and *S. geminata* (22° 16' 15.168" S, 166° 56' 25.44" E), and the second containing only native ants (22° 16' 14.268" S, 166° 57' 50.399" E). The third plot was invaded by *W. auropunctata* and was located in Forêt Nord (22° 19' 23.916" S, 166° 55' 55.74" E), only 6.67 km from the nearest forest edge plot at Plaine des Lacs. All of these edges were created by roads in relation to mining activity.

## **b. Seed preference evaluation**

In December 2014, a period of the year when seeds are numerous, we selected three discrete nests per species for native *P. guerini*, invasive *S. geminata*, and invasive *W. auropunctata* in the maquis shrubland of Pic du Grand Kaori. *P. guerini* is endemic to New Caledonia. This genus possesses species that disperse seeds elsewhere (Pfeiffer *et al.*, 2004), yet little is known about this species. *Solenopsis geminata* is native to northern South America, and was introduced in New Caledonia with European colonization in about 1871 (Jourdan and Mille, 2006). This invasive species is considered a harvester ant as it includes a high proportion of seeds in its opportunistic diet (Holway *et al.*, 2002). As a result, it seems to be a good candidate for seed dispersal by dyszoochory which is the process whereby diaspores are destroyed but some of the seeds are accidentally lost during their transport (van der Pijl, 1982). *Wasmannia auropunctata* originated in South America, and was introduced in New Caledonia between 1957 and 1964 (Jourdan and Mille, 2006). It is found in various habitats (open maquis shrubland or closed forest), is blamed for reducing species diversity, and is considered to be perhaps the greatest ant species threat in the Pacific region

We selected seeds of six native plant species with a range of weights, some with and some without elaiosomes. The selected plant species are common in the studied habitats, are pioneer species, and have similar phenology (Table 10). We collected these seeds in the field 3 weeks before the experiment, during November and December 2014, and conserved them at 4°C in paper wrappers until the experiment. They were always manipulated with forceps and gloves to avoid direct hand contact.

**Table 10. Seeds used in the ant seed preference experiment, their mean weight (mg), and presence of an elaiosome (Yes or No).**

<b>Species</b>	<b>Mean weight (mg)</b>	<b>Elaiosome</b>
<i>Lepidosperma perteres</i>	2.4	Yes
<i>Costularia comosa</i>	2.8	No
<i>Dodonaea viscosa</i>	4	No
<i>Acacia spirorbis</i>	23	Yes
<i>Alphitonia neocaledonica</i>	22	Yes, but not fleshy
<i>Austrobuxus carunculatus</i>	54	Yes

We conducted a choice experiment using a paired comparison design to evaluate seed preferences of *P. guerini*, *S. geminata* and *W. auropunctata*. We presented the 15 possible pair combinations to the three nests per species, twice per nest in the same order. This allowed us to obtain six reiterations per ant species. We presented seed pairs to the colony one at a time and placed seeds on the ground, 1 cm apart and within 4 cm (the mean seed dispersal distance recorded for *W. auropunctata* by Horvitz and Schemske, 1986) from the nest entrance, during periods of high foraging activity (08h00-11h00 and 14h00-17h00). We considered a trial completed when a seed was removed more than 4 cm by a forager or 1 h after seeds were offered. The completion of all trials in a colony generally took several days (up to 5), and depended on the response of the colony. We noted which seed species was chosen in each trial and the time before a choice was made.

### c. Seed dispersal evaluation

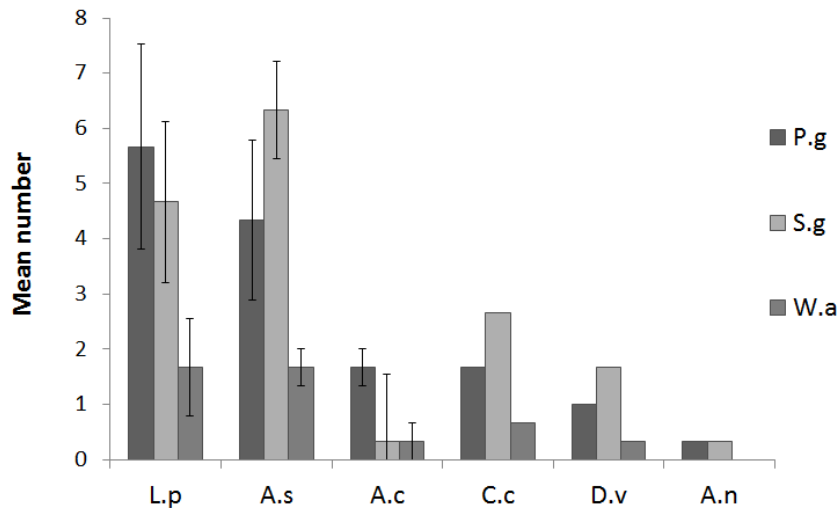
Following the results of the seed preferences experiment, we decided to use the two light-weight elaiosome-bearing seeds: *L. perteres* and *A. spirorbis*. In the invaded and uninvaded maquis shrubland plots we placed 81 seed deposits in a 16 x 16 m grid (2 m spacing). Each deposit was composed of one 5×5 cm laminated white paper card with one seed placed on it. For each plot, we tested each seed species separately for 2 days from 07h30 to 10h30 and from 14h00 to 17h00. We did not work during the middle of the day, when temperatures were high and there was low ant activity. At the beginning of each session, we placed one seed in each deposit. We considered a seed to have been removed if it was moved more than 4 cm. For each seed removal, we recorded ant identity, dispersal distance, seed fate (disappeared, brought to the nest, lost on the way to the nest) and consumption (of elaiosome or seed coat). We placed a new seed on the deposit at the end of an observation. If seed removal occurred but was not observed (a seed that 'disappeared'), then we also placed a new seed. We conducted our field work at the beginning of January 2015 to match the timing of natural seed production in maquis shrubland.

In November 2015 (again to match the timing of natural seed production), we placed 18 seed deposits in each forest edge plot along an experimental grid of 4 x 10 m (2 m spacing). Due to the lower accessibility of the forest edges because of stem and root densities and greater difficulty in observing dispersal events, we were forced to reduce our area to 10 m wide. As in the maquis plots, every deposit was composed of one 5×5 cm white paper card, this time with one *A. spirorbis* seed placed on it, because that year we were unable to obtain fresh and intact seeds of *L. perteres*, and because seeds of the previous season were altered. Seed removal was observed and recorded as above, except that here we also measured dispersal direction relative to the forest edge, in order to investigate the potential of myrmecochory to promote reforestation. Because the thermal conditions were more easily tolerable in the forest edges than in the maquis shrubland where temperatures can reach more than 40 °C, we tested each plot for 1 day during a greater time range, from 08h00 to 12h00 and from 13h00 to 17h00.

## 5. Results

### a. Seed preference

Of the six proposed seed species, *P. guerini* and *S. geminata* removed significantly more seeds of *L. perteres* and *A. spirorbis*, which were the lightest elaiosome-bearing seeds (Chi squared test,  $P=0.024$  for *P. guerini* and  $P=0.003$  for *S. geminata*). *W. auropunctata* had no preferences between seeds (Fisher test,  $P=0.467$ ; Figure 27). The mean time before interaction (dispersal or consumption) was significantly shorter for *W. auropunctata* (Mean= 11 min,  $SE\pm 2$ ) than *S. geminata* (Mean= 16 min,  $SE\pm 2$ , Student's t-test,  $P=0.050$ ) and *P. guerini* (Mean=24 min,  $SE\pm 2$ , Welch's t-test,  $P<0.001$ ). Also, *S. geminata* was significantly faster to interact with seeds than *P. guerini* (Welch's t-test,  $P=0.006$ ).



**Figure 27. Mean number of removed seeds (+SE) of *L. perteres* (L.p), *A. spirorbis* (A.s), *A. carunculatus* (A.c), *C. comosa* (C.c), *D. viscosa* (D.v) and *A. neocaledonica* (A.n) by *P. guerini* (P.g), *S. geminata* (S.g) and *W. auropunctata* (W.a).**

## **b. Ant seed dispersal**

In each plot in maquis shrubland, 26% ( $\pm 4\%$ ) and 20% ( $\pm 11\%$ ) of deposits were discovered respectively in uninvaded and invaded plots for *A. spirorbis*. For experiments with *L. perteres*, 23% ( $\pm 1\%$ ) and 23% ( $\pm 11\%$ ) of deposits were discovered respectively in uninvaded and invaded plots. Of the proposed *A. spirorbis* seeds, as many were removed in the uninvaded (25%) as in the invaded plot (23%; Chi-square test of homogeneity,  $P < 0.05$ ). Similarly, of the proposed *L. perteres* seeds, as many were removed in uninvaded (24%) as in the invaded plot (29%; Chi-square test of homogeneity,  $P < 0.05$ ).

Regarding the seeds removed in the invaded plot, 90% of *A. spirorbis* seeds and 65% of *L. perteres* seeds were removed by *S. geminata*. In contrast, only one seed of *A. spirorbis* and no seeds of *L. perteres* were removed by *W. auropunctata*. *Polyrhachis guerini* was also much less effective at seed removal than *S. geminata*, removing only 6% of *A. spirorbis* seeds and 5% of *L. perteres* seeds. This lack of removal by *P. guerini* was confirmed in the uninvaded area, where it removed only 11% of *A. spirorbis* seeds and 6% of *L. perteres* seeds. However, other ants contributed substantially to seed removal in the uninvaded area. *Ochetellus glaber* removed 47% of *A. spirorbis* seeds and 40% of *L. perteres* seeds, and *Monomorium floricola* removed 27% of *A. spirorbis* seeds and 4% of *L. perteres* removed seeds. Finally, one *A. spirorbis* seed was removed by *Odontomachus similimus* (Table 11). Of the seeds removed by *S. geminata* in the invaded plot, as many seeds were lost on the way as were brought to nest (Binomial test,  $P = 0.19$  for *A. spirorbis* and  $P = 0.31$  for *L. perteres*). In the uninvaded maquis shrubland plot, *O. glaber* brought significantly more *A. spirorbis* seeds to the nest than it lost on the way (Binomial test,  $P = 0.01$ ) and the same for *L. perteres* seeds (Binomial test,  $P = 0.05$ ). This was also the same for *M. floricola* with *A. spirorbis* seeds (Binomial test,  $P = 0.04$ ), but *M. floricola* did not remove enough *L. perteres* seeds to test whether more were brought to the nest or lost.

**Table 11. Number of *A. spirorbis* and *L. perteres* seeds removed by ant species (and seed fates in parentheses) in invaded and uninvaded maquis shrubland plots. N: seeds brought to nest, L: seeds lost on the way, D: seeds disappeared.**

Number of removed seeds	<i>A. spirorbis</i>		<i>L. perteres</i>	
	Uninvaded	Invaded	Uninvaded	Invaded
<i>S. geminata</i>	-	44 (23N,14L,7D)	-	42 (15N,9L,18D)
<i>W. auropunctata</i>	-	1 (1D)	-	-
<i>P. guerini</i>	6 (4N,1L,1D)	3 (2N,1L)	3 (2N,1D)	3 (1N,2D)
<i>O. glaber</i>	26 (16N,4L,6D)	-	21 (13N,4L,4D)	-
<i>M. floricola</i>	15 (10N,2L,3D)	-	2 (2N)	-
<i>O. simillimus</i>	1(1L)	-	-	-
NA	7 (7D)	1 (1D)	26 (26D)	20 (3L,17D)
<b>Total number of dispersed seeds</b>	<b>55</b>	<b>49</b>	<b>52</b>	<b>65</b>
<b>Total number of proposed seeds</b>	<b>217</b>	<b>211</b>	<b>214</b>	<b>227</b>

The mean distance travelled by *S. geminata* with seeds of *A. spirorbis* was 37 cm and 26 cm for *L. perteres*. The mean distance travelled by *O. glaber* with seeds of *A. spirorbis* was smaller than *S. geminata* (Mean=6 cm) but was similar to *S. geminata* with *L. perteres* seeds (Mean=33 cm). The mean distance traveled by *P. guerini* with *A. spirorbis* seeds was 106 cm and the mean distance traveled by *M. floricola* with *A. spirorbis* seeds was 8 cm (Table 12).



**Table 12. Mean distance (centimeters) travelled by ants with *A. spirorbis* seeds (Ac) and *L. perteres* seeds (Le) in both maquis plots.**

		Mean	±SE	N	Min	Max
<i>Solenopsis</i>	Ac	37	6	37	4	136
<i>geminata</i>	Le	26	5	24	7	134
<i>Polyrhachis</i>	Ac	106	62	5	4	340
<i>guerini</i>	Le	-	-	-	-	-
<i>Ochetellus</i>	Ac	6	1	4	5	7
<i>glaber</i>	Le	33	9	6	6	58
<i>Monomorium</i>	Ac	8	3	2	5	10
<i>floricola</i>	Le	-	-	-	-	-

In the invaded plot, we observed eight consumptions of *A. spirorbis* elaiosomes by *S. geminata* (6) and *P. guerini* (2). All of these elaiosome-consumed seeds were later removed by the ants. We also observed one consumption of an *L. perteres* elaiosome by a *P. guerini* ant that did not remove the seed after eating. In the uninvaded plot, 41 elaiosomes of *A. spirorbis* seeds were consumed by *P. guerini* (4), *O. glaber* (25) and *M. floricola* (12). All of them were later removed. We also observed 15 *L. perteres* elaiosome consumption events realized by *P. guerini* (2), *O. glaber* (11) and *M. floricola* (2), and all of these seeds were removed.

### c. Forest edges

Of the 18 deposits in each forest edge plot, 39% were visited in the uninvaded plot, 89% in the plot invaded by *S. geminata* and 100% in the plot invaded by *W. auropunctata*. Substantially more seeds were removed in the forest edge invaded by *S. geminata* (71%) than in the uninvaded forest edge (32%; Chi-square test of homogeneity,  $P < 0.001$ ), and than in the forest edge invaded by *W. auropunctata* (12%; Chi-square test of homogeneity,  $P < 0.001$ ). However, substantially more seeds were removed in the uninvaded forest edge than in the forest edge invaded by *W. auropunctata* (Chi-square test of homogeneity,  $P < 0.05$ ). The two main dispersers in the forest edge invaded by *S. geminata* were the native *Leptomyrmex nigriceps* and *S. geminata*, with 40 and 16 dispersed seeds respectively. Both *L. nigriceps* and *S. geminata* had the same proportion of seeds lost or brought to the nest (Binomial test,  $P > 0.05$ ) (Table 13).

**Table 13. Number of seeds dispersed by species in each forest edge plot (and seed fates in parentheses). N: seeds brought to nest, L: seeds lost on the way, D: seeds that disappeared.**

	Uninvaded edge	Edge invaded by <i>Solenopsis geminata</i>	Edge invaded by <i>Wasmannia auropunctata</i>
<i>Bullita obscura</i>	5 (5D)	5 (3N,2L)	-
<i>Leptomyrmex nigriceps</i>	3 (2L,1D)	40 (22N,13L,5D)	-
<i>Lordomyrma</i> sp.1	1 (1D)	5 (1L,4D)	-
<i>Solenopsis geminata</i>	-	16 (2N,8L,6D)	-
<i>Wasmannia auropunctata</i>	-	-	5 (5L)
NA	8 (8D)	21 (3L,18D)	-
<b>Total number of dispersed seeds</b>	<b>17</b>	<b>87</b>	<b>5</b>
<b>Total number of proposed seeds</b>	<b>53</b>	<b>123</b>	<b>41</b>

As the numbers of dispersal events in the uninvaded plot and in the plot invaded by *W. auropunctata* were small, and given that most of the seeds disappeared, we are unable to conclude robustly on the dispersal directions. In the edge invaded by *S. geminata* far more seeds were dispersed to the forest interior and in parallel to the edge than outside the edge. Of the seeds removed in parallel, 50% were removed by *L. nigriceps*, 29% by *S. geminata*, 17% by *Bullita obscura* (a Nemobiineae cricket) and 4% by unidentified dispersers. Of the seeds removed to the forest interior, 87% of them were dispersed by *L. nigriceps*, 11% by *S. geminata* and 2% by an unidentified disperser. *L. nigriceps* dispersed seeds more often to the forest interior than in parallel (Binomial test,  $P=0.002$ ; Table 14).

**Table 14. Number of seeds dispersed in each direction (F=to the forest interior, P: parallel to the edge, E: outside the edge) by species and by plot.**

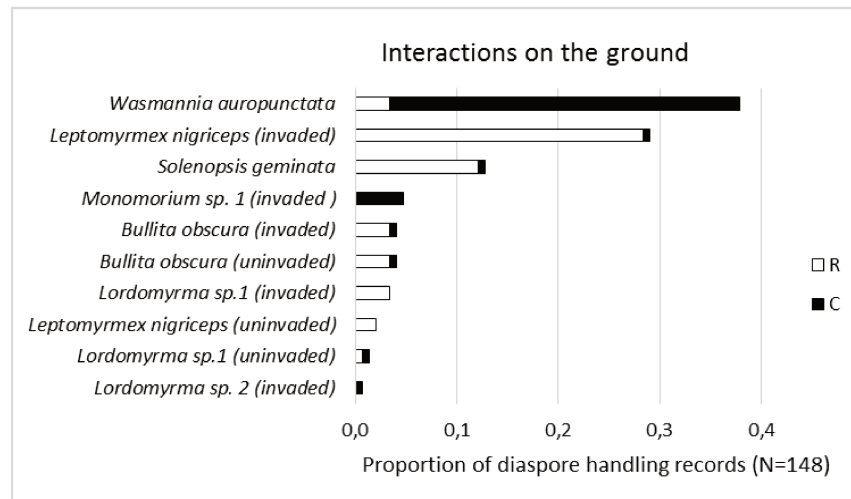
	Uninvaded edge	Edge invaded by <i>Solenopsis geminata</i>	Edge invaded by <i>Wasmannia auropunctata</i>
<i>Bullita obscura</i>	1P	4P,1E	-
<i>Leptomyrmex nigriceps</i>	3P	33F,12P	-
<i>Lordomyrma</i> sp.1	-	1E	-
<i>Solenopsis geminata</i>	-	4F,7P,4E	-
<i>Wasmannia auropunctata</i>	-	-	4F,1E
NA	-	1F,1P,1E	-

The mean dispersal distances were 193 cm by *L. nigriceps*, 49 cm by *B. obscura*, 9 cm by *S. geminata*, and 6 cm by *W. auropunctata*. *L. nigriceps* dispersed seeds a significantly farther distance than *S. geminata* (Welch t-test,  $P<0.001$ ; Table 15).

**Table 15. Mean dispersal distances (centimeters) by species in forest edges.**

	Mean	±SE	N	Min	Max
<i>Leptomyrmex nigriceps</i>	193	24	39	5	550
<i>Solenopsis geminata</i>	9	2	10	5	15
<i>Wasmannia auropunctata</i>	6	1	5	4	9
<i>Bullita obscura</i>	49	11	5	5	68

In the uninvaded edge we observed two consumption events: one by *B. obscura* and one by *Lordomyrma* sp. 2. Both of these consumed seeds were not removed. In the edge invaded by *S. geminata* we observed 15 consumption events, by *B. obscura* (1), *S. geminata* (3), *L. nigriceps* (3), *Monomorium* sp. 1 (7), and *Lordomyrma* sp. 2 (1). Four of these consumed seeds were also removed (2) by *S. geminata* and (2) by *L. nigriceps*. Finally, in the edge invaded by *W. auropunctata*, 51 consumptions were observed for which no seeds were removed. In all of these consumption events, only the elaiosome was consumed. To synthesize, unlike native crickets and ants (except *Monomorium* sp.1), *W. auropunctata* tends to mainly consume the elaiosome rather than remove the seed (Figure 28).



**Figure 28. Relative importance of interactions with diaspores on the floor of forests' edges. Ants and crickets may remove seed (white bars, R) or consume the elaiosome without remove the seed (black bars, C).**

## 6. Discussion

Our study confirms the likely importance of myrmecochory in maquis shrubland and forest edges of New Caledonia. We found in all parts of our study that native ants of several species removed seeds and moved them distances of up to 5.5 m, sometimes consuming the elaiosome, but not damaging the seed coat in such a way as might prevent seed germination. Although it was a relatively infrequent seed dispersal agent in both the invaded and uninvaded maquis shrublands, *P. guerini* was observed dispersing seeds over a fairly high average distance (1.06 m). In the uninvaded maquis, a subordinate native ant, *O. glaber*, also dispersed many seeds, as well as *M. floricola*, another introduced species in New Caledonia, but one without major recorded impact. *Ochetellus glaber* brought more seeds to the nest than it lost on the way, which may be advantageous for the seeds, since ant nests may provide favorable conditions for germination, such as seed predator avoidance (Manzaneda *et al.*, 2005), fire avoidance (Hughes and Westoby, 1992; Boyd, 2001) and nutrient-enriched sites (Culver and Beattie, 1978; Oostermeijer, 1989; Eldridge and Myers, 1998). On the other hand, we observed that *O. glaber* dispersed seeds only over short distances, and in fact, the overall importance of *O. glaber* in myrmecochorous seed dispersal must be considered with precaution as this species is not widespread through all maquis shrublands.

In the forest edge, the endemic *L. nigriceps* was the main dispersal agent. However, unlike *O. glaber*, it lost as many seeds on the way as it brought to the nest, and its average dispersal distance was greater. Moreover, *L. nigriceps* was responsible for dispersing a large proportion of seeds toward the forest interiors. This result is not surprising as *L. nigriceps* is a forest species, but suggests a limited tendency of this species to promote the spread of forest vegetation outside of forest edges. To our knowledge, this is the first time that a myrmecochorous seed has been observed being dispersed by an ant from the genus *Ochetellus*. Another original observation is the fact that *B. obscura* crickets were found dispersing some seeds. We describe this phenomenon in a more in-depth manner elsewhere (Cateine *et al.*, unpublished data).

Interestingly, our results also suggest that invasion of maquis and forest edges by *S. geminata* may be having large, possibly overall positive, impacts on seed dispersal in New Caledonia. Our seed preference experiment showed that *S. geminata* removed similar numbers of seeds to the native *P. guerini*, and also similar to *P. guerini*, *S. geminata* preferred the small elaiosome-bearing seeds, *L. perteres* and *A. spirorbis*. Seed size can influence dispersal depending on the size of the ants that will transport them (Ness, 2004).

When we look at the community seed dispersal results, we see that as many seeds of *A. spirorbis* and *L. perteres* were dispersed in the invaded maquis shrubland as in the uninvaded maquis shrubland, and that *S. geminata* was the most important dispersal agent in the invaded maquis. Furthermore, contrary to *O. glaber*, which brought more seeds to its nest than it lost on the way, *S. geminata* lost as many seeds on the way as it brought to the nest. Seeds dropped on the way to a nest usually avoid parental competition and density-dependent mortality, and often end up in microsites favorable for germination (Arnan *et al.*, 2010). In the maquis shrubland, the mean distance traveled by *S. geminata* with a seed was equal to or higher than by *O. glaber*. Moreover, it was far higher than what we expected from previous results: Horvitz and Schemske, 1986 reported an average distance of 8 cm for this species but our observations gave an average 2.4 to 4.7 times higher. The absence of dense litter in our plots may explain these different findings.

Many more seeds were dispersed in the forest edge invaded by *S. geminata* than in the two other edges. Surprisingly, the number of seeds dispersed by the endemic ant *L. nigriceps* was 15 times higher in the edge invaded by *S. geminata* than in the uninvaded edge. This difference was not due to a greater abundance of *L. nigriceps*, as they were less abundant in the edge invaded by *S. geminata* (i.e., fewer arrived at seed deposits and baits). The presence of *S. geminata* could lead to greater competition for trophic resources, which may affect the behavior of *L. nigriceps* such that it shifts its trophic niche and exploits more elaiosome-bearing seeds. Regarding seed fate, here again, *S. geminata* brought as many seeds to the nest as it lost on the way, which does not differ from the results for the endemic ant *L. nigriceps*. However, the mean dispersal distance realized by *S. geminata* was smaller than in the maquis shrubland and was similar to the results obtained by Horvitz and Schemske (1986). This mean distance was smaller than the mean distance for *L. nigriceps*, and most of the dispersed seeds in the edge invaded by *S. geminata* were dispersed to the forest interior.

Therefore, in both the studied environments, the presence of *S. geminata* did not disrupt the dispersal of myrmecochorous seeds and rather seemed to maintain this service. *Solenopsis geminata* also seems to stimulate native ants to disperse more seeds in the edges and thus may indirectly allow a better connectivity between plant populations at the edge and the interior of the forest, though this hypothesis should be tested at more sites to more robustly conclude whether this is a general phenomenon. *Solenopsis geminata* does not appear to have a major negative impact on seed integrity by granivory, since it consumed only the elaiosome, if anything.

Contrary to *S. geminata*, the other invasive ant species studied, *W. auropunctata* seems to have a very negative effect on seed dispersal where it establishes, in both maquis shrubland and forest edges. In the preference experiment, *W. auropunctata* rarely removed seeds that were presented at the entrance of their nest. However, *W. auropunctata* workers were faster than those of *S. geminata* and *P. guerini* to interact with the presented seeds. This result supports the idea that *W. auropunctata* is able to find food quickly, being excellent at the discovery of resources (Holway *et al.*, 2002). The presence of *W. auropunctata* leads to the disappearance of most native ants (including native seed dispersers) and several other insect groups, such as crickets (Le Breton *et al.* 2003, 2005; Anso 2016). Furthermore, as it is known for its aggressiveness and painful sting, *W. auropunctata* may cause direct interference in seed dispersal by the other ant species, and as a result, ant-dispersed plants in invaded sites could become less abundant over time since invasion, and more poorly distributed within the landscape (Ness and Bronstein, 2004).

The seed dispersal experiments showed that *W. auropunctata* is a very bad dispersal agent both in maquis shrubland and forest edge. In these experiments, *W. auropunctata* did not disperse seeds, but rather consumed their elaiosomes. This could have been explained by the fact that as they eliminate competitors for this resource, they prefer to directly consume the food rewards instead of bringing whole seeds to the colony but interestingly, this behavior is also observed in its area of origin (Christianini and Oliveira, 2010).

The negative impacts of *W. auropunctata* on the dispersal of myrmecochorous seeds therefore seem to be multiple: at the beginning of an invasion, when native species are still present in the environment, *W. auropunctata* is likely able to monopolize seed resources quickly to exploit their elaiosomes. In addition to disturbing the native species that could disperse the myrmecochorous seeds, *W. auropunctata* may suppress the attractiveness of these seeds by removing their elaiosomes. Moreover, when *W. auropunctata* has emptied the environment of the native dispersers, it fails in the dispersal of myrmecochorous seeds. Thus, *W. auropunctata* likely has negative effects on vegetation dynamics by essentially halting myrmecochory where it invades.

Because of human impact on the environment, co-evolved biotic assemblages are increasingly rare and we find a greater incidence of native and introduced species living under new environmental conditions (Hobbs *et al.*, 2006). Maquis shrublands represent disturbed habitats in New Caledonia that are available for invasive species, some of which may not only have negative effects on biodiversity, but may promote certain ecosystem functions. Our work suggests that *S. geminata* could even be promoted as an ecological engineer in this habitat, especially because we found some evidence that *S. geminata* disperses seeds even more effectively than native species. On the other hand, invasive *W. auropunctata* should be eliminated, because in addition to emptying ecosystems, it prevents normal myrmecochory. If this 'novel ecosystem' in the maquis shrubland is sustainable over the long term, there should be a functional succession. We looked for evidence that natural or invasive-species-affected myrmecochory might facilitate forest expansion by moving seeds outside forest edges. Our results suggest that the normal direction of seed dispersal by ants seemed to be towards forest interiors. These results closely mirror the results from Ness (2004), who found that myrmecochorous seeds of *Sanguinaria canadensis* are more likely to be dispersed towards the forest interior of deciduous forests in Georgia, USA. Other studies note a decrease in myrmecochorous plant recruitment along intervals from forest interiors to edges (Matlack, 1994; Jules, 1998). Thus myrmecochory may have less potential than hypothesized to contribute to the spread of forest vegetation into disturbed areas.

In insular habitats disturbed by human activities, the impacts of invasive ants on seed dispersal can vary widely. This may have a longer-term cascade effect on plant communities and therefore crucial importance in the success of ecological restoration of sites impacted by mining and bush fires. Thus, the management of invasive ants in these types of environments must take into account all their impacts, including their facilitation of indigenous species.



## 7. Devenir des graines dans les nids de *Solenopsis geminata*

### a. Introduction

Le régime alimentaire des *Solenopsis geminata* est composé essentiellement d'insectes qu'elles prédatent et de graines qu'elles collectent (Travis, 1941). Lorsqu'elles trouvent une graine, les ouvrières la rapportent dans leur nid et la stockent dans un grenier (Carroll et Risch, 1984). Plusieurs auteurs ont étudié et décrit les interactions entre *S. geminata* et graines et l'influence sur leur germination. Par exemple, Travis (1941) note que les colonies peuvent être détectées grâce à une végétation plus luxuriante autour d'elles et qu'au début du printemps, les nids peuvent être localisés grâce à un tapis de graines d'herbes germées. De la même façon, Carroll et Risch (1984) montrent que dans des cultures expérimentales de Tabasco au Mexique, une grande variété de petites graines, en particulier des Graminées, sont collectées par les *S. geminata*. Ainsi, les graines de *Malachra* sp. font partie des espèces les plus abondantes dans les greniers de *S. geminata* ce qui réduit leur densité de 97% dans les cultures. Egalement, Chauhan *et al.*, (2010) ont constaté aux Philippines que *S. geminata* réduit le nombre de graines de certaines « mauvaises herbes » dans les cultures de riz. A l'inverse, Hurtado *et al.*, (2012) montrent que les *S. geminata* ne scarifient pas mécaniquement ou chimiquement les graines de *Senna spectabilis* et qu'elles ne semblent pas avoir d'influence sur leur germination.

L'influence de *S. geminata* sur le devenir et la germination des graines myrmécochores a déjà été étudiée en laboratoire ainsi qu'en conditions naturelles par (Horvitz, 1981). L'auteure étudie en laboratoire l'impact des *S. geminata* sur la germination d'une espèce myrmécochore tropicale *Calathea microcephala* (Marantaceae). Après retrait de l'élaïosome et transport de la graine dans le nid, toutes les graines manipulées par *S. geminata* ont pu germer rapidement. L'auteure conclue que *S. geminata* devrait être considérée comme une disséminatrice importante de graines myrmécochores plutôt qu'une prédatrice de ces graines. Cependant en 1986, avec la collaboration de Schemske, elle conclue qu'en conditions naturelles, la fourmi tropicale de feu est la fourmi la plus susceptible d'avoir un effet négatif sur les graines de *Calathea* car en plus d'enlever les élaïosomes des graines sans les déplacer, elle réduit la probabilité que les graines soient enlevées par *Pachycondyla* spp., meilleure disséminatrice.

Sur le terrain, de nombreuses observations nous ont permis de voir des graines entreposées dans des greniers sous la surface du sol et suite à nos expériences et le taux important de graines d'*Acacia spirorbis* apportées dans les nids de *S. geminata*, plusieurs questions se sont posées : i) la profondeur d'enfouissement des graines dans les nids est-elle compatible avec la germination des graines ; ii) quel est le taux de consommation de ces graines ; iii) quelle est leur capacité de germination après avoir été manipulées par les *S. geminata* ?

Les méthodes généralement les plus utilisées pour l'étude du devenir des graines dans les nids de fourmis sont l'excavation directe des nids, couche après couche ou suite à un coulage de cire ou plâtre. La cire fondue ou le plâtre cassé permettent la récupération des graines. Le maquis minier présente des conditions thermiques pénibles du fait de la forte chaleur qui y règne. L'utilisation de cire semblait donc peu appropriée en raison du risque de non solidification de la cire. Nous avons donc utilisé du plâtre en espérant pouvoir ensuite excaver les nids, casser les chambres et observer la présence des graines dans ces chambres. Malheureusement les substrats ultramafiques étant extrêmement compacts et les nids très diffus, leur excavation s'est avérée très compliquée en raison de la difficulté à creuser et avec beaucoup de casse du plâtre. De plus, l'agressivité des *S. geminata* est importante et leur piqûre douloureuse, ce qui rend le travail sur le terrain compliqué. Pour répondre à nos questions, nous avons donc décidé de construire des nids artificiels en laboratoire qui nous permettraient d'observer directement le mouvement des graines et de les récupérer aisément pour mise en chambre de germination.

## **b. Matériel et Méthode**

### **i. Devenir des graines**

Les expériences en laboratoire ont eu lieu du 7 Mars au 5 Avril 2016. 6 colonies constituées chacune de 500 ouvrières et de couvains sont installées dans des nids artificiels (béton cellulaire, blocs de 50\*31\*10cm) (Figure 29). Ces nids de 30 cm de profondeur, contiennent des alvéoles espacées d'un centimètre de profondeur, creusées à l'aide d'un burin et d'une dremel. Le diamètre des galeries est de 4 mm. En effet une étude menée par Cassill *et al.*, (2002) sur la complexité des nids, la taille du groupe et l'élevage du couvain de *Solenopsis invicta*, a permis de montrer des nids avec des galeries dont le diamètre moyen était de 4,4 mm. Nous avons décidé de nous baser sur cette étude pour la construction de nos nids de *S. geminata*.



**Figure 29. Nid artificiel creusé dans un bloc de béton cellulaire (©Anne-Sophie Millot).**

Des plaques de plexiglas sont disposées sur les 4 faces extérieures du béton (dont la plus grande couvre l'ensemble des galeries pour permettre le suivi des graines). Pour permettre une ouverture du nid tout en gardant les graines à la même profondeur, la plus grande plaque de plexiglas est maintenue grâce à des tiges filetées et des écrous tandis que les 3 autres plaques, plus petites, sont fixées par du joint. Les interstices entre les plaques sont colmatés à l'aide de joint acrylique et de plâtre de Paris dans le but de permettre le démontage du nid à la fin de l'expérience. Pour limiter la luminosité au niveau des alvéoles, des feuilles transparentes rouges sont installées sur les plaques de plexiglas. Les nids sont installés dans des bacs à litière remplis d'eau pour permettre une bonne humidification du béton cellulaire ainsi que pour empêcher les fourmis de s'échapper. De la colle entomologique est également appliquée sur les rebords des plaques de plexiglas pour empêcher leur évasion (Figure 30).



**Figure 30. Dispositif de nids artificiels (©Anne-Sophie Millot).**

Les 6 colonies de fourmis sont installées 5 jours avant le début de l'expérience afin qu'elles puissent avoir un temps d'adaptation. L'expérience consiste à placer deux piles de 25 graines d'*A. spirorbis* dans la zone de chasse (partie supérieure du bloc), opposées l'une à l'autre. Toutes les graines préalablement collectées à la main en Novembre 2015 sont stockées dans un endroit frais et sec jusqu'à utilisation. Toutes les graines présentées aux fourmis sont viables, avec un tégument rigide et des élaïosomes matures. Pour vérifier la viabilité des graines présentées, nous utilisons une machine à rayons X : l'UltraFocus de Faxitron (Figure 31). Elles sont également nourries *ad libitum* avec du beurre de cacahuète, un mélange de thon-confiture et de l'eau sucrée mise dans un petit tube à essai et retenue par un coton, ceci pour que le choix des graines ne se fasse pas par défaut. Cependant, pour tester cette dispersion en cas d'exclusivité, les 3 colonies les plus actives et ayant le mieux supporté la mise en nid artificiel sont de nouveau testées après 3 jours de famine et toujours sans nourriture au moment de l'expérience mais avec de l'eau sans sucre.



**Figure 31. Radiographie d'un lot de 50 graines d'*Acacia spirorbis* viables.**

Les observations commencent 5 h après la présentation des semences et chaque jour pendant 10 jours par la suite pour localiser les graines dans les nids. Les graines récupérées dans la pile de refus sont examinées à la loupe binoculaire pour déterminer leur degré de détérioration et si l'élaïosome a été consommé. Nous examinons également le contenu du nid quotidiennement après avoir commencé l'expérience pour déterminer la consommation ainsi que la profondeur d'enfouissement des graines. Nous notons également la profondeur d'enfouissement du couvain qui pourrait être nourri avec les élaïosomes. Une expérience de germination est ensuite menée avec ces graines récupérées dans le nid pour voir si l'action des fourmis influence la germination.

## ii. Germination

Pour prédire la profondeur maximale à laquelle les graines d'*A. spirorbis* peuvent germer et émerger, nous avons utilisé le modèle développé et testé par Bond, Honig et Maze (Bond *et al.*, 1999; Renard *et al.*, 2010) liant la masse de la graine (mg) et la profondeur maximale d'émergence (cm) selon l'équation:

$$\text{Profondeur max} = 27,3 * \text{poids de la graine}^{0.334}$$

En utilisant cette relation, nous calculons la valeur prédite pour 80 graines, préalablement pesées à l'aide d'une balance de précision. La masse moyenne des graines d'*A. spirorbis* étant de  $0,018022 \pm 0,000883\text{g}$ , la profondeur maximale moyenne doit donc être d'environ 7 cm.

Les 80 graines sont réparties de la manière suivante : 10 graines sont enterrées à la même profondeur tous les 2 centimètres. Les tests de germination se font de 0 à 14 cm de profondeur (le double de la profondeur maximale théorique). Pour accélérer la germination les graines sont scarifiées à l'aide d'un scalpel (Bailly, 1986). Les graines sont plantées dans un sol composé de substrat ultramafique placé dans des fonds de bouteilles en plastique entourés de papier aluminium pour éviter à la lumière d'atteindre des graines plantées en profondeur (Figure 32). Le substrat est humidifié quotidiennement avec de l'eau distillée et la germination est relevée au bout de 12 semaines.



**Figure 32. Expérience sur la profondeur d'enfouissement maximale permettant la germination des graines d'*Acacia spirorbis* (©Anne-Sophie Millot).**

Pour examiner le potentiel de germination des semences dont l'élaïosome a été retiré par les fourmis, nous comparons les taux de germination des graines des nids avec le potentiel de germination de graines dont l'élaïosome est enlevé à la main ainsi que des graines « contrôle » n'ayant pas été manipulées par nous-même ou par les fourmis. Les graines sont placées sur du coton imbibé d'eau distillée dans des boîtes de Pétri. Les boîtes sont installées en chambre de germination constituée d'une vitre, à 25°C. Nous évaluons statistiquement si la germination des graines varie en fonction des traitements sur l'élaïosome et la manipulation par les *S. geminata* à l'aide d'un modèle linéaire généralisé (famille binomial) et utilisons un test de Chi-deux pour évaluer la significativité de la déviance entre le modèle nul et le modèle avec les variables « présence ou absence d'élaïosome » et « manipulation ou non par *S. geminata* ». Ces analyses ont été réalisées grâce au logiciel R studio Version 1.0.136.

### **c. Résultats**

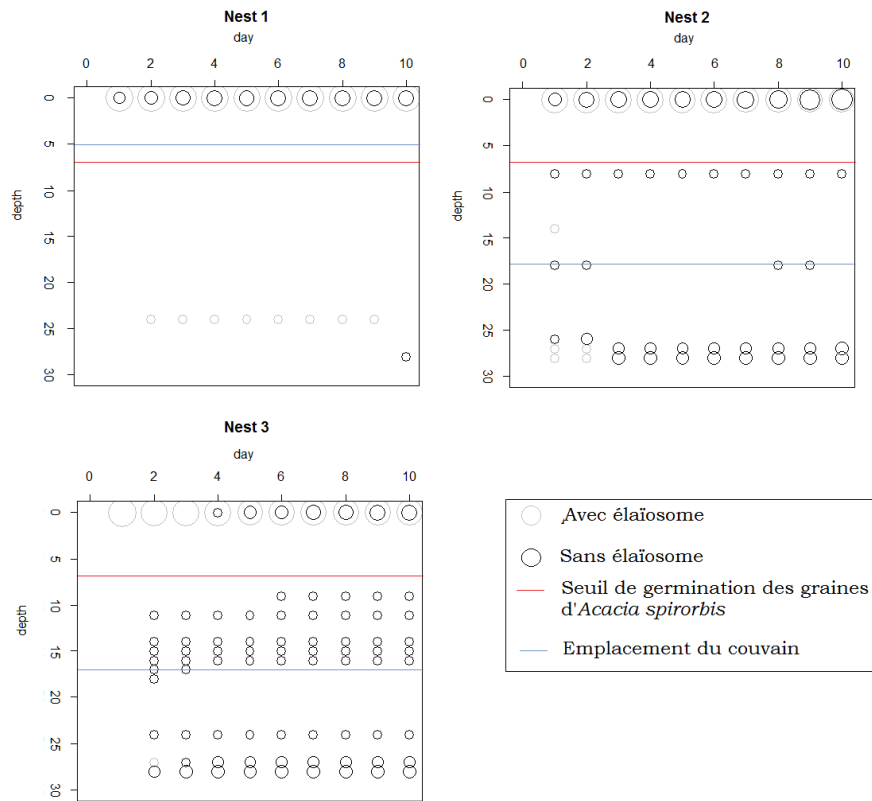
#### i. Expérience avec nourriture *ad libitum*

Sur les 300 graines présentées dans les 6 nids, 34 ont été déplacées, soit 11,3%. Mais seules 3 de ces graines ont été amenées au nid, les autres ayant été déplacées à la surface dans des piles de refus. A l'intérieur des nids, 2 graines ont été enfouies à 27 cm et 1 à 28 cm et n'ont pas été déplacées au cours des 10 jours. Seule une graine a été retrouvée sans élaïosome et les tests de germination n'ont donc pas eu lieu. Concernant la consommation, seule une des 2 graines qui se trouvaient à 27 cm s'est vue retirer son élaïosome mais aucune trace n'a pu être observée sur le tégument de cette graine indiquant une absence de consommation de cette dernière.

#### ii. Expérience après famine

Sur les 150 graines présentées dans les 3 nids, 19 ont été déplacées soit environ 12,7%. Toutes les graines déplacées ont été amenées dans le nid et aucune graine n'a été retrouvée dans une pile de refus. Toutes les graines amenées dans les nids ont été retrouvées à des profondeurs supérieures à 7cm (Figure 33) et se sont vu retirer leur élaïosome. L'une d'entre elles a été complètement consommée. Une consommation des élaïosomes a également été observée sur 24 graines dans les piles de graines proposées mais non déplacées.

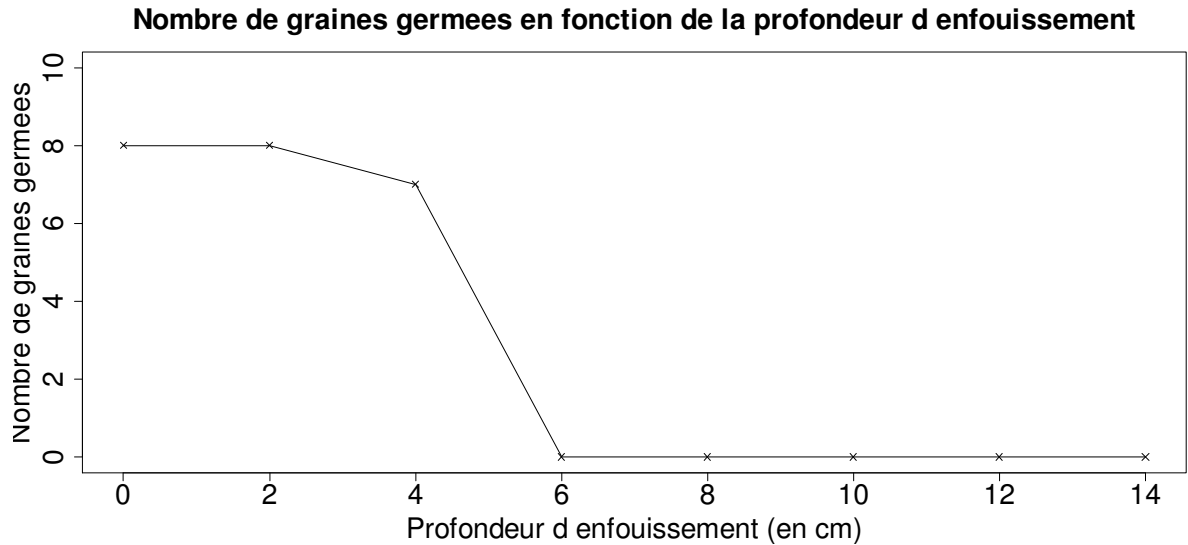
Les couvains se trouvaient à 5 cm dans le nid 1, 18 cm dans le nid 2 et 17 cm dans le nid 3.



**Figure 33. Nuage de points pondérés représentant le nombre de graines avec (en gris) ou sans (en noir) élaïosome retrouvées aux différentes profondeurs en fonction des jours dans les nids 1 (Nest 1), 2 (Nest 2) et 3 (Nest 3).**

iii. Germination en fonction de la profondeur d'enfouissement

Seules les graines enfouies à une profondeur inférieure à 6 cm ont germé (Figure 34).



**Figure 34. Nombre de graines d'*Acacia spirorbis* germées au bout de 12 semaines en fonction de leur profondeur d'enfouissement.**

iv. Germination en fonction du traitement

Les nombres de graines germées après 12 semaines ont été peu élevés. Il n'existe pas d'influence du retrait de l'élaïosome ou de la manipulation des *S. geminata* sur la germination des graines d'*A. spirorbis* après 12 semaines de mise en chambre (GLM, famille=binomial).

**d. Discussion**

Très peu de graines (1% des graines proposées) ont été retrouvées dans les nids nourris *ad libitum*. Plusieurs facteurs peuvent être à l'origine de ce résultat surprenant. Tout d'abord, les conditions de laboratoire sont très éloignées de ce qui peut être retrouvé sur le terrain. En effet la température y est plus froide, l'hygrométrie était très difficilement contrôlée, l'architecture des nids se basait sur des expériences menées sur *Solenopsis invicta* dans un type de sol différent, l'absence de la reine a pu modifier le comportement des ouvrières et l'alimentation peut-être plus riche et plus facilement accessible a pu ne pas motiver les ouvrières à fourrager dans les piles de graines. Ceci est confirmé par le fait que lorsque les nids ont ensuite subi une famine le taux de graines retrouvées dans les nids a été plus important (12,7%).



Dans les deux traitements, toutes les graines ont été retrouvées à des profondeurs plus importantes que les profondeurs maximales théoriques (7 cm) et observée (6 cm) de germination. Ces profondeurs d'enfouissement ne semblent pas coïncider avec ce que nous avons pu observer sur le terrain. Une seule graine a été consommée entièrement par les *S. geminata* en condition de famine. Ce résultat est très faible au regard du nombre de graines proposées (N=150) et surprenant au regard du régime alimentaire habituel des *S. geminata*. Cependant, plusieurs graines ont été dépourvues de leur élaïosome (29%). Cette observation fait écho à l'hypothèse selon laquelle l'apparition de la myrmécochorie serait une adaptation pour contrer la granivorie et bénéficier des services des fourmis. Par ailleurs, ceci rejoint les résultats obtenus durant notre expérience de préférence qui montrent que *S. geminata* est plus attirée par les graines pourvues d'un élaïosome. Mais il est également possible que les conditions d'élevage des colonies aient induit ce comportement de consommation d'élaïosome plutôt que de la graine, possiblement dans le but de faire survivre le couvain orphelin. A notre connaissance, aucune étude n'a été menée sur ce sujet.

Cette étude n'a pas permis de démontrer une influence de la manipulation des graines ou de la consommation de l'élaïosome par les *S. geminata* sur la capacité de germination des graines d'*A. spirorbis* au bout de 12 semaines d'incubation. Cependant, ce résultat doit être considéré avec précautions puisque, malgré leur viabilité, le taux de germination des graines a été très faible (2,4% à 11,9%) comparé aux taux obtenus par Bailly (1986) d'un peu plus de 25% après 3 mois à 25°C. Afin de confirmer nos observations en laboratoire, il serait judicieux de mener nos expériences *in situ* et il est possible que les résultats obtenus soient différents tout comme ils ont pu l'être dans le cas des travaux de Horvitz.



## Chapitre 5 : Comparaison de la dispersion des graines d'une espèce myrmécochore par les fourmis natives et la fourmi invasive *Wasmannia auropunctata* en maquis paraforestier

---

Ce chapitre a fait l'objet d'un article soumis à *Biological Invasions* sous la forme :

Cateine, M., Frost, C.M., Dupuy S., Di Tommaso A., Provost E., Jourdan H. Impact of the invasive ant *Wasmannia auropunctata* on seed dispersal in a tropical island forest.

## 1. Résumé

Les espèces envahissantes sont une menace mondiale pour la biodiversité, mais surtout sur les îles isolées, où elles provoquent des extinctions d'espèces et modifient souvent considérablement la fonction de l'écosystème comme la dispersion des graines. En Nouvelle-Calédonie, la fourmi électrique *Wasmannia auropunctata* est une invasive majeure qui réduit la diversité et l'abondance des espèces de fourmis indigènes. Nous nous demandons si *W. auropunctata* peut remplir la fonction écosystémique réalisée par les espèces qu'elles remplacent, en l'occurrence la myrmécochorie qui est la dispersion des graines par les fourmis. Nous avons donc mené une étude pour comparer la dispersion des graines dans un maquis paraforestier envahi par *W. auropunctata* versus dans un maquis paraforestier non envahi. Dans la parcelle envahie, *W. auropunctata* modifie les services de dispersion des graines par : i) un taux de dispersion des graines plus faible, ii) lorsque les événements de dispersion se produisent, ils se font sur de plus petites distances et iii) les graines sont plus susceptibles d'être perdues sur le chemin, ce qui limite les avantages de la dispersion des graines par les fourmis. Cette étude vient s'ajouter aux nombreuses études sur les impacts négatifs des espèces envahissantes sur les mutualismes tels que la myrmécochorie. En outre, bien que les grillons natifs ne fussent pas le sujet initial de cette étude, nos expériences ont montré que *Bullita obscura* (Nemobiinae) interagit très souvent avec les graines dans le maquis paraforestier non envahi. La dispersion des graines par les grillons, puisqu'elle a été observée de manière anecdotique ailleurs, peut en fait être plus importante au niveau de l'écosystème que ce que l'on pensait et ce, également en Nouvelle-Calédonie.

Mots-clés : myrmécochorie, *Wasmannia auropunctata*, invasions des îles, dispersion des graines par les grillons.

## 2. Abstract

On the south Pacific archipelago of New Caledonia, invasion by the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, is reducing the diversity and abundance of native species, especially ants. We tested whether *W. auropunctata* can fulfill the seed dispersal function normally performed by the species that it is replacing. We carried out a study to compare seed dispersal in New Caledonian tropical regrowth forest invaded by *W. auropunctata* versus in uninvaded forest, by presenting *Acacia spirorbis* seeds in replicated seed deposits, and observing seed dispersal. In the invaded forest, *W. auropunctata* seemed to largely disrupt seed dispersal by ants (myrmecochory) in that it completely replaced the native fauna and then dispersed seeds at a lower rate, transported them over smaller distances, and lost them all on the way, rather than bringing any to the nest. All of these changes likely limit the myrmecochory benefits for plants, adding to the evidence for negative impacts of invasive species on mutualisms such as myrmecochory. Moreover, although crickets were not the originally intended subject of this study, our experiments showed, somewhat surprisingly, that the cricket *Bullita obscura* (Nemobiinae) very frequently interacted with seeds in uninvaded forest by consumption of elaiosomes and dispersal. In fact, we found that seed dispersal by these crickets was at least as frequent as myrmecochory, and a germination experiment showed that cricket consumption of the elaiosomes did not negatively impact seed germination. Furthermore, similar to native ant seed dispersal, cricket seed dispersal function was lost in forest invaded by *W. auropunctata*.

Keywords: ant seed dispersal, *Wasmannia auropunctata*, island invasion, cricket seed dispersal.

### 3. Introduction

Invasive species on isolated islands can promote species extinctions (Tershy *et al.* 2015; Bellard *et al.* 2016) and often drastically change ecosystem function (Kremen and Ricketts 2000; Pejchar and Mooney 2009; Kaiser-Bunbury *et al.* 2010). Seed dispersal is one of the ecosystem functions that can be threatened by invasive species, and is important for maintaining forest plant diversity, particularly in tropical forests (Wunderle Jr. 1997), and particularly in places where anthropogenic habitat clearing makes plant re-colonization important in order for forest re-growth. Many plant species have evolved mutualisms with particular animals such that their fruits or seeds are attractive to those animals and so are gathered and moved far from the parent plant, thus reducing sibling competition (Higashi *et al.* 1989), and allowing seeds to avoid pathogens and seed predators that may be concentrated near the parent plant (Janzen 1970, 1971; Bagchi *et al.*, 2014). Ants can disperse the seeds of some plants, a phenomenon termed "myrmecochory", which is a diffuse mutualism (Beattie and Hughes, 2002; Berg, 1966; Garrido *et al.*, 2002; Handel, 1976). Many plant species have evolved to produce a lipid-rich structure called an "elaiosome" on their seeds (Giladi 2006; Lengyel *et al.* 2010), which is attractive to ants (Reifenrath *et al.* 2012). Ants collect these seeds and if they do not lose them on the way, will bring them to their nests. After consuming or feeding to their larvae all or parts of the elaiosomes, they subsequently discard the intact seeds some distance from the parent plant, by storing them in a landfill or discharging them out of the nest (Thompson 1981; Bas *et al.* 2007).

Myrmecochory provides a range of potential benefits to plant seedling recruitment (Beattie 1985): placement of seeds in the nutrient-enriched soil in and around the ant nests (Hanzawa *et al.* 1988), predator (Manzaneda *et al.* 2005) and fire avoidance (Hughes and Westoby 1992a; Boyd 2001), and dispersal across distances long enough to reduce parent-offspring and sibling competition and other negative density-dependent effects (Bagchi *et al.* 2014). Interestingly, the elaiosome removal, as well as the degree of damage to the seed coat itself, can also both affect seed germination rate (Horvitz 1981; Blois Lobstein and Rockwood 1993; Christian and Stanton 2004; Ohkawara 2005; Imbert 2006; Bas *et al.* 2007; Prior *et al.* 2014), so ant manipulation of the seeds themselves can also affect plant recruitment success, regardless of the distance that the seeds are carried. Although myrmecochory is a prominent dispersal syndrome in many habitats throughout the world, the highest known concentrations occur in sclerophyllous heathlands, shrublands and woodlands on nutrient-poor soils in the Australian biogeographic region (Berg 1975; Rice and Westoby 1981).

Other insects, such as Scarabaeidae, Vespidae and Isoptera have been observed dispersing seeds as well (see review in Vigni and Melati 1999), but little is known about the frequency or importance of seed dispersal by insects other than ants. Given that the vertebrate fauna is naturally depauperate on oceanic islands, and even more depauperate following anthropogenic species extinctions or decreases in abundance, myrmecochory may play a particularly important role in tropical island forests.

Ants are considered to be a keystone group within ecosystems (Wilson and Hölldobler 2005), because of their many important interactions with other organisms. However, for this reason, ants are also among the most damaging invaders of terrestrial habitats worldwide, disrupting existing mutualisms by reducing the abundance of important native components of ecosystems, and generating indirect effects at both community and ecosystem levels (Gómez and Oliveras 2003; Ness *et al.* 2004; Blancafort and Gómez 2005). Owing to high species richness and levels of endemism, the threat of invasive species, and anthropogenic disturbance related to nickel mining (Chazeau 1993; Morat 1993; Myers *et al.* 2000; Beauvais *et al.* 2006), New Caledonia is recognized as a unique biodiversity hotspot. On this archipelago, a spectacularly major invasion has occurred by *Wasmannia auropunctata* (Jourdan 1997, 1999), which was introduced with batches of Caribbean pines from Central and South America between 1957 and 1962 (Fabres and Brown 1978).

*Wasmannia auropunctata* is now present in every kind of natural habitat: sclerophyllous forest, rainforest, and maquis shrubland, and disrupts natural communities including ants, arachnids, beetles, and reptiles (Jourdan 1997; Chazeau *et al.* 2000; Jourdan *et al.* 2001; Le Breton *et al.* 2003).

An important question that this raises is whether or not invasive ants such as *W. auropunctata* can fulfill the ecosystem functions that were once performed by the species that they are replacing. We therefore carried out a study to compare seed dispersal in New Caledonian regrowth forest invaded by *W. auropunctata* versus in uninvaded forest. We did this on ultramafic soils in southern New Caledonia, as myrmecochory is most common in vegetation growing on infertile soils (Berg 1975; Milewski and Bond 1982; Beattie 1985; Westoby *et al.* 1991). We selected invaded and uninvaded forest sites and used bait stations to characterise the ant communities present. We then set up replicated seed-presentation stations and observed the fates of all presented seeds. We quantified: 1) the identity of the seed disperser; 2) the number of seeds removed; 3) seed fate (taken to a nest, lost, disappeared, or consumed); 4) whether the elaiosome or seed coat was consumed; and 5) seed dispersal distance.

Finally, because we found a surprisingly high number of dispersal events by the cricket *Bullita obscura*, we tested the frequency of cricket seed consumption as well as cricket effects on seed germination, in order to better understand the little known (but see Sidhu and Datta 2015; Santana *et al.* 2016), but seemingly important role of crickets in seed dispersal.

## 4. Materials and methods

### a. Study area, study sites, and sampling design

We chose two sites of interior regrowth forest (vegetation composed of mixed trees and shrubs re-growing from maquis to rainforest) in the southern region of the main island of Grande Terre. The first site was a forest not invaded by invasive ants, in the Plaine des Lacs (22°16'17.07"S 166°57'51.30"E). The second site was a forest invaded by the ant *W. auropunctata*, at Forêt Nord (22°19'14.00"S 166°55'38.76"E). These sites were chosen because they have very similar vegetation and elevation, and are the two largest remnant forests on ultramafic soils in southern New Caledonia (Ibanez *et al.*, 2017), so they are of particular conservation interest in terms of understanding ecosystem function and impact of invasive species. We implemented an experiment of 72 bait stations in a 10x22 m plot within each forest.

### b. Ant community characterisation

In order to first determine what ant species were present in our invaded and uninvaded forests (and to confirm forest invasion status), we carried out an ant community 'mapping' of plots using a baiting protocol. We placed 72 bait stations of pet food and peanut butter, separated by 2 m on a 12x6 grid on the ground. After waiting one hour we counted and identified the ant species (as current taxonomy permitted) present on the baits. When an ant species could not be identified in the field, we took one or two individuals back to the lab to identify using a microscope. For undescribed species, we designated morphospecies.



### **c. Seeds selected as a model for dispersal: *Acacia spirorbis***

For the dispersal experiment we chose the elaiosome-bearing seeds of *Acacia spirorbis*, or “false Gaïac” (Fabaceae), which is a gregarious native species, widespread in New Caledonia. We chose to use *A. spirorbis* seeds for this experiment for several reasons: first, *A. spirorbis* is an archetype of the elaiosome-bearing seeds, it has a mean weight of 16 mg which is in the range of myrmecochorous seed weights (Hughes *et al.* 1994), and is able to develop in the ultramafic substrates found in our study region. Second, its bright orange elaiosome allowed us to easily follow seeds being moved, and third, this was one of the most available seed species at this period for our experiment. Seeds were collected in October and conserved at 4°C in paper wrappers. They were always manipulated with forceps and plastic disposable gloves to avoid direct hand contact.

### **d. Seed dispersal experiment**

Our seed dispersal experiment followed the experimental design of Andersen (1988), and was conducted in November 2015. In each of our 10x22 m experimental plots, we placed seed deposits on 5x5 cm white paper cards at each of the 72 bait stations. For each plot, four people observed seed dispersal for one day: once in the morning, from 8:00 am to 12:00 am, and once in the afternoon, from 1:00 pm to 5:00 pm. At the beginning of each session, one seed was placed at each deposit. A seed was considered removed if it had moved more than 4 cm, which is the smallest mean dispersal distance realized by *W. auropunctata* in Horvitz and Schemske (1986). Several characteristics were recorded for each dispersal event: 1) which species interacted with the seed; 2) seed fate (lost on the way or brought to the nest); 3) seed consumption (elaiosome or the seed itself); 4) distance travelled by the ant with the seed. We replaced every seed that was removed, regardless of its fate, and noted the number of seeds removed.

### **e. Seed consumption by the cricket *Bullita obscura* (Nemobiinae)**

During our experiment we found that a large number of seeds were, in fact, dispersed by the cricket *B. obscura*, rather than by ants, so we decided to examine this phenomenon more closely. *Bullita obscura* has recently been described by Anso *et al.* (2016). As this species belongs to the subfamily Nemobiinae, species in which are known to be granivorous (Lundgren *et al.* 2006; Lundgren and Rosentrater 2007), we wanted to evaluate its consumption of our seeds. Twenty-five *B. obscura* were collected in two regrowth forests of southern New Caledonia. Once in the laboratory, they were

transferred to two boxes of 24 x 14 x 18 cm (length, width and depth). They were feed *ad libitum* with *Hibiscus* sp. flowers and water for one month. They were then transferred to individual boxes of 32 x 20 x 22 cm (length, width and depth) for 24 hours before the experiment, and still feed *ad libitum*. The experiment consisted of giving them five *A. spirorbis* seeds on a plasticized paper card of 5x5 cm for 48 hours. After the 48 hours, the seeds were collected and observed with a binocular magnifier to quantify consumption. Each seed had been previously observed with an X-ray scan with UltraFocus scan (Faxitron), and only viable seeds (evaluated based on the presence and morphology of the embryo) had been kept for the experiment. Finally, all 125 seeds were placed in a germination chamber at 25°C for 5 weeks to evaluate the impact of cricket consumption on seed germination.

#### **f. Data analyses**

All analyses were performed with RStudio Version 1.0.136 (R Core Team, 2016). We used a Chi-square test of homogeneity, with the function `chisq.test`, to compare the number of seed dispersal events between uninvaded and invaded sites standardized by the number of proposed seeds. We gathered data on seeds that were brought to the nest, lost on the way, still moving at the end of the experiment, or were lost from sight, and we compared the proportions of seeds that were brought to the nest or lost on the way in invaded versus in uninvaded sites using a Binomial test, with the function `binom.test`. Finally, because variances were different, we used a Welch's t-test to compare mean distances travelled in invaded *versus* uninvaded sites with the function `t.test` with `var.equal=FALSE`. In the cricket consumption experiment, we assessed whether seed germinability after 5 weeks varied according to whether or not the elaiosome was consumed using a Generalized Linear Model (GLM, binomial family).

## **5. Results**

### **a. Ant communities in uninvaded versus invaded forest**

There were nine species (496 individuals) at baits in the uninvaded site, including eight ant species, plus crickets, which were counted but not identified in this initial ant community assessment. *Paraparatrechina caledonica* and *Monomorium* sp.1 were the most common species, with respectively 38.4% and 32%. *Lordomyrma* sp.2, *Lordomyrma* sp.1, *Monomorium* sp. 2 recorded the lowest percentages, with less than 5%. In the invaded plot *W. auropunctata* was found at 100% of the baits, with about 3,215 individuals altogether and no other ants were recorded (Table 16).

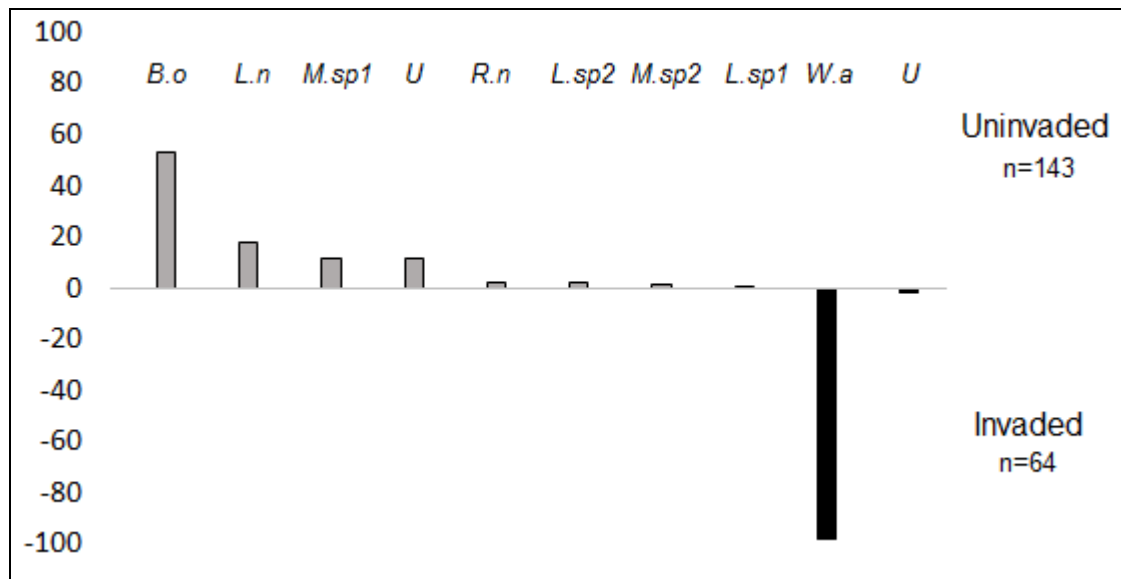
**Table 16 Percentage species composition for invaded and uninvaded forests.**

% of individuals per species	Status	Uninvaded	Invaded
<i>Paraparatrechina caledonica</i>	Endemic	38.4	0
<i>Monomorium</i> sp. 1	Endemic	32.0	0
<i>Pheidole</i> sp. 1	Endemic	8.9	0
<i>Leptomyrmex nigriceps</i>	Endemic	5.3	0
<i>Lordomyrma</i> sp. 1	Endemic	4.9	0
<i>Lordomyrma</i> sp. 2	Endemic	2.6	0
<i>Monomorium</i> sp. 2	Endemic	1.8	0
<i>Paraparatrechina</i> sp. 1	Endemic	0.4	0
Crickets	Endemic	5.7	0
<i>Wasmannia auropunctata</i>	Introduced	0	100

### b. Seed dispersal in uninvaded versus invaded forest

Across observation sessions within the uninvaded forest, 53 deposits were visited by native ants and *B. obscura*. Of the 287 proposed seeds, 143 were dispersed by native ants, crickets and by unidentified dispersers. Of these dispersed seeds, 36% (51) were dispersed by native ants (lost on the way, brought back to the nest, disappeared, or still being dispersed at the end of experiment), 53% (76) by *B. obscura*, and 11% (16) by unidentified dispersers (seeds that disappeared). Regarding the ant seed dispersal observed, *Leptomyrmex nigriceps* and *Monomorium* sp. 1 dispersed the most seeds, accounting for respectively 49% (25) and 33% (17) of seed dispersal events by native ants. Contrary to what might have been expected from the literature (Lubertazzi *et al.* 2010; Majer *et al.* 2011), *Rhytidoponera numeensis* was responsible for only 6% (3) of seed dispersal events realized by native ants. *Lordomyrma* sp. 2, *Monomorium* sp. 2 and *Lordomyrma* sp. 1 dispersed respectively 6% (3), 4% (2), and 2% (1) of native ants' dispersed seeds (Figure 35). However, the very original and surprising result was that the cricket *B. obscura* dispersed more seeds than all the native ants together.

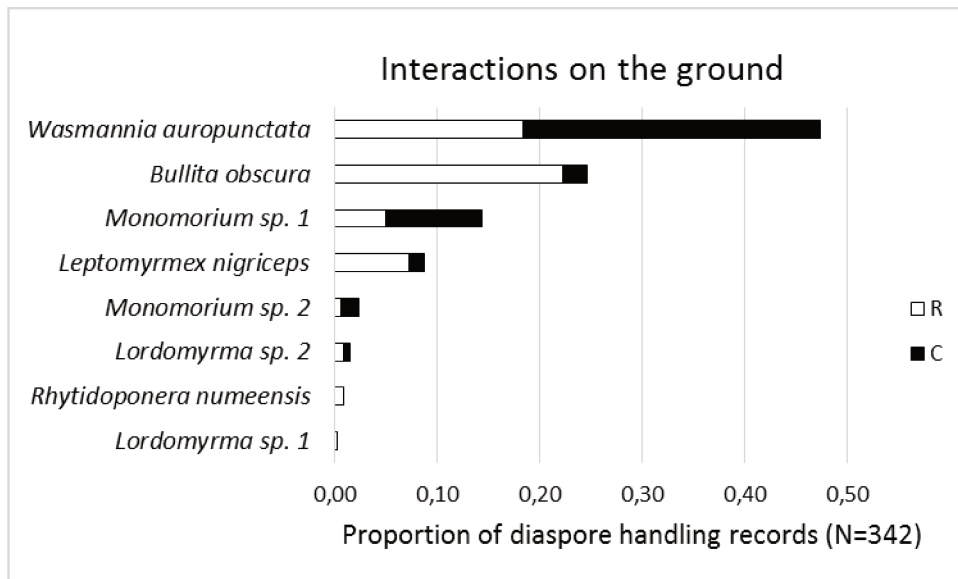
In the invaded forest, 70 deposits were visited. Of the 197 proposed seeds, 64 were dispersed by *W. auropunctata* and an unidentified disperser. Of these dispersed seeds, 98% (63) were dispersed by *W. auropunctata*, and 2% (1) by an unidentified disperser (Figure 35). The proportion of seed dispersal events relative to number of seeds proposed was significantly higher in the uninvaded site than in the invaded one (Chi-square test of homogeneity,  $p < 0.001$ ).



**Figure 35. Proportion of dispersed seeds by species and by forest. B.o: *Bullita obscura*, L.n: *Leptomyrmex nigriceps*, M.sp1: *Monomorium* sp.1, U: unidentified, R.n: *Rhytidoponera numeensis*, L.sp2: *Lordomyrma* sp.2, M.sp2: *Monomorium* sp.2, L.sp1: *Lordomyrma* sp.1, W.a: *Wasmannia auropunctata*.**

### c. Seed fate

We found very different seed fate results between invaded and uninvaded forests. In the uninvaded forest, as many seeds were lost on the way (34) as were brought to the nest (36) (Binomial test,  $p\text{-value} > 0.05$ ). However, in the invaded forest, more seeds were lost (46) than were brought to the nest (0) (Binomial test,  $p\text{-value} < 0.001$ ). In both forests, all recorded consumptions were of only the elaiosomes and never the seed coats. However, unlike for *B. obscura* and the native ants (except the *Monomorium* species), *W. auropunctata* consumption events (99) were much more common than seed dispersal events (63) (Figure 36).



**Figure 36. Proportion of seeds that were handled by each species. Ants and crickets may remove seed (white bars, R) or consume the elaiosome without remove the seed (black bars, C).**

Mean seed transport distances were significantly larger in the uninvaded plots (mean= 45 cm, SE±9.5, N=72) than in invaded plots (mean=6.1 cm, SE±0.3 N=55; Welch's t-test, p-value<0.01; Tableau 17 ).

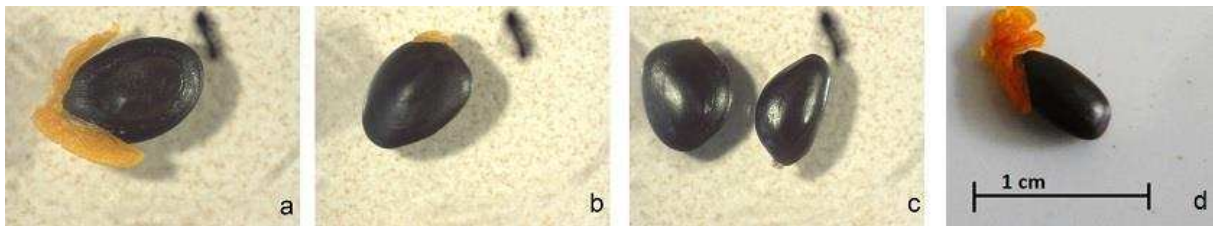
**Tableau 17. Mean seed dispersal distances, standard errors (±SE), maximum dispersal distances observed (Max), and total number of observations for each species (N)**

	Mean	±SE	Max	N
<i>Bullita obscura</i>	6.8	0.7	19	33*
<i>Leptomyrmex nigriceps</i>	101.8	25.3	380	22*
<i>Monomorium sp. 1</i>	4.8	0.8	10	8*
<i>Rhytidoponera numeensis</i>	6.9	1.7	10.5	3
<i>Lordomyrma sp. 2</i>	114.7	80	270	3
<i>Monomorium sp. 2</i>	14.3	11.3	37	2
<i>Lordomyrma sp. 1</i>	4	0	4	1
<i>Wasmannia auropunctata</i>	6.1	0.3	13	55*

\*Number of seeds observed until the end of the dispersal event

**d. Seed consumption by the cricket *Bullita obscura* and germination of seeds**

Of the 125 seeds presented to the crickets in the cricket seed consumption experiment, 26% had only the elaiosome partly or completely consumed (Figure 37). All the others remained intact. After the 5 weeks of the germination experiment, 30% of the seeds without elaiosome consumption, 27% of the seeds with partial elaiosome consumption, and 18% of the seeds with complete elaiosome consumption germinated. Consumption of the elaiosome did not significantly affect *A. spirorbis* seed germination after 5 weeks (GLM, family=binomial  $P = 0.55$ ).



**Figure 37. *Acacia spirorbis* seeds with elaiosomes partly consumed (a and b), completely consumed (c) or intact (d).**

## 6. Discussion

Invasion by *W. auropunctata* seems to have a dramatic effect on seed dispersal in New Caledonian forest. The results of our mapping experiment supported the results of previous studies (Jourdan 1999; Le Breton *et al.* 2003, 2005), that where it invades in New Caledonia, the little fire ant induces the extirpation of most native ants and crickets (Le Breton *et al.* 2003, 2005; Anso 2016). This competitive efficiency can be explained by the biological traits of *W. auropunctata* (i.e. polygyny, unicoloniality, high interspecific aggressiveness), coupled with opportunistic selection of food resources and nesting sites (Le Breton *et al.* 2005). Characteristics of New Caledonian native ants may also make these communities readily invasible, since this fauna is characterized by less competitive traits (Jourdan *et al.* 2002). Another explanation for *W. auropunctata*'s elimination of native species could be its huge population size in invaded habitats. To illustrate, for the same area, the number of *W. auropunctata* arriving at baits in invaded plots was much higher than the number of individuals of all native species combined that arrived at baits in uninvaded plots (3,215 vs. 496 individuals). Thus, the massive disruption by this invader of the native ant community is likely to have ecosystem-wide repercussions.

Seed dispersal is a major ecosystem function that seems to be affected by domination of the community by *W. auropunctata* invasion. Our results suggest that *W. auropunctata* is not as efficient at dispersing seeds as native ants and crickets can be, and was responsible for fewer seed dispersal events. Moreover, seed fates were not the same in uninvaded and invaded sites. While seeds were either brought to the nest or lost on the way by native crickets and ants, *W. auropunctata* did not take any seeds back to its nest. *Wasmannia auropunctata* colonies do not excavate nests deep underground, but instead exploit an extremely broad array of superficial cavities, both natural and manmade. They tend to be highly mobile, readily moving to more favorable sites when they become available (Wetterer and Porter 2003). As a result, removal of seeds to their nests would not likely be advantageous for seed germination anyway, as the seeds would not be buried to escape from predators (Manzaneda *et al.* 2005; Tanaka *et al.* 2015).

Furthermore, *W. auropunctata* also dispersed seeds along significantly shorter distances than did native ants and crickets in uninvaded plots. In a review by Gómez and Espadaler (2013), the global seed dispersal curve generated for ants peaks in the distance range of 0-50 cm. The mean dispersal distance observed for native ants in New Caledonian regrowth forest was in accordance with this result. The short dispersal distance realized by *W. auropunctata* ( $6.1 \pm 0.3$  cm), then, could be explained by its small size (1.5 mm) such as the high rate of seeds lost, and the fact that no seeds reached the nest, as dispersal distances increase with ant body length (Ness *et al.* 2004). Seed removal rates have also been found to be lower in sites with mostly small ants (Horvitz and Schemske 1986; Arnan *et al.* 2010), although this is not always the case (Quilichini and Debussche 2000). As well, ant size can influence the likelihood that ants will drop seeds in mid transport (Gorb and Gorb 1999), and in the regrowth forests studied here, the presence of a thick leaf litter hampered the movement of smaller ants such as *W. auropunctata*. Seeds dispersed by *W. auropunctata* likely therefore have a much lower probability of seed or seedling survival than seeds dispersed by the best native seed dispersers, at least in terms of not benefiting from the larger dispersal distance or placement within an ant nest that dispersal by a native ant might confer. Although cricket and *W. auropunctata* seed dispersal function seems fairly similar, native ant seed dispersal, especially by *L. nigriceps* and *Lordomyrma* sp. 2, likely benefits plants in dispersing seeds farther and to better conditions for germination than dispersal by *W. auropunctata* does. Short mean dispersal distances may diminish some of the potential benefits of myrmecochory for plants, since these benefits usually increase with dispersal distance (Ness *et al.* 2004). The reason is that the distance that a seed is dispersed needs to be sufficient for it to escape from parental/sibling competition and other negative density-dependent effects (Bagchi *et al.* 2014). As a result, *W. auropunctata* is likely insufficient to serve this function. However, we did not look for secondary dispersal by these ants and the seed we used was an archetype of an elaiosome-bearing seed. As a result, the benefits from a dispersal by *W. auropunctata* could vary regarding the plant species and properties of its seeds (elaiosome composition, seed weight, etc.).



However, as already observed by Christianini and Oliveira (2010), elaiosome consumption events were more frequent in plots occupied by *W. auropunctata* than deprived ones, and some studies highlight the importance of elaiosome removal for seed survival. Indeed, seed predators such as mice seem to be less attracted to seeds when their elaiosomes have been removed (Kwit *et al.*, 2012). This is quite relevant, as New Caledonia has also been invaded by rodents that consume seeds, such as *Rattus exulans*, *Rattus rattus* (Duron 2016), and mice. In this sense, the common consumption of elaiosomes by *W. auropunctata* could counterbalance to some degree its negative impact.

Several studies in Australia have shown the importance of *Rhytidoponera* ants for dispersal of myrmecochorous plant species (Gove *et al.* 2007; Lubertazzi *et al.* 2010), especially in open habitats (Hughes and Westoby 1992a, b; Andersen and Morrison 1998). However, in New Caledonia these ants are found only in forest and regrowth forest, not in open area, and they appear not to be good seed dispersers. The evolution of New Caledonia's flora and fauna has been strongly influenced by its isolation and its geological and tectonic history (Paris 1981; Brothers and Lillie 1988; Grandcolas *et al.* 2008; Nattier *et al.* 2012). In New Caledonia, some niches that are filled in continental habitats are unfilled because of a default of colonization or a lack of local adaptation (Grandcolas *et al.* 2008; Geneva *et al.* 2013). Over time, different biotic interactions than we observe on larger land masses have developed in New Caledonia because of this faunal composition disharmony. This may explain the difference in ant-plant interactions between Australian and New Caledonian *Rhytidoponera* species.

Regarding invertebrate animals, dispersing agents such as ants, grasshoppers, beetles, slugs, bees and even earth worms can be quite active seed dispersers (Traveset *et al.* 2013). Here, we observed a very original entomochory carried out by the nemobiine cricket *B. obscura* during the day. This seems to be quite a rare phenomenon, as only a few studies have mentioned this kind of dispersal: an anecdotal mention (Andersen and Morrison 1998), nocturnal cricket seed dispersal in recent works (Sidhu and Datta 2015; Santana *et al.* 2016), and because of a seed predation behaviour (Ichihara *et al.* 2011, 2012, 2014a, b, 2015).

However, in our experiments, no *A. spirorbis* seed coats were consumed by *B. obscura*, only their elaiosomes. Moreover, our experiments have shown, somewhat surprisingly, that *B. obscura* very frequently interacts with seeds by consumption and dispersed more seeds than any native ant species, and in fact, more than all native ant species combined. Seed dispersal by crickets was found here to be at least as important as myrmecochory, and may in fact be more important at an ecosystem level than previously thought in other places as well as in New Caledonia.

Removal of a seed's elaiosome can scarify the seed coat and promote germination by enabling increased uptake of nutrients and water (Culver and Beattie 1980). The presence of an elaiosome may also chemically inhibit germination (Blois Lobstein and Rockwood 1993). Several studies have shown the effects of handling on seed germination (Patton 2014), and there are mixed results, specifically as to the effects of elaiosome removal on plant performance. In particular, there have been documentations of decreases, no change, and increases in seedling germination and emergence in response to elaiosome removal (Culver and Beattie 1978; Horvitz and Beattie 1980; Blois Lobstein and Rockwood 1993; Christian and Stanton 2004; Imbert 2006; Bas *et al.* 2007; Prior *et al.* 2014). Our germination experiment showed no impact of elaiosome consumption on germination rates for *A. spirorbis* after 5 weeks in laboratory conditions.

By exterminating the native ant community, *W. auropunctata* seems to interfere with seed dispersal services in invaded sites. This might have no real effects on seed dispersal if *W. auropunctata* dispersed seeds as efficiently as native ants. However, the little fire ant has not only a lower seed dispersal rate, but when dispersal events occur, they are across smaller distances and seeds are more likely to be lost on the way, limiting the myrmecochory benefits for plants. The small size of *W. auropunctata* may be the principal cause of this inefficiency, especially in the thick leaf litter of the forest. The renewal of invaded forest may thus be threatened by *W. auropunctata* invasion, as seeds will have lower probability of reaching the most favourable areas for germination and escaping from predators, pathogens, and sibling competition. This study adds to the evidence for negative impacts of invasive species on mutualisms such as zoochory (Bond 1994; Traveset and Richardson 2006). Finally, the importance of crickets as seed dispersers in our forests may be another originality of the disharmonic New Caledonian fauna, but should be investigated in other tropical regions to know if crickets play this important role in seed dispersal elsewhere too.

## Chapitre 6 : Discussion et perspectives de recherche

### 1. Zoochorie : approfondissement des connaissances sur les phénomènes de dispersion de graines par les animaux en Nouvelle-Calédonie

#### a. La myrmécochorie, une zoochorie bien représentée en Nouvelle-Calédonie ?

Dans le contexte de l'extrême richesse et originalité de la flore autochtone néo-calédonienne (Kier *et al.*, 2009; Isnard *et al.*, 2016; Pillon *et al.*, 2017) et dans un contexte biogéographique (la région australasienne) où ce mutualisme a connu un grand succès évolutif (Lengyel *et al.*, 2010), aucune donnée n'était disponible pour cette fonction d'intérêt pour les écosystèmes naturels. Pourtant, on observe également une forte affinité entre la faune de fourmis néo-calédoniennes avec celle d'Australie et la contribution très élevée du genre *Rhytidoponera* (Lubertazzi *et al.*, 2010). Ces fourmis représentent près de 10% de la myrmécofaune néo-calédonienne à l'image de l'Australie, et sont retrouvées quasi exclusivement en milieu forestier fermé (maquis paraforestiers et forêts denses humides (Ward, 1984)) à la différence de l'Australie où elles montrent une préférence pour les milieux plus ouverts.

Nos travaux de thèse sont pionniers en la matière et ont permis d'apporter des informations inédites sur cette relation mutualiste plantes/fourmis et le caractère myrmécochore de nombreuses espèces végétales. Ainsi, 300 espèces végétales natives (~8% de la flore néo-calédonienne) sont candidates à la myrmécochorie dont 113 ont effectivement une structure charnue type élaïosome. Nous estimons qu'environ 18% des familles d'angiospermes en Nouvelle-Calédonie comprennent des espèces myrmécochores (graines qui présentent une structure charnue, assimilable à un élaïosome ou susceptibles d'en avoir une d'après la littérature). Ce bilan n'est pas définitif, ni exhaustif et certaines informations restent très lacunaires, en particulier pour le poids des graines et la présence d'une structure morphologique assimilable à un élaïosome (avec 187 espèces non formellement validées). Ainsi, si la myrmécochorie ne fait aucun doute pour les 113 espèces végétales (Annexe 1) dont les graines disposent d'une structure charnue permettant sa préhension par des espèces de fourmis, l'information fait souvent défaut pour le poids moyen (ce poids conditionne le transport des graines par les fourmis, impossible lorsque la graine est trop lourde (Hughes *et al.*, 1994a; Thomson *et al.*, 2011)).

Notre bilan quantitatif de la fréquence de la myrmécochorie dans la flore néo-calédonienne reste préliminaire et sera amené à évoluer dans le futur avec l'avancement de la connaissance et de la complétude du bilan des espèces (acquisition de données anatomiques et biométriques permettant de valider le caractère myrmécochore - présence d'un élaïosome et d'un poids compatible-). Malgré un âge plus récent de la Nouvelle-Calédonie par rapport à l'Australie (37 Ma) et malgré le filtre de colonisation, cette innovation semble aussi avoir connu un succès et avoir donné un avantage avec des radiations adaptatives (par exemple le genre endémique *Austrobuxus* de la famille des Picrodendraceae qui possède 10 espèces myrmécochores).

Nous avons également établi une liste de 135 espèces végétales introduites candidates à la myrmécochorie. L'apport récent de plantes myrmécochores exotiques voire invasives en Nouvelle-Calédonie et la présence d'une faune de fourmis disséminatrices de graines pourrait avoir également des conséquences fonctionnelles avec une promotion de ces espèces exotiques par rapport à des plantes natives et interférer avec les processus de succession écologique, en particulier en milieu perturbé (Smith, 1989; Holmes, 1990; Bossard, 1991; Jensen et Six, 2006). Ce phénomène pourrait également être amplifié par la présence de fourmis introduites et conduire à une invasions de ces plantes (Simberloff et Holle, 1999; Richardson *et al.*, 2000; Rowles et O'Dowd, 2009; Prior *et al.*, 2015). Cependant, ce risque apparaît plus faible en milieu ultramafique car il existe une barrière abiotique à l'installation des plantes exotiques en raison des conditions édaphiques particulières (métaux et déficit en nutriments) (Isnard *et al.*, 2016).

Nous avons établi une liste de 103 taxons de fourmis natives, endémiques et introduites, potentiellement impliqués dans la dispersion de graines myrmécochores en Nouvelle-Calédonie. Nos expériences dans les milieux ouverts et fermés nous ont permis de confirmer que 9 espèces de fourmis autochtones de Nouvelle-Calédonie sont capables de disperser des graines myrmécochores modèles (*A. spirorbis* et *L. perteres*), avec toutefois des efficacités contrastées en fonction du nombre de graines transportées et les distances parcourues. Ainsi, dans les maquis pionniers (maquis arbustif et ligno-herbacées), *Ochetellus glaber*, une espèce de fourmi subordonnée (Berman *et al.*, 2013b), a montré la plus importante dispersion de graines comparativement à la fourmi dominante, *P. guerini*, mais sur des distances plus courtes que *P. guerini*. Dans les lisières et l'intérieur du maquis paraforestier, *Leptomyrmex nigriceps* est l'espèce de fourmi principale dans la dispersion des graines proposées. Cette fourmi est une espèce dominante des maquis paraforestiers, un stade transitoire entre le maquis pionnier et les forêts denses humides, et peut disperser les graines proposées sur de grandes distances, jusqu'à 550 cm du dépôt.

Nous avons donc émis l'hypothèse que la présence plus marquée des espèces myrmécochores dans les forêts pourrait être le reflet d'un service de dispersion des graines rendu essentiellement par les fourmis du genre *Rhytidoponera*, à l'image de ce qui peut être observé en Australie mais en milieu ouvert. Mais, malgré la présence de ces fourmis dans les parcelles d'études de milieu fermé, ces dernières n'ont dispersé qu'un très faible nombre de graines comparativement aux autres espèces. Cependant, il est possible que les protocoles mis en place au cours de ces travaux de thèse n'aient pas pu mettre en évidence l'importance des *Rhytidoponera* dans la dispersion des graines myrmécochores néo-calédonienne. En effet les parcelles étudiées ne sont pas les plus représentatives des milieux les plus favorables pour les *Rhytidoponera*, notamment pour les espèces de grande taille plutôt retrouvées dans les milieux forestiers. Des observations préliminaires au Parc des Grandes Fougères semblent indiquer que la fréquence de dispersion par les *Rhytidoponera* serait plus importante, avec des distances de dispersions supérieures à celles observées dans nos parcelles d'étude. Enfin, l'activité dans le nyctémère pourrait aussi être un facteur limitant puisque nous avons réalisé nos expériences uniquement de jour, écartant ainsi toute mesure de dispersion des graines durant la nuit, période à laquelle ces fourmis pourraient être également actives (Ward, 1981; Nielsen, 1997).

**b. Dissémination des graines la macrofaune terrestre de grillons (Orthoptères, Ensifères) : un reflet des dysharmonies de peuplement de l'archipel?**

En raison de la forte disharmonie des peuplements en Nouvelle-Calédonie, le service écosystémique de dispersion des graines par les animaux pourrait être assuré par des groupes faunistiques spécifiques de ces écosystèmes insulaires. En particulier, la Nouvelle-Calédonie possède une macrofaune importante de grillons, avec plus de 180 espèces de grillons (principalement détritivores et phytophages) (Anso *et al.*, 2016a), qui auraient pu occuper ce rôle écologique de disséminateur. Nos premières observations inédites de terrain et de laboratoire semblent appuyer une telle hypothèse.

En effet, nous avons pu mettre en évidence une dispersion inattendue des graines étudiées par des grillons (Ensifères, Orthoptères) endémiques des sous-bois forestiers, *Bullita obscura* (Desutter-Grandcolas et Anso, 2017) de la famille des Nemobiinae, caractérisée par une activité diurne et un comportement phytophage et détritivore au niveau de la litière. Cette observation naturelle est unique pour cette faune d'insectes, très peu documentée jusqu'à récemment (Anso *et al.*, 2016a). En milieu fermé, ces grillons ont été responsables de plus de la moitié de la dispersion des graines d'*Acacia spirorbis*. Ce phénomène de dispersion assurée par ce groupe d'insecte n'a été décrit que de façon anecdotique (Andersen et Morrison, 1998) ou dans un contexte de surveillance des prédateurs de semences maraichère au Japon, et mettant en évidence une prédation des graines par ce groupe d'insectes terrestres (Ichihara *et al.*, 2011, 2012, 2014a, 2014b, 2015). Plus récemment, d'autres études ont mis en évidence une dispersion de graines par les grillons, de façon secondaire et dans le cadre d'une activité nocturne (Santana *et al.*, 2016; Sidhu et Datta, 2015).

Des expériences complémentaires en laboratoire ont permis de confirmer que les *B. obscura* ne consomment pas les graines d'*A. spirorbis* écartant ainsi un possible effet négatif sur les capacités germinatives des graines effectivement transportées. Ces observations de terrain et en laboratoire placent les grillons comme des potentiels agents de dispersion efficace des graines dans les maquis paraforestiers de Nouvelle-Calédonie. Ces interactions pourraient être le reflet des disharmonies de peuplement et devrait être étudié plus particulièrement dans d'autres types d'habitats, tels que les forêts denses humides, ainsi qu'avec d'autres espèces de grillons et de graines d'espèces végétales, afin de mesurer plus finement l'importance de ce service écosystémique dans la dispersion des graines d'espèces végétales néo-calédoniennes.

## 2. Les fourmis invasives et la dispersion des graines myrmécochores en Nouvelle-Calédonie

### a. Une capacité de dispersion contrastées entre *Wasmannia auropunctata* et *Solenopsis geminata*

Notre étude montre des résultats contrastés entre deux espèces de fourmis invasives *Wasmannia auropunctata* et *Solenopsis geminata* dans 3 types d'habitats sur substrats ultramafiques. Ainsi, *W. auropunctata* qui est une espèce très opportuniste, devient granivore lorsque les conditions sont très difficiles (Clark *et al.*, 1982; Lubin, 1984) et envahit tous les types de milieux en éliminant et excluant les arthropodes des écosystèmes (Jourdan, 1999; Le Breton *et al.*, 2003, 2005). De plus, elle est incapable de rendre le service de dispersion de graines myrmécochores. En effet, dans les trois types de milieux étudiés, elle montre de faibles taux de dispersion de graines (de 0.05% à 32% des graines proposées), ou qui quand elles sont transportées, sont souvent abandonnées avec une dispersion sur une très petite distance (6 cm en moyenne dans nos expériences et 4 cm en moyenne dans la littérature (Horvitz et Schemske, 1986)) et une consommation sur place des élaïosomes, déjà illustrée dans son aire d'origine (Christianini et Oliveira, 2013). Ainsi les avantages liés à la myrmécochorie sont perdus pour ces graines incapables d'échapper à la compétition intraspécifique (parents et plantules) ainsi qu' à la prédation et incapables de trouver des microsites enrichis en nutriments (nids et piles de refus) en raison du type de nid que cette fourmi occupe. De plus, *W. auropunctata* a de nombreuses fois consommé l'élaïosome des graines sur place, ce qui endommage cet élément attractif et peut interrompre le processus de dispersion. Enfin, la perturbation est amplifiée par sa capacité à éliminer les fourmis et autres arthropodes des habitats qu'elle envahit, supprimant ainsi la possibilité d'une dispersion primaire ou secondaire par d'autres espèces (Jourdan, 1999; Jourdan *et al.*, 2001; Le Breton *et al.*, 2003).

*A contrario*, *S. geminata* s'établit uniquement dans les milieux ouverts comme les maquis pionniers où les fourmis natives sont peu présentes, est capable de coexister avec les arthropodes natifs, construit des nids dans le sol et semble avoir des aspects plus « positifs » par rapport au service de dispersion des graines, en particulier dans le maquis pionnier. En effet, elle présente des taux de dispersion similaires voire meilleurs que ceux des quelques fourmis natives présentes avec autant de graines perdues en chemin qu'apportées au nid. Concernant les distances parcourues par *S. geminata*, bien que la moyenne ne représente que 26 à 37 cm, elle est 3 à quasiment 5 fois supérieure à ce qui avait pu être observé dans les lisières et ailleurs dans le monde (Horvitz et Schemske, 1986). De plus, certaines graines ont été dispersées à 134 voire 136 cm, des distances bien plus importantes que celles obtenues pour *O. glaber* (7 à 58 cm), la disséminatrice majeure du maquis pionnier non envahi étudié. En outre, les distances de dispersion de ces graines par *S. geminata*, et qui correspondent à ce qui est le plus souvent observé pour les graines myrmécochores (Gómez et Espadaler, 2013), semblent suffisantes pour qu'elles puissent échapper à la compétition intraspécifique entre plantules. Il est également à noter que, comme pour tous les autres disséminateurs, ces distances de dispersion correspondent à une dispersion primaire et que d'autres phases de dispersion (reprise de graines par d'autres ouvrières de la même espèce ou d'une autre espèce voire par d'autres animaux comme les grillons, oiseaux, squamates) peuvent se faire, permettant ainsi aux graines de parcourir des distances encore plus grandes et de trouver des conditions favorables pour germer (Vander Wall *et al.*, 2005).

Finalement, *S. geminata* est décrite dans plusieurs études comme étant une fourmi omnivore à tendance granivore (Travis, 1941; Carroll et Risch, 1984; Hurtado *et al.*, 2012) ce qui pourrait avoir un impact négatif sur les graines apportées au nid via leur consommation. Mais, dans notre étude, les consommations observées dans les colonies ont concerné essentiellement les élaïosomes des graines, même dans un contexte de jeûne en laboratoire vis-à-vis des graines d'*A. spirorbis*. Par ailleurs, cette consommation de l'élaïosome et la manipulation de ces graines n'ont pas montré d'influence sur leur capacité de germination après 12 semaines. Nous ne pouvons donc pas affirmer que *S. geminata* a un impact négatif sur la survie et la germination des graines de *L. perteres* et *A. spirorbis* lié à sa tendance granivore.



La qualification des effets des espèces envahissantes dans les écosystèmes doit être prise en compte en fonction du contexte (Kumschick *et al.*, 2015) et de leur intégration dans les réseaux. En effet, la compréhension de la façon dont les mutualismes améliorent et / ou sont influencés par les invasions biologiques nous obligent à dépasser l'étude des interactions par paires pour adopter une approche de réseau englobant des communautés entières. Dans les études sur les invasions biologiques, la théorie des réseaux nous aide spécifiquement à évaluer comment les nouvelles espèces sont incorporées dans la communauté et comment la communauté réagit aux introductions (Traveset et Richardson, 2014). Dans notre cas, nous mettons en avant une appréciation qui est contexte dépendante et espèces exotiques dépendante. En effet, dans les maquis et sites revégétalisés envahis, on observe une colonisation essentiellement composée d'espèces exotiques. Lorsque ces invasions concernent *S. geminata* ou *A. gracilipes*, on observe des assemblages diversifiés de fourmis avec ces espèces. En revanche, lorsque les sites sont envahis par *W. auropunctata* aucun assemblage de fourmis n'est observé (exclusion des autres espèces). Lorsqu'un milieu est perturbé au point de ne plus pouvoir accueillir d'espèces natives, il est certainement mieux pour ce milieu de pouvoir accueillir des espèces exotiques capables de ré-initier une dynamique de reconstitution. Ainsi, en milieu insulaire, dans un habitat ouvert sur substrat ultramafique (maquis pionnier), *S.geminata* pourrait développer un nouveau mutualisme avec des espèces indigènes de plantes et permettre le maintien du service de dispersion voire d'amplifier ce service. So, « Don't judge species on their origins »! (Davis *et al.*, 2011).

**b. Impacts potentiels de la dispersion des graines d'*Acacia spirorbis* et *Lepidosperma perteres* par *Solenopsis geminata***

*Acacia spirorbis* est une espèce très utilisée en revégétalisation et peut représenter jusqu'à 10 % des plants utilisés, mélangée avec au moins 19 autres espèces dont aucune ne doit excéder 20% du nombre total de plants utilisés (L'Huillier *et al.*, 2010). La prédominance de cette espèce parmi les plants utilisés est liée à la facilité pour se procurer des semences ou de jeunes plants. Par ailleurs, elle est capable de former trois types de symbioses (nodules de fixation de l'azote, champignons mycorhiziens arbusculaires et champignons ectomycorhiziens) et se révèle être une plante « nurse » qui permet l'implantation de plantes endémiques (McCoy *et al.*, 1997). En Australie et en Afrique du Sud, un avantage avancé pour ces plantes est l'évitement du feu (Hughes et Westoby, 1992a; Christian, 2001).

*Lepidosperma perteres* est une Cyperaceae pionnière, qui résiste au passage du feu et domine la strate herbacée dans les zones affectées par les incendies. Par son caractère peu inflammable, elle limite fortement toute nouvelle destruction par le feu durant le temps nécessaire à la réinstallation d'espèces cespiteuses initiant la succession secondaire. Bien qu'elle soit recommandée pour la revégétalisation pour assurer la première couverture herbacée, la germination de ses graines n'est toujours pas contrôlée en pépinière du fait d'une dormance difficile à lever (L'Huillier *et al.*, 2010). Certaines espèces de *Lepidosperma* australiennes semblent pouvoir germer suite au passage d'un incendie (Barrett, 2013; Turner, 2013).

A l'image des espèces australiennes, le transport par *S. geminata* et le stockage des graines dans les greniers sous terre pourrait leur faire bénéficier d'un avantage pour la germination et l'établissement des graines d'*A. spirorbis*, favorable à l'implantation d'autres espèces végétales si elle est contrôlée et d'un avantage par la levée de la dormance et la germination des graines de *L. perteres*. Par ailleurs, la présence d'*A. spirorbis* sur des parcelles revégétalisées semble faciliter l'établissement de fourmis natives telles que *Polyrhachis guerini* (Anne Houlès, communication personnelle). De la même façon, nous avons pu constater que plusieurs pieds de *L. perteres* abritaient des nids de *P. guerini* et de *S. geminata*. En Australie, où ce genre est le plus important parmi les Cyperaceae, plusieurs espèces de fourmis sont capables d'investir les racines pour y fonder leur colonie (Barrett, 2013). Ainsi, *A. spirorbis* et *L. perteres* pourraient s'avérer être des abris facilitant l'établissement et la recolonisation des fourmis dans les maquis tout en facilitant la recolonisation des autres plantes.

### 3. Le maquis minier siège de néo-assemblages pour les communautés de fourmis ?

Le changement de régime de perturbations anthropiques (feux, mines) devenu plus fréquent et sur des surfaces plus étendues a permis l'expansion actuel du maquis sur sol ultramafique et la fragmentation des habitats forestiers (McCoy *et al.*, 1999; Curt *et al.*, 2015; Gomez *et al.*, 2015; Losfeld *et al.*, 2015), notamment dans le Grand Sud calédonien (Ibanez *et al.*, 2017). Cette fragmentation des habitats forestiers impacte non seulement la présence mais également les interactions biotiques en empêchant les flux et la recolonisation des milieux par des espèces végétales natives (Hagen *et al.*, 2012). Il est donc nécessaire, dans le cadre de la restauration des maquis, de trouver une alternative pour le fonctionnement écosystémique.

Ce régime de feu, avec un turn-over complet des maquis sur un pas de temps de 38 ans (Curt *et al.*, 2015), conduit aujourd'hui les maquis à brûler plus régulièrement sans atteindre des niveaux de restauration compatible avec la recolonisation d'une faune native spécifique associée (cf. *Pixibinthus* (Anso *et al.*, 2016b), Gomez *et al.*, 2015). Les maquis atteignent un seuil d'irréversibilité, puisque le temps nécessaire à une recolonisation par les espèces naturelles n'est plus suffisant, et deviennent plus favorables à l'extension d'espèces exotiques telles que les fourmis. On peut ainsi y observer des néo-assemblages d'espèces (en moyenne 9 espèces exotiques pour 1 à 2 espèces natives d'après notre étude) dont certaines espèces exotiques peuvent permettre des fonctions comme des mutualismes avec des espèces natives et prendre le relai des partenaires locaux absents. C'est le cas avec *S. geminata*, inféodée aux milieux ouverts en Nouvelle-Calédonie et capable de cohabiter avec des espèces natives, qui disperse les graines d'espèces myrmécochores pionnières natives et peut faciliter la recolonisation de ces habitats. Cette situation est paradoxale puisque cet écosystème pionnier repose sur des espèces végétales autochtones et endémiques (taux de 93%) mais avec une communauté animale au rôle fonctionnel majeur (les fourmis) basé sur des espèces exotiques. De ce point de vue, on pourrait considérer qu'il s'agit d'un néo-écosystème (Chapin et Starfield 1997).

D'après Morse *et al.* (2014), un néo-écosystème est un assemblage unique de biote et de conditions environnementales, qui sont le résultat direct d'une altération intentionnelle ou non intentionnelle par l'Homme, suffisants pour franchir un seuil écologique qui facilite une nouvelle trajectoire de l'écosystème et inhibe son retour à une trajectoire antérieure, sans intervention humaine supplémentaire. L'écosystème résultant doit également être autonome en termes de composition des espèces, de structure, de biogéochimie et de services écosystémiques. D'abord utilisé pour décrire la transition de la toundra arctique vers la steppe des prairies boréales sous des régimes modifiés de climat et de feu (Chapin et Starfield, 1997), le concept de «néo-écosystème» a gagné en popularité chez les écologistes qui souhaitent décrire des écosystèmes aux caractéristiques biotiques et / ou abiotiques altérées par l'Homme (Kowarik, 2011; Mascaro *et al.*, 2012; Collier, 2013; Cruz *et al.*, 2013).

En 2006, Hobbs *et al.* montrent qu'en raison de l'impact humain sur l'environnement, les assemblages biologiques co-évolués sont de plus en plus rares et qu'il y a une plus grande incidence d'espèces indigènes et introduites vivant dans de nouvelles conditions environnementales. La composition biotique, les interactions et les processus clés de ces néo-écosystème atteignent alors un nouvel état relativement stable, facilitent la maintenance (et parfois la propagation) de cet écosystème et empêchent la restauration du système précédent.

Bien que de nombreuses études montrent l'impact négatif des espèces invasives sur les services écosystémiques, des « néo-écosystèmes » qui incluent des espèces invasives facilitent le retour des espèces indigènes et améliorent les services écosystémiques rendus (Lugo et Helmer, 2004; Morse *et al.*, 2014). Par ailleurs, des exemples montrent que la suppression d'espèces invasives indésirables ne permet pas forcément de restaurer un écosystème à son état initial et n'amène pas forcément le système à un nouvel état souhaitable (Seastedt *et al.*, 2008). En effet, des processus écosystémiques de base peuvent persister si des rôles fonctionnels simples sont fournis par les espèces introduites après des pertes importantes de diversité spécifique indigène (Mascaro *et al.*, 2012).

Ainsi, de nouveaux mutualismes entre les espèces indigènes et non indigènes peuvent se mettre en place (Aslan *et al.*, 2012). Par exemple, les parcs urbains sont une illustration extrême de ces néo-écosystèmes puisqu'ils résultent de la redistribution anthropique des espèces dans un nouveau cadre écologique (Cruz *et al.*, 2013). En 2013, Cruz *et al.*, ont montré dans leur étude que des réseaux complexes et variables de dispersion de graines peuvent être observés dans le parc urbain de Choupal au Portugal. Au total, 1 244 graines ont été identifiées, représentant 33 liaisons entre 15 espèces végétales et 11 espèces d'oiseaux. La plupart des oiseaux y dispersent des graines d'espèces végétales exotiques, mais qui représentent une faible proportion du réseau global (20% des graines et 13% des excréments). En particulier, la fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*), une espèce autochtone, y est le principal disséminateur de graines d'espèces végétales indigènes et exotiques en toutes saisons.

Selon le niveau d'invasion et le degré de dégradation, la présence d'espèces exotiques dans les habitats insulaires peut également avoir des effets de facilitation, en particulier sur les processus écosystémiques comme les interactions mutualistes (Kaiser-Bunbury *et al.*, 2010). Par exemple l'étude de Foster et Robinson (2007) montre que certains oiseaux frugivores introduits sont impliqués dans le rétablissement de six espèces végétales indigènes de sous-bois dans les îles Hawaï où quasiment tous les agents de dispersion natifs sont éteints, prenant ainsi un relai de fonction. De la même façon, certaines fourmis introduites peuvent favoriser l'établissement ou le rétablissement de certaines espèces végétales et jouer ainsi un rôle positif dans la dynamique de leurs écosystèmes d'introduction. C'est le cas de *S. invicta* qui malgré son action négative sur les populations de fourmis locales du Sud des Etats-Unis, remplit parfaitement le rôle de disséminatrice de graines dans les forêts monospécifiques de Pins à longues feuilles (*Pinus palustris* Miller) (Stuble *et al.*, 2010). De la même façon en Corse, la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) disperse plus de graines d'une plante myrmécochore endémique (*Anchusa crispa*) que les fourmis indigènes, en réduisant la prédation des graines par les fourmis granivores natives et en facilitant probablement la germination de ces graines (Blight, 2010).

Le terme de « néo-écosystème » a été appliqué à une grande variété d'écosystèmes (Kowarik, 2011; Mascaro *et al.*, 2012; Collier, 2013) et des pratiques, notamment dans la perspective de restauration et conservation pourraient en découler même si la question reste très débattue dans la communauté scientifique (Hobbs *et al.*, 2014; Murcia *et al.*, 2014, 2015; Miller et Bestelmeyer, 2016). L'identification de ces « néo-écosystèmes » se révèle être important pour décider comment allouer des ressources pour la restauration des écosystèmes (Hobbs *et al.*, 2009; Morse *et al.*, 2014). Par exemple, dans le cadre de l'ingénierie écologique (l'ensemble des connaissances scientifiques et des pratiques fondées sur les mécanismes écologiques et utilisables pour la gestion adaptative des ressources, la conception, la réalisation et le suivi d'aménagements ou d'équipements), l'amplification de la restauration par le vivant pourrait se faire grâce aux espèces exotiques. Bien que de nouvelles recherches soient nécessaires, ce concept suggère que les sociétés investiront le plus efficacement du temps, de l'effort et des ressources financières si elles se concentrent sur la gestion de « néo-écosystèmes » plutôt que d'essayer de restaurer ces écosystèmes à leur état antérieur (Seastedt *et al.*, 2008; Morse *et al.*, 2014). Lorsque la prise de décision est complexe concernant la conservation/restauration de néo-écosystèmes ou la restauration d'écosystèmes natifs, nous suggérons tout comme Belnap *et al.* (2012) que les gestionnaires réalisent des analyses coûts-avantages et tiennent des sessions de travail réunissant les parties prenantes.

#### 4. Perspectives de recherche

En France métropolitaine, le ministère de l'Ecologie a publié en 2012 sa doctrine relative à la séquence ERC "éviter, réduire et compenser" afin de minimiser les impacts sur le milieu naturel d'opérations d'aménagement ou d'exploitation des ressources abiotiques. Cet outil doit conduire les maîtres d'ouvrage et leurs prestataires à prendre en compte l'environnement le plus en amont possible lors de la conception des projets afin d'éviter les impacts sur l'environnement, de réduire au maximum ces impacts et en dernier lieu, si besoin, de compenser les impacts résiduels après évitement et réduction. En Nouvelle-Calédonie, cette doctrine est en cours d'élaboration, notamment dans le contexte du développement des activités minières (BIOTOPE-ENVIE-Natura Legis, 2016)

L'activité minière en Nouvelle-Calédonie, principalement liée à l'exploitation des gisements de nickel, est un pilier du secteur industriel ainsi qu'une forte composante de l'économie de l'île. Selon les dernières estimations de l'US Geological (USGS) datant de Janvier 2017, la Nouvelle-Calédonie est le cinquième producteur mondial et possède près de 9% des réserves mondiales. Le nombre de concessions minières a explosé au début des années 70. Cette période est appelée le « boom du nickel ». Mais cette activité s'est accompagnée d'impacts importants sur l'environnement en raison de l'absence de toute jurisprudence concernant la protection de l'environnement. Les terrains sont alors mis à nu par décapage, détruisant la végétation qui les recouvre. Les phénomènes d'érosion s'accroissent et entraînent une pollution via des apports supplémentaires en particules et en métaux dans les rivières et le lagon. Le rejet des stériles entraînent l'engravement des creeks et la dégradation de la végétation sur les versants des montagnes.

En 1976, les premières réglementations voient le jour et depuis, des pratiques plus respectueuses de l'environnement sont mises en place : i) prospection de sites inaccessibles par une foreuse hélicoptérisée pour éviter l'ouverture inutile de pistes; ii) décharges pour stocker les résidus miniers ; ii) entreposage sur site des déblais miniers à l'aide de produits stables et bien entretenus ; iii) contrôle efficace des débits d'eau sur les mines, afin de réduire les particules terrigènes dans les cours d'eau et le lagon, ceci grâce à des bassins de sédimentation; iv) réhabilitation des mines abandonnées et revégétalisation des sites exploités avec des espèces typiques des maquis miniers (Losfeld *et al.*, 2015). Mais les traces de ces années sont toujours présentes dans les paysages néo-calédoniens et l'un des principaux objectifs de la remise en état des écosystèmes impactés par l'activité minière est la restauration écologique.

La restauration écologique est définie par la Society for Ecological Restoration comme « *le processus qui initie ou accélère l'auto-réparation d'un écosystème qui a été dégradé, endommagé ou détruit, tout en conservant sa santé, son intégrité et sa gestion durable* » (SER 2004). Grâce à elle, les écosystèmes altérés pourraient se rétablir en récupérant l'ensemble de leurs caractéristiques et de leurs fonctions dans des conditions viables avec un rétablissement de la richesse spécifique, de la composition et de la structuration spatiale et temporelle des écosystèmes ainsi que des fonctions et des interactions de tous les sous-ensembles de ces écosystèmes.

Le principe de restauration écologique préconisé en Nouvelle-Calédonie consiste à démarrer le processus de la succession primaire ou à accélérer/redynamiser le processus de la succession végétale secondaire par l'implantation d'espèces végétales pionnières dans le premier cas où et d'espèces secondaires dans le second (L'Huillier *et al.*, 2010). Ce principe de revégétalisation des sites dégradés doit avoir pour objectif l'installation d'une couverture végétale qui puisse protéger de l'érosion, réguler les débits hydriques, la réintégration des sites impactés dans le paysage ainsi que la reconstitution de la diversité biologique et des fonctions associées. Bien que de nombreux projets de restauration écologique aient permis une amélioration de la biodiversité et/ou une restauration partielle des fonctions des écosystémiques, ils n'ont pas réussi à atteindre totalement la trajectoire visée, l'un des problèmes étant une incapacité à mimer des interactions complexes (Bullock *et al.*, 2011). L'écologie de la restauration doit donc considérer les mutualismes plus explicitement, en particulier ceux impliquant des espèces clés de voûte (ayant un effet disproportionné sur son environnement au regard de ses effectifs ou de sa biomasse) et les ingénieurs des écosystèmes (espèces, indigènes ou étrangères qui créent ou modifient des habitats) (Traveset et Richardson, 2014). Par exemple, si les plantes dépendent des fourmis pour une dispersion réussie de leurs graines et l'établissement des semis, l'absence de relations efficaces entre les fourmis et les graines pourrait représenter un autre obstacle au développement de la végétation (Andersen et Morrison, 1998).

De ce fait, l'ingénierie écologique est proposée comme alternative puisqu'elle partage une partie des objectifs de la restauration écologique, mais s'inspire ou mime des processus écologiques en utilisant par exemple des ingénieurs de l'écosystème.



### **a. L'ordre d'arrivée des espèces peut-il bloquer des fonctions comme la dispersion de graines ?**

L'ordre d'arrivée des espèces peut entraîner de grandes différences dans la structure et la fonction des communautés, car les effets sont amplifiés dans le temps et l'espace en raison de la croissance et des interactions des populations (Fukami, 2015). Ces effets sont appelés « effets de priorité » dans lesquels l'effet des espèces les unes sur les autres dépend de l'ordre dans lequel elles sont arrivées dans le milieu (Fukami, 2015).

Nos expériences nous ont montré que deux espèces de fourmis exotiques peuvent avoir un rôle opposé dans la dispersion de graines myrmécochores natives de Nouvelle-Calédonie. De plus, l'une d'entre elle est capable de cohabiter avec la faune native tandis que l'autre vide les écosystèmes de leurs communautés de fourmis et d'arthropodes. Ainsi, l'arrivée de l'une ou de l'autre dans un maquis pionnier pourrait avoir des effets complètement différents sur les capacités de restauration de ces milieux. L'ordre d'arrivée d'espèces envahissantes pourrait donc conditionner leur nuisibilité pour la succession végétale et donc le succès de la restauration. Par ailleurs, la possibilité de cohabitation entre fourmis invasives et natives semble pouvoir reposer sur la génétique des invasives avec des haplotypes aux comportements peu agressifs et peu dominants comme c'est le cas chez *Anoplolepis gracilipes* (Abbott *et al.*, 2007; Fraser *et al.*, 2015). Ainsi, l'arrivée d'haplotypes plus agressifs pourrait menacer cette cohabitation et amener à des impacts négatifs des invasives sur les communautés natives (Abbott *et al.*, 2007). Pour vérifier l'hypothèse d'ordre d'arrivée sans omettre la génétique, une expérience pourrait être menée dans des sites de maquis pionniers. La myrmécofaune de tous ces sites devrait au préalable être retirée puis certains sites devraient êtreensemencés de façon contrôlée avec des gynes de *Wasmannia auropunctata* ou de *Solenopsis geminata* qui auraient été piégées durant les vols nuptiaux et dont les comportements associés à l'haplotype seraient connus. Il serait alors possible d'évaluer l'impact de cet ensemencement sur la restauration des sites étudiés en comparant les compositions végétales des sites ensemencés par les deux espèces et non ensemencés.

## **b. La succession des grillons a-t-elle un lien avec les successions végétales ?**

La Nouvelle-Calédonie possède une faune de grillon unique, riche et très diversifiée. Ces grillons sont retrouvés dans tous les types d'habitats sur substrats ultramafiques et présentent une succession de communautés dans la succession forestière avec une augmentation progressive de la richesse spécifique et de l'abondance vers les stades les plus avancés et les plus fermés (i.e., maquis paraforestiers puis forêts denses mixtes) et une spécialisation des espèces pour chaque habitat (Anso, 2016).

Nos expériences nous ont permis de révéler l'existence d'un service de dispersion rendu par une espèce de grillon diurne, *Bullita obscura*. Cette observation demande à ce qu'une étude plus approfondie soit menée sur le rôle de ces macro-arthropodes dans la dispersion des graines en journée et durant la nuit afin d'évaluer plus précisément leur implication dans la succession végétale. Pour cela, nous pourrions répéter nos expériences de dispersion de graines dans un plus grand nombre de sites et en proposant d'autres graines myrmécochores.

Enfin, dans les maquis pionniers, Anso (2016) a montré que les fourmis folles jaunes *Anoplolepis gracilipes* sont capables de cohabiter avec les *B. obscura* ainsi que des fourmis natives. Nous avons pu observer dans nos parcelles d'études que *S. geminata* est capable de cohabiter avec les fourmis natives dans les milieux qu'elle occupe. Nous pouvons donc supposer que *S. geminata*, tout comme *A. gracilipes*, serait capable de cohabiter avec les *B. obscura*. Nous avons déjà pu observer dans les lisières de milieux fermés étudiées que ces grillons étaient présents lorsque *S. geminata* envahissait le milieu. Pour répondre plus précisément à ces questions, nous pourrions réaliser une étude des communautés de grillons dans un plus grand nombre de parcelles envahies et non envahies par *S. geminata*.

### **c. Pourrait-on faire de l'ingénierie écologique avec une fourmi introduite ?**

Les fourmis sont considérées comme des ingénieurs des écosystèmes par leurs impacts mécaniques et chimiques sur le sol, susceptibles d'entraîner une modification de la composition et l'abondance des espèces de plantes (Woodell, 1974; Folgarait, 1998; Boulton et Amberman, 2006). Ceci s'ajoute à leur rôle d'agent de dispersion important des graines, elles peuvent être utilisées pour des projets de restauration d'écosystèmes. Par exemple, dans le cadre de la réhabilitation d'un chantier de dépollution après une fuite d'hydrocarbures de la plaine de Crau, la fourmi moissonneuse *Messor barbarus* est apparue comme un ingénieur des écosystèmes potentiel pour compléter le travail entrepris en accélérant la redistribution des graines viables et restaurer ainsi la structuration de la végétation qui fait encore défaut (Bulot, 2014; Bulot *et al.*, 2014). Enfin, les fourmis ont une grande résistance aux différents types de pollution de l'environnement qui accompagnent les activités humaines, en particulier les espèces invasives. Ainsi, elles jouent un rôle très important en tant que colonisatrices des nouveaux habitats résultant des activités anthropiques (Jarešová et Kovář, 2004).

Nos travaux montrent que certaines fourmis introduites ne sont pas toujours « mauvaises » pour les écosystèmes perturbés et qu'elles pourraient être valorisées dans une perspective d'ingénierie écologique. En effet, dans les milieux néo-calédoniens sur substrats ultramafiques dégradés par l'activité minière et où les feux de brousse sont récurrents, la restauration écologique sous forme de revégétalisation a essentiellement favorisé des espèces de fourmis introduites ainsi qu'un recouvrement important du sol par des plantes herbacées, dont certaines sont myrmécochores comme *L. perteres*. Nos résultats montrent que la revégétalisation initie une nouvelle dynamique écologique fondée sur un néo-assemblage d'espèces intégrant les espèces introduites comme *S. geminata*. Cette dernière semble notamment capable de jouer un rôle positif dans la dynamique de ces habitats (où les niches écologiques perturbées ne sont plus occupées par des espèces natives) en prenant un relai de fonction permettant l'établissement ou le rétablissement de certaines espèces végétales.

Toutes les formes de gestion de l'écosystème vont de plus en plus nécessiter des interventions pour manipuler les interactions entre les espèces. Pour cela, des stratégies radicales de conservation peuvent être nécessaires via l'introduction d'espèces analogues telles que les espèces exotiques, permettant le remplacement fonctionnel des espèces natives (Traveset et Richardson, 2014). Par exemple, en agissant comme agent de dispersion, certaines espèces exotiques peuvent contribuer positivement à la fitness des espèces végétales indigènes dans des systèmes insulaires fortement dégradés (Traveset et Richardson, 2014). Ainsi, il pourrait être intéressant et original de promouvoir l'effet facilitateur de *S. geminata* dans les maquis pionniers pour amplifier la restauration via la recolonisation d'espèces végétales pionnières telles que *L. perteres* facilitant elles-mêmes l'établissement de fourmis natives telles que *P. guerini* qui établissent leurs nids dans leurs racines. Ceci d'autant plus que *S. geminata* disparaît au profit des fourmis autochtones dans les milieux fermés (cf. Chapitre 3) et que les conditions de ces milieux font barrière à l'introduction et à la propagation de la plupart des espèces végétales exotiques (L'Huillier *et al.*, 2010). Pour cela nous pourrions implanter des colonies de *S. geminata* dans des milieux revégétalisés et comparer leur composition floristique après quelques années avec des sites ayant subi une recolonisation naturelle par les fourmis présentes.

#### **d. Conclusion**

Les systèmes naturels sont complexes et abritent des réseaux de multi-interactions (Levine *et al.*, 2017). Or, toutes les dimensions ne peuvent pas être restaurées par l'Homme puisqu'il ne les appréhende *a priori* même pas. Plutôt que de penser qu'il est capable de recréer des écosystèmes, il devrait plutôt s'appuyer sur le vivant pour gérer les multi-niveaux de ces écosystèmes à restaurer et utiliser l'ingénierie écologique. Pour cela, le dogme des espèces natives n'est pas forcément le meilleur puisque dans des écosystèmes perturbés où les espèces natives ont disparu, des espèces exotiques peuvent prendre un relai de fonction (Hobbs *et al.*, 2009; Duron *et al.*, 2016). Ceci est d'autant plus important dans le contexte actuel de changement global et de la redistribution des espèces (Pecl *et al.*, 2017). L'ingénierie écologique par l'utilisation d'espèce ingénieuses telles que certaines fourmis introduites ajoute un élément supplémentaire au concept de « restauration 2.0 » (Higgs *et al.*, 2014) et pourrait être mise en place dans le cadre de la restauration de sites impactés par l'activité minière ou les feux de brousse sur substrats ultramafiques en Nouvelle-Calédonie pour rétablir des systèmes naturels.

Enfin, nous devons considérer l'existence des néo-écosystèmes et envisager l'utilisation de certaines espèces exotiques dans les plans de gestion, plutôt que d'essayer d'atteindre des objectifs souvent impossibles en essayant de les éradiquer ou de réduire considérablement leur abondance (Hobbs *et al.*, 2009). Bien entendu, nous ne proposons pas d'abandonner les efforts pour atténuer les problèmes causés par certaines espèces exotiques, ou d'arrêter d'essayer d'éviter l'entrée des espèces potentiellement dangereuses dans le pays, mais nous incitons les gestionnaires à organiser leurs priorités pour savoir si les espèces exotiques produisent des avantages ou nuisent à la biodiversité, à la santé humaine, aux services écologiques et à l'économie. Il est temps de se concentrer beaucoup plus sur les fonctions des espèces, et beaucoup moins sur leur provenance (Davis *et al.*, 2011; Levine *et al.*, 2017).

## Références

---

- Abbott, K.L., Greaves, S.N.J., Ritchie, P.A., and Lester, P.J. (2007). Behaviourally and genetically distinct populations of an invasive ant provide insight into invasion history and impacts on a tropical ant community. *Biol. Invasions* 9, 453–463.
- Allen, C., Lutz, R., Lockley, T., Phillips, S., and Demarais, S. (2001). The non-indigenous ant, *Solenopsis invicta*, reduces loggerhead shrike and native insect abundance. *J Agric Urban Entomol* 18, 249–259.
- Almeida, F.S., Mayhe-Nunes, A.J., and Queiroz, J.M. (2013). The importance of poneromorph ants for seed dispersal in altered environments. *Sociobiology* 60, 229–235.
- Andersen, A. (1997). Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *J. Biogeogr.* 24, 433–460.
- Andersen, A.N. (1988). Dispersal distance as a benefit of myrmecochory. *Oecologia* 75, 507–511.
- Andersen, A.N. (1993). Ants as indicators of restoration success at a uranium mine in tropical Australia. *Restor. Ecol.* 1, 156–167.
- Andersen, A.N., and Morrison, S.C. (1998). Myrmecochory in Australia's seasonal tropics: effects of disturbance on distance dispersal. *Aust. J. Ecol.* 23, 483–491.
- Andersen, A.N., Hoffmann, B.D., Müller, W.J., and Griffiths, A.D. (2002). Using ants as bioindicators in land management: simplifying assessment of ant community responses. *J. Appl. Ecol.* 39, 8–17.
- Andersen, A.N., Hoffmann, B.D., and Somes, J. (2003). Ants as indicators of minesite restoration: community recovery at one of eight rehabilitation sites in central Queensland. *Ecol. Manag. Restor.* 4, S12–S19.
- Anso, J. (2016). Maintien à long terme de communautés d'insectes forestiers dans un contexte de changement global : interactions entre communautés forestières de grillons et espèces envahissantes de fourmis en Nouvelle-Calédonie. Université de la Nouvelle-Calédonie.
- Anso, J., Jourdan, H., and Desutter-Grandcolas, L. (2016a). Crickets (Insecta, Orthoptera, Grylloidea) from Southern New Caledonia, with descriptions of new taxa. *Zootaxa* 4124, 1–92.
- Anso, J., Barrabé, L., Desutter-Grandcolas, L., Jourdan, H., Grandcolas, P., Dong, J., and Robillard, T. (2016b). Old lineage on an old island: *Pixibinthus*, a new cricket genus endemic to New Caledonia shed light on gryllid diversification in a hotspot of biodiversity. *PLOS ONE* 11, e0150920.
- Arnan, X., and Blüthgen, N. (2015). Using ecophysiological traits to predict climatic and activity niches: lethal temperature and water loss in Mediterranean ants. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 1454–1464.
- Arnan, X., Retana, J., Rodrigo, A., and Cerdá, X. (2010). Foraging behaviour of harvesting ants determines seed removal and dispersal. *Insectes Sociaux* 57, 421–430.

- Arnan, X., Cerdá, X., and Retana, J. (2014). Ant functional responses along environmental gradients. *J. Anim. Ecol.* *83*, 1398–1408.
- Auld, T.D., and Denham, A.J. (1999). The role of ants and mammals in dispersal and post-dispersal seed predation of the shrubs *Grevillea* (Proteaceae). *Plant Ecol.* *144*, 201–213.
- Bagchi, R., Gallery, R.E., Gripenberg, S., Gurr, S.J., Narayan, L., Addis, C.E., Freckleton, R.P., and Lewis, O.T. (2014). Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature* *506*, 85–88.
- Bailly, Y. (1986). Etude de la germination et de la conservation des semences d'essences forestières d'intérêt économique: rapport final de convention - annexe 1 (Nouvelle-Calédonie: ORSTOM).
- Banschbach, V.S., Yeaman, R., Brunelle, A., Gulka, A., and Holmes, M. (2012). Edge effects on community and social structure of northern temperate deciduous forest ants. *Psyche J. Entomol.* *2012*, e548260.
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., et al. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* *471*, 51–57.
- Barrett, R.L. (2013). Ecological importance of sedges: a survey of the Australasian Cyperaceae genus *Lepidosperma*. *Ann. Bot.* *111*, 499–529.
- Bas, J.M., Oliveras, J., and Gómez, C. (2007). Final seed fate and seedling emergence in myrmecochorous plants: effects of ants and plant species. *Sociobiology* *50*, 101–111.
- Batianoff, G.N., and Singh, S. (2001). Central Queensland serpentine landforms, plant ecology and endemism. *South Afr. J. Sci.* *97*, 495–500.
- Bax, N., Williamson, A., Agüero, M., Gonzalez, E., and Geeves, W. (2003). Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Mar. Policy* *27*, 313–323.
- Bayly, M.J., Holmes, G.D., Forster, P.I., Cantrill, D.J., and Ladiges, P.Y. (2013). Major clades of Australasian Rutoideae (Rutaceae) based on *rbcl* and *atpB* sequences. *PLOS ONE* *8*, e72493.
- Beattie, A.J. (1985). *The Evolutionary ecology of ant-plant mutualisms* (Cambridge: Cambridge University Press).
- Beattie, A.J., and Hughes, L. (2002). Ant-plant interactions. In *plant animal interactions: an evolutionary approach*, (Oxford, UK), pp. 211–235.
- Beattie, A.J., and Lyons, N. (1975). Seed dispersal in *Viola* (Violaceae): adaptations and strategies. *Am. J. Bot.* *62*, 714–722.
- Beaumont, K.P., Mackay, D.A., and Whalen, M.A. (2011). Interactions between ants and seeds of two myrmecochorous plant species in recently burnt and long-unburnt forest sites. *Austral Ecol.* *36*, 767–778.
- Beaumont, K.P., Mackay, D.A., and Whalen, M.A. (2013). Multiphase myrmecochory: the roles of different ant species and effects of fire. *Oecologia* *172*, 791–803.
- Beauvais, M.-L., Coléno, A., and Jourdan, H. (2006). *Invasive species in the New Caledonian archipelago: a major economic and environmental hazard* (IRD Editions).

- Belchior, C., Del-Claro, K., and Oliveira, P.S. (2012). Seasonal patterns in the foraging ecology of the harvester ant *Pogonomyrmex naegelii* (Formicidae, Myrmicinae) in a Neotropical savanna: daily rhythms, shifts in granivory and carnivory, and home range. *Arthropod-Plant Interact.* 6, 571–582.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., and Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol. Lett.* 15, 365–377.
- Bellard, C., Leclerc, C., and Courchamp, F. (2014). Impact of sea level rise on the 10 insular biodiversity hotspots. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 203–212.
- Bellard, C., Genovesi, P., and Jeschke, J.M. (2016a). Global patterns in threats to vertebrates by biological invasions. *Proc R Soc B* 283, 20152454.
- Bellard, C., Cassey, P., and Blackburn, T.M. (2016b). Alien species as a driver of recent extinctions. *Biol. Lett.* 12, 20150623.
- Berg, R. (1975). Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants. *Aust. J. Bot.* 23, 475–508.
- Berg, R.Y. (1966). Seed dispersal of *Dendromecon*: its ecologic, evolutionary, and taxonomic significance. *Am. J. Bot.* 53, 61–73.
- Berg-Binder, M.C., and Suarez, A.V. (2012). Testing the directed dispersal hypothesis: are native ant mounds (*Formica* sp.) favorable microhabitats for an invasive plant? *Oecologia* 169, 763–772.
- Berman, M., Andersen, A.N., Hély, C., and Gaucherel, C. (2013a). Overview of the distribution, habitat association and impact of exotic ants on native ant communities in New Caledonia. *PLOS ONE* 8, e67245.
- Berman, M., Andersen, A.N., and Ibanez, T. (2013b). Invasive ants as back-seat drivers of native ant diversity decline in New Caledonia. *Biol. Invasions* 15, 2311–2331.
- Bertelsmeier, C., Avril, A., Blight, O., Jourdan, H., and Courchamp, F. (2015). Discovery–dominance trade-off among widespread invasive ant species. *Ecol. Evol.* 5, 2673–2683.
- Bertelsmeier, C., Ollier, S., Liebhold, A., and Keller, L. (2017). Recent human history governs global ant invasion dynamics. *Ecol. Evol.* 1, 1–8.
- BIOTOPE-ENVIE-Natura Legis (2016). La séquence «ERC» en Nouvelle-Calédonie, état des lieux (Nouméa: SPC).
- Birnbaum, P., Mangeas, M., Maggia, L., Ibanez, T., Despinoy, M., Marmey, P., Hequet, V., Gomez, C., Bideau, G., Chambrey, C., et al. (2016). Caractérisation des connectivités structurelle et fonctionnelle des paysages fragmentés sur sols ultramafiques. (CNRT « Nickel & son environnement).
- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., Wilson, J.R.U., and Richardson, D.M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol. Evol.* 26, 333–339.
- Blackburn, T.M., Delean, S., Pyšek, P., and Cassey, P. (2016). On the island biogeography of aliens: a global analysis of the richness of plant and bird species on oceanic islands. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 25, 859–868.



- Blancafort, X., and Gómez, C. (2005). Consequences of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr), invasion on pollination of *Euphorbia characias* (L.) (Euphorbiaceae). *Acta Oecologica* 28, 49–55.
- Blancafort, X., and Gomez, C. (2006). Downfall of pollen carriage by ants after Argentine ant invasion in two mediterranean *Euphorbia* species. *Vie Milieu* 56, 243–246.
- Blight, O. (2010). Ampleur et conséquences écologiques de l’envahissement du littoral corse par la fourmi d’Argentine (*Linepithema humile*, Mayr). Université Paul Cézanne.
- Blois Lobstein, M., and Rockwood, L.L. (1993). Influence of elaiosome removal on germination in five ant-dispersed plant species. *Va. J. Sci.* 44, 59–72.
- Bolton, B. (1977). The ant tribe Tetramoriini (Hymenoptera: Formicidae). The genus *Tetramorium* Mayr in the Oriental and Indo-Australian regions, and in Australia. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Entomol.* 36, 67–151.
- Bolton, B. (2016). An online catalog of the ants of the world. (<http://antcant.org>).
- Bond, W.J. (1994). Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philos. Trans. Biol. Sci.* 344, 83–90.
- Bond, W., and Slingsby, P. (1984). Collapse of an ant-plant mutualism: the Argentine ant (*Iridomyrmex Humilis*) and myrmecochorous Proteaceae. *Ecology* 65, 1031–1037.
- Bond, W.J., Honig, M., and Maze, K.E. (1999). Seed size and seedling emergence: an allometric relationship and some ecological implications. *Oecologia* 120, 132–136.
- Bono, J.M., and Heithaus, E.R. (2002). Sex ratios and the distribution of elaiosomes in colonies of the ant, *Aphaenogaster rudis*. *Insectes Sociaux* 49, 320–325.
- Bonvallet, J., Gay, J.-C., and Habert, E. (2013). Atlas de la Nouvelle-Calédonie (Nouméa).
- Bossard, C.C. (1991). The role of habitat disturbance, seed predation and ant dispersal on establishment of the exotic shrub *Cytisus scoparius* in California. *Am. Midl. Nat.* 126, 1–13.
- Boulay, R., Carro, F., Soriguer, R.C., and Cerdá, X. (2007). Synchrony between fruit maturation and effective dispersers’ foraging activity increases seed protection against seed predators. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 274, 2515–2522.
- Boulton, A.M., and Amberman, K.D. (2006). How ant nests increase soil biota richness and abundance: a field experiment. *Biodivers. Conserv.* 15, 69–82.
- Boyd, R.S. (1996). Ant-mediated seed dispersal of the rare chaparral shrub *Fremontodendron decumbens* (Sterculiaceae). *Madroño* 43, 299–315.
- Boyd, R.S. (2001). Ecological benefits of myrmecochory for the endangered chaparral shrub *Fremontodendron decumbens* (Sterculiaceae). *Am. J. Bot.* 88, 234–241.
- Boyer, A.G., and Jetz, W. (2014). Extinctions and the loss of ecological function in island bird communities. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 679–688.
- Bradshaw, C.J.A., Leroy, B., Bellard, C., Roiz, D., Albert, C., Fournier, A., Barbet-Massin, M., Salles, J.-M., Simard, F., and Courchamp, F. (2016). Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. *Nat. Commun.* 7.

- Brew, C.R., O'Dowd, D.J., and Rae, I.D. (1989). Seed dispersal by ants: behaviour-releasing compounds in elaiosomes. *Oecologia* 80, 490–497.
- Brothers, R.N., and Lillie, A.R. (1988). Regional geology of New Caledonia. In, *The ocean basins and margins*, A.E.M. Nairn, F.G. Stehli, and S. Uyeda, eds. (Springer US) pp. 325–374.
- Bullock, J.M., Aronson, J., Newton, A.C., Pywell, R.F., and Rey-Benayas, J.M. (2011). Restoration of ecosystem services and biodiversity: conflicts and opportunities. *Trends Ecol. Evol.* 26, 541–549.
- Bulot, A. (2014). Restauration écologique d'une pelouse sèche méditerranéenne (La plaine de La Crau, Sud-Est de la France): du génie civil au génie écologique. Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse.
- Bulot, A., Dutoit, T., Renucci, M., and Provost, E. (2014). A new transplantation protocol for harvester ant queens *Messor barbarus* (Hymenoptera: Formicidae) to improve the restoration of species-rich plant communities. *Myrmecol. News* 20, 43–52.
- Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., Strien, A. van, Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., et al. (2010). Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* 328, 1164–1168.
- Caesar, M., Grandcolas, P., and Pellens, R. (2017). Outstanding micro-endemism in New Caledonia: More than one out of ten animal species have a very restricted distribution range. *PLOS ONE* 12, e0181437.
- Caley, M.J., Fisher, R., and Mengersen, K. (2014). Global species richness estimates have not converged. *Trends Ecol. Evol.* 29, 187–188.
- Carlquist, S. (1974). *Island biology* (New York & London: Columbia University Press).
- Carney, S.E., Byerley, M.B., and Holway, D.A. (2003). Invasive Argentine ants (*Linepithema humile*) do not replace native ants as seed dispersers of *Dendromecon rigida* (Papaveraceae) in California, USA. *Oecologia* 135, 576–582.
- Carpenter, R.J., Read, J., and Jaffré, T. (2003). Reproductive traits of tropical rain-forest trees in New Caledonia. *J. Trop. Ecol.* 19, 351–365.
- Carroll, C.R., and Risch, S.J. (1984). The dynamics of seed harvesting in early successional communities by a tropical ant, *Solenopsis geminata*. *Oecologia* 61, 388–392.
- Cassill, D., Tschinkel, W.R., and Vinson, S.B. (2002). Nest complexity, group size and brood rearing in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Insectes Sociaux* 49, 158–163.
- Ceballos, G., García, A., and Ehrlich, P.R. (2010). The sixth extinction crisis loss of animal populations and species. *Journal of Cosmology* 8, 1821–1831.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., and Palmer, T.M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction. *Sci. Adv.* 1, e1400253.
- Chapin, F.S., and Starfield, A.M. (1997). Time lags and novel ecosystems in response to transient climatic change in arctic Alaska. *Clim. Change* 35, 449–461.

- Chase, J.M. (2003). Community assembly: when should history matter? *Oecologia* 136, 489–498.
- Chauhan, B.S., Migo, T., Westerman, P.R., and Johnson, D.E. (2010). Post-dispersal predation of weed seeds in rice fields. *Weed Res.* 50, 553–560.
- Chazeau, J. (1993). Research on New Caledonian terrestrial fauna: achievements and prospects. *Biodivers. Lett.* 1, 123–129.
- Chazeau, J., Potiaroa, T., Larbogne, L.B. de, Konghouleux, D., and Jourdan, H. (2000). La "fourmi électrique" *Wasmannia auropunctata* (Roger) en Nouvelle-Calédonie: expression de l'invasion, moyens d'une maîtrise de la nuisance en milieu agricole, praticabilité d'une préservation des milieux naturels. *Conv. Territ. Nouv.-Caléd.* 1999, 10–63.
- Christian, C.E. (2001). Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature* 413, 635–639.
- Christian, C.E., and Stanton, M.L. (2004). Cryptic consequences of a dispersal mutualism: seed burial, elaiosome removal, and seed-bank dynamics. *Ecology* 85, 1101–1110.
- Christianini, A.V., and Oliveira, P.S. (2010). Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. *J. Ecol.* 98, 573–582.
- Clark, D.B., Guayasamin, C., Pazmino, O., Donoso, C., and Villacis, Y.P. de (1982). The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz island, Galapagos. *Biotropica* 14, 196–207.
- Cluzel, D., Maurizot, P., Collot, J., and Sevin, B. (2012). An outline of the geology of New Caledonia; from Permian-Mesozoic southeast Gondwanaland active margin to Cenozoic obduction and supergene evolution. *Episodes* 35, 72–86.
- Cochereau, P., and Potiaroa, T. (1995). Caféculture et *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) en Nouvelle-Calédonie (Nouméa: ORSTOM).
- Cole, F.R., Medeiros, A.C., Loope, L.L., and Zuehlke, W.W. (1992). Effects of the Argentine ant on arthropod fauna of Hawaiian high-elevation shrubland. *Ecology* 73, 1313–1322.
- Collier, M.J. (2013). Field boundary stone walls as exemplars of "novel" ecosystems. *Landsc. Res.* 38, 141–150.
- Comita, L.S., Queenborough, S.A., Murphy, S.J., Eck, J.L., Xu, K., Krishnadas, M., Beckman, N., Zhu, Y., and Gómez-Aparicio, L. (2014). Testing predictions of the Janzen–Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. *J. Ecol.* 102, 845–856.
- Connell, J. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In *Dynamics of Populations*, (Wageningen, The Netherlands: Den Boer, P.J. and Gradwell, G.R.), pp. 298–312.
- Costello, M.J., May, R.M., and Stork, N.E. (2013). Can we name Earth's species before they go extinct? *Science* 339, 413–416.
- Cowling, R.M., Pierce, S.M., Stock, W.D., and Cocks, M. (1994). Why are there so many myrmecochorous species in the Cape fynbos? In *Plant-animal interactions in Mediterranean-type ecosystems*, M. Arianoutsou, and R.H. Groves, eds. (Springer Netherlands), pp. 159–168.

- Crespin, L., Duplantier, J.-M., and Granjon, L. (2012). Demographic aspects of the island syndrome in two Afrotropical *Mastomys* rodent species. *Acta Oecologica* 39, 72–79.
- Cristofoli, S., and Mahy, G. (2010). Restauration écologique: contexte, contraintes et indicateurs de suivi. *Biotechnol. Agron. Société Environ. Biotechnol. Agron. Soc. Environ. BASE* 14.
- Cruz, J.C., Ramos, J.A., Silva, L.P. da, Tenreiro, P.Q., and Heleno, R.H. (2013). Seed dispersal networks in an urban novel ecosystem. *Eur. J. For. Res.* 132, 887–897.
- Culver, D.C., and Beattie, A.J. (1978). Myrmecochory in *Viola*: dynamics of seed-ant interactions in some west Virginia species. *J. Ecol.* 66, 53–72.
- Culver, D.C., and Beattie, A.J. (1980). the fate of *Viola* seeds dispersed by ants. *Am. J. Bot.* 67, 710–714.
- Cumberland, M.S., and Kirkman, L.K. (2012). The effects of disturbance on the red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) and the native ant community. *For. Ecol. Manag.* 279, 27–33.
- Cumberland, M.S., and Kirkman, L.K. (2013). The effects of the red imported fire ant on seed fate in the longleaf pine ecosystem. *Plant Ecol.* 214, 717–724.
- Curt, T., Borgniet, L., Ibanez, T., Moron, V., and Hély, C. (2015). Understanding fire patterns and fire drivers for setting a sustainable management policy of the New-Caledonian biodiversity hotspot. *For. Ecol. Manag.* 337, 48–60.
- Davidson, D.W., and Morton, S.R. (1981). Myrmecochory in some plants (F. chenopodiaceae) of the Australian arid zone. *Oecologia* 50, 357–366.
- Davis, M.A., Chew, M.K., Hobbs, R.J., Lugo, A.E., Ewel, J.J., Vermeij, G.J., Brown, J.H., Rosenzweig, M.L., Gardener, M.R., Carroll, S.P., et al. (2011). Don't judge species on their origins. *Nature* 474, 153–154.
- De Vos, J.M., Joppa, L.N., Gittleman, J.L., Stephens, P.R., and Pimm, S.L. (2015). Estimating the normal background rate of species extinction. *Conserv. Biol.* 29, 452–462.
- DeFauw, S.L., Vogt, J.T., and Boykin, D.L. (2008). Influence of mound construction by red and hybrid imported fire ants on soil chemical properties and turfgrass in a sod production agroecosystem. *Insectes Sociaux* 55, 301–312.
- Del Toro, I., Ribbons, R.R., and Pelini, S.L. (2012). The little things that run the world revisited: A review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol. News* 17, 133–146.
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B., and Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345, 401–406.
- Doherty, T.S., Glen, A.S., Nimmo, D.G., Ritchie, E.G., and Dickman, C.R. (2016). Invasive predators and global biodiversity loss. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 11261–11265.
- Dostál, P. (2005). Effect of three mound-building ant species on the formation of soil seed bank in mountain grassland. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 200, 148–158.
- Dubois, J., Launay, J., and Récy, J. (1974). Uplift movements in New Caledonia-Loyalty islands area and their plate tectonics interpretation. *Tectonophysics* 24, 133–150.

- Dumas, P., Toussaint, M., Herrenschmidt, J.-B., Conte, A., and Mangeas, M. (2013). Le risque de feux de brousse sur la Grande Terre de Nouvelle-Calédonie: l'Homme responsable, mais pas coupable. *Rev. Géographique Est* 53.
- Duncan, R.P., Boyer, A.G., and Blackburn, T.M. (2013). Magnitude and variation of prehistoric bird extinctions in the Pacific. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 6436–6441.
- Duron, Q. (2016). Rats invasifs et biodiversité native au sein des forêts denses humides de Nouvelle-Calédonie. Invasive rats and native biodiversity in New Caledonian rainforests. Université de la Nouvelle-Calédonie.
- Duron, Q., Garcia-Iriarte, O., Brescia, F., and Vidal, E. (2016). Comparative effects of native frugivores and introduced rodents on seed germination in New-Caledonian rainforest plants. *Biol. Invasions* 1–13.
- Eldridge, D.J., and Myers, C.A. (1998). Enhancement of soil nutrients around nest entrances of the funnel ant *Aphaenogaster barbigula* (Myrmicinae) in semi-arid eastern Australia. *Aust. J. Soil Res.* 36, 1009–10017.
- Eldridge, D.J., Costantinides, C., and Vine, A. (2006). Short-term vegetation and soil responses to mechanical destruction of rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.) warrens in an Australian box woodland. *Restor. Ecol.* 14, 50–59.
- Elton, C.S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants* (Chicago).
- Emery, C. (1883). Alcune formiche della Nuova Caledonia. *Boll. Della Soc. Entomol. Ital.* 15, 145–151.
- Escala, M., Xena de Enrechm, N., and Mathez, J. (2001). Myrmecochory in the tropics and in the Mediterranean: a comparative approach. *Boccone* 13, 365–370.
- Fabres, G., and Brown, W.L. (1978). The recent introduction of the pest ant *Wasmannia auropunctata* into New Caledonia. *Aust. J. Entomol.* 17, 139–142.
- Fisher, J., Beames, L., Rangers, B.J., Rangers, N.N., Majer, J., and Heterick, B. (2014). Using ants to monitor changes within and surrounding the endangered monsoon vine thickets of the tropical Dampier Peninsula, north western Australia. *For. Ecol. Manag.* 318, 78–90.
- Flannery, T.F. (1995). *Mammals of the south-west Pacific and Moluccan islands* (Ithaca, NY: Cornell University Press).
- Fokuhl, G., Heinze, J., and Poschlod, P. (2007). Colony growth in *Myrmica rubra* with supplementation of myrmecochorous seeds. *Ecol. Res.* 22, 845–847.
- Fokuhl, G., Heinze, J., and Poschlod, P. (2012). Myrmecochory by small ants – Beneficial effects through elaiosome nutrition and seed dispersal. *Acta Oecologica* 38, 71–76.
- Folgarait, P.J. (1998). Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodivers. Conserv.* 7, 1221–1244.
- Forsyth, D.M., Wilson, D.J., Easdale, T.A., Kunstler, G., Canham, C.D., Ruscoe, W.A., Wright, E.F., Murphy, L., Gormley, A.M., Gaxiola, A., et al. (2015). Century-scale effects of invasive deer and rodents on the dynamics of forests growing on soils of contrasting fertility. *Ecol. Monogr.* 85, 157–180.

- Foster, J.T., and Robinson, S.K. (2007). Introduced birds and the fate of Hawaiian rainforests. *Conserv. Biol.* *21*, 1248–1257.
- Fraser, C.I., Banks, S.C., and Waters, J.M. (2015). Priority effects can lead to underestimation of dispersal and invasion potential. *Biol. Invasions* *17*, 1–8.
- Fukami, T. (2015). Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools, and priority effects. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* *46*, 1–23.
- Gallagher, R.S. (2013). *Seeds, 3rd Edition: The ecology of regeneration in plant communities* (Oxfordshire: CABI).
- Gammans, N., Bullock, J.M., and Schönrogge, K. (2005). Ant benefits in a seed dispersal mutualism. *Oecologia* *146*, 43–49.
- Gammans, N., Bullock, J.M., Gibbons, H., and Schönrogge, K. (2006). Reaction of mutualistic and granivorous ants to *Ulex elaiosome* chemicals. *J. Chem. Ecol.* *32*, 1935–1947.
- García, M.B., Antor, R.J., and Espadaler, X. (1995). Ant pollination of the palaeoendemic dioecious *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae). *Plant Syst. Evol.* *198*, 17–27.
- García-Robledo, C., and Kuprewicz, E.K. (2009). Vertebrate fruit removal and ant seed dispersal in the Neotropical ginger *Renanthera alpinia* (Zingiberaceae). *Biotropica* *41*, 209–214.
- Garnas, J., Groden, E., and Drummond, F.A. (2014). Mechanisms of competitive displacement of native ant fauna by invading *Myrmica rubra* (Hymenoptera: Formicidae) populations. *Environ. Entomol.* *43*, 1496–1506.
- Garrido, J.L., Rey, P.J., Cerdá, X., and Herrera, C.M. (2002). Geographical variation in diaspore traits of an ant-dispersed plant (*Helleborus foetidus*): are ant community composition and diaspore traits correlated? *J. Ecol.* *90*, 446–455.
- Geneva, A.J., Bauer, A.M., Sadler, R.A., and Jackman, T.R. (2013). Terrestrial Herpetofauna of Île des Pins, New Caledonia, with an emphasis on its surrounding islands. *Pac. Sci.* *67*, 571–593.
- Gérard, A. (2015). Naïveté, nouveauté et indigénisation : vers une meilleure compréhension de l'impact des espèces animales invasives sur les faunes natives. Université Aix-Marseille.
- Giladi, I. (2006). Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. *Oikos* *112*, 481–492.
- Gillespie, R.G., and Roderick, G.K. (2002). Arthropods on islands: colonization, speciation, and conservation. *Annu. Rev. Entomol.* *47*, 595–632.
- Gillespie, R.G., Claridge, E.M., and Roderick, G.K. (2008). Biodiversity dynamics in isolated island communities: interaction between natural and human-mediated processes. *Mol. Ecol.* *17*, 45–57.
- Gleditsch, J.M., and Carlo, T.A. (2011). Fruit quantity of invasive shrubs predicts the abundance of common native avian frugivores in central Pennsylvania. *Divers. Distrib.* *17*, 244–253.

- Gómez, C., and Espadaler, X. (1998). Myrmecochorous dispersal distances: a world survey. *J. Biogeogr.* 25, 573–580.
- Gómez, C., and Espadaler, X. (2013). An update of the world survey of myrmecochorous dispersal distances. *Ecography* 36, 1193–1201.
- Gómez, C., and Oliveras, J. (2003). Can the Argentine ant (*Linepithema humile* Mayr) replace native ants in myrmecochory? *Acta Oecologica* 24, 47–53.
- Gómez, C., Pons, P., and Bas, J.M. (2003). Effects of the Argentine ant *Linepithema humile* on seed dispersal and seedling emergence of *Rhamnus alaternus*. *Ecography* 26, 532–538.
- Gomez, C., Mangeas, M., Curt, T., Ibanez, T., Munzinger, J., Dumas, P., Jérémy, A., Despinoy, M., and Hély, C. (2015). Wildfire risk for main vegetation units in a biodiversity hotspot: modeling approach in New Caledonia, South Pacific. *Ecol. Evol.* 5, 377–390.
- Gorb, S.N., and Gorb, E.V. (1999). Dropping rates of elaiosome-bearing seeds during transport by ants (*Formica polyctena* Foerst.): implications for distance dispersal. *Acta Oecologica* 20, 509–518.
- Gotzek, D., Axen, H.J., Suarez, A.V., Helms Cahan, S., and Shoemaker, D. (2015). Global invasion history of the tropical fire ant: a stowaway on the first global trade routes. *Mol. Ecol.* 24, 374–388.
- Gove, A.D., Majer, J.D., and Dunn, R.R. (2007). A keystone ant species promotes seed dispersal in a “diffuse” mutualism. *Oecologia* 153, 687–697.
- Gozlan, R.E. (2008). Introduction of non-native freshwater fish: is it all bad? *Fish Fish.* 9, 106–115.
- Grandcolas, P. (2016). Ten false ideas about New Caledonia biogeography. *Cladistics* 1–7.
- Grandcolas, P., Murienne, J., Robillard, T., Desutter-Grandcolas, L., Jourdan, H., Guilbert, E., and Deharveng, L. (2008). New Caledonia: a very old Darwinian island? *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363, 3309–3317.
- Green, P.T., O’Dowd, D.J., Abbott, K.L., Jeffery, M., Retallick, K., and Mac Nally, R. (2011). Invasional meltdown: invader-invader mutualism facilitates a secondary invasion. *Ecology* 92, 1758–1768.
- Greenslade, P.J.M. (1972). Comparative ecology of four tropical ant species. *Insectes Sociaux* 19, 195–212.
- Greenslade, P.J.M., and Greenslade, P. (1977). Some effects of vegetation cover and disturbance on a tropical ant fauna. *Insectes Sociaux* 24, 163–182.
- Griffiths, C.J., and Harris, S. (2010). Prevention of secondary extinctions through taxon substitution. *Conserv. Biol.* 24, 645–646.
- Guénard, B., Weiser, M.D., Gomez, K., Narula, N., and Economo, E.P. (2017). The Global Ant Biodiversity Informatics (GABI) database: synthesizing data on the geographic distribution of ant species (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol. News* 24, 83–89.
- Hagen, M., Kissling, W.D., Rasmussen, C., Carstensen, D.W., Dupont, Y.L., Kaiser-Bunbury, C.N., O’Gorman, E.J., Olesen, J.M., De Aguiar, M.A.M., Brown, L.E., et al. (2012).

- Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. *Adv. Ecol. Res.* **46**, 89–120.
- Handel, S.N. (1976). Dispersal ecology of *Carex pedunculata* (Cyperaceae), a New North American myrmecochore. *Am. J. Bot.* **63**, 1071–1079.
- Hanzawa, F.M., Beattie, A.J., and Culver, D.C. (1988). Directed dispersal: demographic analysis of an ant-seed mutualism. *Am. Nat.* **131**, 1–13.
- Harrison, S. (2017). Animal seed dispersal and the diversity of tropical forest trees. *PNAS* **114**, 10526–10527.
- Hedges, S.A. (2010). Field guide for the management of structure-infesting ants (G.I.E. Incorporated).
- Heithaus, E.R. (1981). Seed predation by rodents on three ant-dispersed plants. *Ecology* **62**, 136–145.
- Helmus, M.R., Mahler, D.L., and Losos, J.B. (2014). Island biogeography of the Anthropocene. *Nature* **513**, 543–546.
- Henao-Gallego, N., Escobar-Ramírez, S., Calle, Z., Montoya-Lerma, J., and Armbrecht, I. (2012). An artificial aril designed to induce seed hauling by ants for ecological rehabilitation purposes. *Restor. Ecol.* **20**, 555–560.
- Héquet, V., Le Corre, M., Rigault, F., and Blanfort, V. (2009). Les espèces exotiques envahissantes de Nouvelle-Calédonie (Nouméa: IRD).
- Higashi, S., Tsuyuzaki, S., Ohara, M., and Ito, F. (1989). Adaptive advantages of ant-dispersed seeds in the myrmecochorous plant *Trillium tschonoskii* (Liliaceae). *Oikos* **54**, 389–394.
- Higgs, E., Falk, D.A., Guerrini, A., Hall, M., Harris, J., Hobbs, R.J., Jackson, S.T., Rhemtulla, J.M., and Throop, W. (2014). The changing role of history in restoration ecology. *Front. Ecol. Environ.* **12**, 499–506.
- Hobbs, R.J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J.S., Bridgewater, P., Cramer, V.A., Epstein, P.R., Ewel, J.J., Klink, C.A., Lugo, A.E., et al. (2006). Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **15**, 1–7.
- Hobbs, R.J., Higgs, E., and Harris, J.A. (2009). Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends Ecol. Evol.* **24**, 599–605.
- Hobbs, R.J., Higgs, E.S., and Harris, J.A. (2014). Novel ecosystems: concept or inconvenient reality? A response to Murcia et al. *Trends Ecol. Evol.* **29**, 645–646.
- Hoffmann, B.D., and Andersen, A.N. (2003). Responses of ants to disturbance in Australia, with particular reference to functional groups. *Austral Ecol.* **28**, 444–464.
- Hölldobler, B., and Wilson, E.O. (1990). *The Ants* (Springer).
- Holmes, P.M. (1990). Dispersal and predation of alien *Acacia* seeds: effects of season and invading stand density. *South Afr. J. Bot.* **56**, 428–434.
- Holway, D.A., Lach, L., Suarez, A.V., Tsutsui, N.D., and Case, T.J. (2002). The causes and consequences of ant invasions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **33**, 181–233.



- Horvitz, C.C. (1981). Analysis of how ant behaviors affect germination in a tropical myrmecochore *Calathea microcephala* (P. & E.) Koernicke (Marantaceae): microsite selection and aril removal by neotropical ants, *Odontomachus*, *Pachycondyla*, and *Solenopsis* (Formicidae). *Oecologia* 51, 47–52.
- Horvitz, C.C., and Beattie, A.J. (1980). Ant dispersal of *Calathea* (Marantaceae) seeds by carnivorous Ponerines (Formicidae) in a tropical rain forest. *Am. J. Bot.* 67, 321–326.
- Horvitz, C.C., and Schemske, D.W. (1986). Seed dispersal of a Neotropical myrmecochore: variation in removal rates and dispersal distance. *Biotropica* 18, 319–323.
- Horvitz, C.C., and Schemske, D.W. (1994). Effects of dispersers, gaps, and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. *Ecology* 75, 1949–1958.
- Hufbauer, R.A., Facon, B., Ravigné, V., Turgeon, J., Foucaud, J., Lee, C.E., Rey, O., and Estoup, A. (2012). Anthropogenically induced adaptation to invade (AIAI): contemporary adaptation to human-altered habitats within the native range can promote invasions. *Evol. Appl.* 5, 89–101.
- Hughes, L., and Westoby, M. (1992a). Fate of seeds adapted for dispersal by ants in Australian sclerophyll vegetation. *Ecology* 73, 1285–1299.
- Hughes, L., and Westoby, M. (1992b). Effect of diaspore characteristics on removal of seeds adapted for dispersal by ants. *Ecology* 73, 1300–1312.
- Hughes, L., Westoby, M., and Johnson, A.D. (1993). Nutrient costs of vertebrate- and ant-dispersed fruits. *Funct. Ecol.* 7, 54–62.
- Hughes, L., Dunlop, M., French, K., Leishman, M.R., Rice, B., Rodgerson, L., and Westoby, M. (1994a). Predicting dispersal spectra: a minimal set of hypotheses based on plant attributes. *J. Ecol.* 82, 933–950.
- Hughes, L., Westoby, M., and Jurado, E. (1994b). Convergence of elaiosomes and insect prey: evidence from ant foraging behaviour and fatty acid composition. *Funct. Ecol.* 8, 358–365.
- Hulme, P.E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *J. Appl. Ecol.* 46, 10–18.
- Hunt, G.R., Hay, R., and Veltman, C.J. (1996). Multiple kagu *Rhynochetos jubatus* deaths caused by dog attacks at a high-altitude study site on Pic Ningua, New Caledonia. *Bird Conserv. Int.* 6, 295–306.
- Hurtado, A., Escobar, S., Torres, A.M., and Armbrecht, I. (2012). Exploring the role of the generalist ant *Solenopsis geminata* (Formicidae: Myrmicinae) on seed germination of *Senna spectabilis* (Fabaceae: Caesalpinioideae). *Caldasia* 34, 127–137.
- Ibanez, T., Hequet, V., Chambrey, C., Jaffré, T., and Birnbaum, P. (2017). How does forest fragmentation affect tree communities? A critical case study in the biodiversity hotspot of New Caledonia. *Landsc. Ecol.* 1–17.
- Ichihara, M., Maruyama, K., Yamashita, M., Sawada, H., Inagaki, H., Ishida, Y., and Asai, M. (2011). Quantifying the ecosystem service of non-native weed seed predation provided by invertebrates and vertebrates in upland wheat fields converted from paddy fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 140, 191–198.

- Ichihara, M., Inagaki, H., Matsuno, K., Saiki, C., Yamashita, M., and Sawada, H. (2012). Postdispersal seed predation by *Teleogryllus emma* (Orthoptera: Gryllidae) reduces the seedling emergence of a non-native grass weed, Italian ryegrass (*Lolium multiflorum*): Seed predation by field crickets. *Weed Biol. Manag.* *12*, 131–135.
- Ichihara, M., Inagaki, H., Matsuno, K., Saiki, C., Mizumoto, S., Yamaguchi, S., Yamashita, M., and Sawada, H. (2014a). Postdispersal weed seed predation by crickets in a river paddy field after irrigation water recedes. *Jpn. Agric. Res. Q.* *48*, 63–69.
- Ichihara, M., Uchida, S., Fujii, S., Yamashita, M., Sawada, H., and Inagaki, H. (2014b). Weed seedling herbivory by field cricket *Teleogryllus emma* (Orthoptera: Gryllidae) in relation to the depth of seedling emergence. *Weed Biol. Manag.* *14*, 99–105.
- Ichihara, M., Matsuno, K., Inagaki, H., Saiki, C., Mizumoto, S., Yamaguchi, S., Yamashita, M., and Sawada, H. (2015). Creation of paddy levees to enhance the ecosystem service of weed seed predation by crickets. *Landsc. Ecol. Eng.* *11*, 227–233.
- Imbert, E. (2006). Dispersal by ants in *Centaurea corymbosa* (Asteraceae): What is the elaiosome for? *Plant Species Biol.* *21*, 109–117.
- Isnard, S., L'Huillier, L., Rigault, F., and Jaffré, T. (2016). How did the ultramafic soils shape the flora of the New Caledonian hotspot? *Plant Soil* *403*, 53–76.
- IUCN (2000). *Invasive plants and animals: is there a way out?* (Netherlands: Wim Bergmans & Esther Blom).
- Jaffré, T., and Veillon, J.-M. (1991). *La forêt sclérophylle de la province Sud de la Nouvelle Calédonie* (Nouméa: ORSTOM).
- Janzen, D.H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* *104*, 501–528.
- Janzen, D.H. (1971). Seed predation by animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* *2*, 465–492.
- Jarešová, I., and Kovář, P. (2004). Interactions between ants and plants during vegetation succession in the abandoned ore-washery sedimentation basin in Chvaletice. In *Natural Recovery of Human-Made Deposits in Landscape (Biotic Interactions and Ore/Ash-Slag Artificial Ecosystems)*, (Prague: P. Kovář), pp. 300–310.
- Jensen, J.M., and Six, D.L. (2006). Myrmecochory of the exotic plant, *Centaurea maculosa*: a potential mechanism enhancing invasiveness. *Environ. Entomol.* *35*, 326–331.
- Jordano, P. (2013). Fruits and frugivory. In *Seeds, 3rd Edition: The ecology of regeneration in plant communities*, (Oxfordshire: Gallagher RS), pp. 10–61.
- Jourdan, H. (1997). Threats on Pacific islands: the spread of the tramp ant "*Wasmannia auropunctata*" (Hymenoptera: Formicidae). *Pac. Conserv. Biol.* *3*, 61–64.
- Jourdan, H. (1999). Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata* (Roger) 1863 (Hymenoptera : Formicidae). Université Paul Sabatier.
- Jourdan, H., and Mille, C. (2006). Les invertébrés introduits dans l'archipel néo-calédonien : espèces envahissantes et potentiellement envahissantes. Première évaluation et recommandations pour leur gestion. In *Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien*, (Paris: IRD), pp. 168–219.

- Jourdan, H., Sadler, R.A., and Bauer, A.M. (2001). Little fire ant invasion (*Wasmannia auropunctata*) as a threat to New Caledonian lizards: evidence from a sclerophyll forest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 38, 283–301.
- Jourdan, H., Bonnet de Larbogne, L., and Chazeau, J. (2002). The recent introduction of the Neotropical tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae) into Vanuatu archipelago (Southwest Pacific). *Sociobiology* 40, 483–509.
- Jules, E.S. (1998). Habitat fragmentation and demographic change for a common plant: *Trillium* in old-growth forest. *Ecology* 79, 1645–1656.
- Juliano, S.A., and Lounibos, L.P. (2005). Ecology of invasive mosquitoes: effects on resident species and on human health. *Ecol. Lett.* 8, 558–574.
- Kaiser-Bunbury, C.N., Traveset, A., and Hansen, D.M. (2010). Conservation and restoration of plant–animal mutualisms on oceanic islands. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 12, 131–143.
- Kier, G., Kreft, H., Lee, T.M., Jetz, W., Ibisch, P.L., Nowicki, C., Mutke, J., and Barthlott, W. (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 9322–9327.
- Kleunen, M. van, Weber, E., and Fisher, M. (2010). A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecol. Lett.* 13, 235–245.
- Klotz, J., Hansen, L., Pospischil, R., and Rust, M. (2008). *Urban ants of North America and Europe: identification, biology, and management* (Ithaca, NY: Cornell University Press).
- Kowarik, I. (2011). Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation. *Environ. Pollut.* 159, 1974–1983.
- Kraemer, M.U., Sinka, M.E., Duda, K.A., Mylne, A.Q., Shearer, F.M., Barker, C.M., Moore, C.G., Carvalho, R.G., Coelho, G.E., Bortel, W.V., et al. (2015). The global distribution of the arbovirus vectors *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus*. *eLife* 4, e08347.
- Kremen, C., and Ricketts, T. (2000). Global perspectives on pollination disruptions. *Conserv. Biol.* 14, 1226–1228.
- Krushelnycky, P.D., Loope, L.L., and Reimer, N.J. (2005). The ecology, policy, and management of ants in Hawaii. *Proc. Hawaii. Entomol. Soc.* 37, 1–22.
- Kuebbing, S.E., Souza, L., and Sanders, N.J. (2014). Effects of co-occurring non-native invasive plant species on old-field succession. *For. Ecol. Manag.* 324, 196–204.
- Kumschick, S., Gaertner, M., Vilà, M., Essl, F., Jeschke, J.M., Pyšek, P., Ricciardi, A., Bacher, S., Blackburn, T.M., Dick, J.T.A., et al. (2015). Ecological impacts of alien species: quantification, scope, caveats, and recommendations. *BioScience* 65, 55–63.
- Kunin, W.E., and Gaston, K. (2012). *The biology of rarity: causes and consequences of rare—common differences* (Springer Science & Business Media).
- Kwit, C., Marcello, G.J., Gonzalez, J.L., Shapiro, A.C., and Bracken, R.D. (2012). Advantages of seed dispersal for a myrmecochorous temperate forest herb. *Am. Midl. Nat.* 168, 9–17.

- Lach, L., Parr, C., and Abbott, K. (2010). *Ant ecology* (Oxford, New York: Oxford University Press).
- Ladiges, P.Y., and Cantrill, D. (2007). New Caledonia–Australian connections: biogeographic patterns and geology. *Aust. Syst. Bot.* *20*, 383–389.
- Lambert, J.E., Hulme, P.E., and Wall, S.B.V. (2005). Seed fate: predation, dispersal, and seedling establishment (CABI).
- Lanza, J., Schmitt, M.A., and Awad, A.B. (1992). Comparative chemistry of elaiosomes of three species of *Trillium*. *J. Chem. Ecol.* *18*, 209–221.
- LaPolla, J.S. (2013). Taxonomic review of the ant genus *Paratrechina*, with a description of a new species from Africa. *J. Hymenopt. Res.* *35*, 71–82.
- Lapolla, J.S., Cheng, C.H., and Fisher, B.L. (2010). Taxonomic revision of the ant (Hymenoptera: Formicidae) genus *Paraparatrechina* in the Afrotropical and Malagasy Regions. *Zootaxa* *2387*, 1–27.
- Le Breton, J., Chazeau, J., and Jourdan, H. (2003). Immediate impacts of invasion by *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae) on native litter ant fauna in a New Caledonian rainforest. *Austral Ecol.* *28*, 204–209.
- Le Breton, J., Delabie, J.H.C., Chazeau, J., Dejean, A., and Jourdan, H. (2004). Experimental evidence of large-scale unicoloniality in the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger). *J. Insect Behav.* *17*, 263–271.
- Le Breton, J., Jourdan, H., Chazeau, J., Orivel, J., and Dejean, A. (2005). Niche opportunity and ant invasion: the case of *Wasmannia auropunctata* in a New Caledonian rain forest. *J. Trop. Ecol.* *21*, 93–98.
- Leal, I.R., Wirth, R., and Tabarelli, M. (2007). Seed dispersal by ants in the semi-arid Caatinga of North-East Brazil. *Ann. Bot.* *99*, 885–894.
- Leidenberger, S., Obst, M., Kulawik, R., Stelzer, K., Heyer, K., Hardisty, A., and Bourlat, S.J. (2015). Evaluating the potential of ecological niche modelling as a component in marine non-indigenous species risk assessments. *Mar. Pollut. Bull.* *97*, 470–487.
- Lenda, M., Skórka, P., Knops, J.M.H., Moroń, D., Sutherland, W.J., Kuszewska, K., and Woyciechowski, M. (2014). Effect of the internet commerce on dispersal modes of invasive alien species. *PLOS ONE* *9*, e99786.
- Lengyel, S., Gove, A.D., Latimer, A.M., Majer, J.D., and Dunn, R.R. (2009). Ants sow the seeds of global diversification in flowering plants. *PLOS ONE* *4*, e5480.
- Lengyel, S., Gove, A.D., Latimer, A.M., Majer, J.D., and Dunn, R.R. (2010). Convergent evolution of seed dispersal by ants, and phylogeny and biogeography in flowering plants: a global survey. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* *12*, 43–55.
- Lenzen, M., Moran, D., Kanemoto, K., Foran, B., Lobefaro, L., and Geschke, A. (2012). International trade drives biodiversity threats in developing nations. *Nature* *486*, 109–112.
- Lester, P.J., Stringer, L.D., and Haywood, J. (2010). The role of resource dispersion in promoting the co-occurrence of dominant and subordinate ant species. *Oikos* *119*, 659–668.

- Levine, J.M., Bascompte, J., Adler, P.B., and Allesina, S. (2017). Beyond pairwise mechanisms of species coexistence in complex communities. *Nature* 546, 56–64.
- L’Huillier, L., Jaffre, T., Wulff, A., Lebrun, M., Maggia, L., Barre, N., Chazeau, J., Jourdan, H., Amir, H., Ducouso, M., et al. (2010). Mines et environnement en Nouvelle-Caledonie : les milieux sur substrats ultramafiques et leur restauration (Paita: Ed. IAC).
- Li, Q., Hoffmann, B.D., Lu, Z., and Chen, Y. (2017). Ants show that the conservation potential of afforestation efforts in Chinese valley-type savanna is dependent upon the afforestation method. *Journal of Insect Conservation* 21, 621–631.
- Lindenmayer, D., and Burgman, M. (2005). *Practical Conservation Biology* (Melbourne:CSIRO Publishing).
- Lomov, B., Keith, D.A., and Hochuli, D.F. (2009). Linking ecological function to species composition in ecological restoration: seed removal by ants in recreated woodland. *Austral Ecol.* 34, 751–760.
- Losfeld, G., L’Huillier, L., Fogliani, B., Jaffré, T., and Grison, C. (2015). Mining in New Caledonia: environmental stakes and restoration opportunities. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 22, 5592–5607.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., and De Poorter, M. (2000). 100 of the World’s worst invasive alien species. A selection from the global invasive species database. *Invasive Species Spec. Group ISSG Spec. Group Species Surviv. Comm. SSC World Conserv. Union IUCN* 12.
- Lubertazzi, D., Aliberti Lubertazzi, M.A., McCoy, N., Gove, A.D., Majer, J.D., and Dunn, R.R. (2010). The ecology of a keystone seed disperser, the ant *Rhytidoponera violacea*. *J. Insect Sci. Online* 10, 158.
- Lubin, Y.D. (1984). Changes in the native fauna of the Galápagos Islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biol. J. Linn. Soc.* 21, 229–242.
- Lugo, A.E., and Helmer, E. (2004). Emerging forests on abandoned land: Puerto Rico’s new forests. *For. Ecol. Manag.* 190, 145–161.
- Lundgren, J.G., and Rosentrater, K.A. (2007). The strength of seeds and their destruction by granivorous insects. *Arthropod-Plant Interact.* 1, 93–99.
- Lundgren, J.G., Shaw, J.T., Zaborski, E.R., and Eastman, C.E. (2006). The influence of organic transition systems on beneficial ground-dwelling arthropods and predation of insects and weed seeds. *Renew. Agric. Food Syst.* 21, 227–237.
- MacArthur, R.H., and Wilson, E.O. (1967). *The theory of island biogeography* (Princeton: Princeton University Press.).
- Mack, R.N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., and Bazzaz, F.A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* 10, 689–710.
- Majer, J.D., Gove, A.D., Sochacki, S., Searle, P., and Portlock, C. (2011). A comparison of the autecology of two seed-taking ant genera, *Rhytidoponera* and *Melophorus*. *Insectes Sociaux* 58, 115–125.

- Manzaneda, A.J., Fedriani, J.M., and Rey, P.J. (2005). Adaptive advantages of myrmecochory: the predator-avoidance hypothesis tested over a wide geographic range. *Ecography* 28, 583–592.
- Mascaro, J., Hughes, R.F., and Schnitzer, S.A. (2012). Novel forests maintain ecosystem processes after the decline of native tree species. *Ecol. Monogr.* 82, 221–228.
- Matlack, G.R. (1994). Vegetation dynamics of the forest edge -- trends in space and successional time. *J. Ecol.* 82, 113–123.
- McCallum, M.L. (2015). Vertebrate biodiversity losses point to a sixth mass extinction. *Biodivers. Conserv.* 24, 2497–2519.
- McCoy, S., Jaffre, T., Rigault, F., and Ash, J.E. (1999). Fire and succession in the ultramafic maquis of New Caledonia. *J. Biogeogr.* 26, 579–594.
- McCoy, S.G., Ash, J., and Jaffré, T. (1997). The effect of *Gymnostoma deplancheanum* (Casuarinaceae) litter on seedling establishment of New Caledonian ultramafic maquis species. In *Proceedings of the Second Australian Native Seed Biology for Revegetation Workshop*, S.M. Bellairs, J.M. Osborne, and *Australian Native Seed Biology for Revegetation Workshop, 2.*, Newcastle (NSW), 1996/10/11-12, eds. (Kenmore, QLD: ACMRR), pp. 127–135.
- McGlynn, T.P. (1999). The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. *J. Biogeogr.* 26, 535–548.
- McKee, J.K., Sciulli, P.W., Fooce, C.D., and Waite, T.A. (2004). Forecasting global biodiversity threats associated with human population growth. *Biol. Conserv.* 115, 161–164.
- Medina, F.M., Bonnaud, E., Vidal, E., Tershy, B.R., Zavaleta, E.S., Josh Donlan, C., Keitt, B.S., Le Corre, M., Horwath, S.V., and Nogales, M. (2011). A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. *Glob. Change Biol.* 17, 3503–3510.
- Medina, F.M., Bonnaud, E., Vidal, E., and Nogales, M. (2014). Underlying impacts of invasive cats on islands: not only a question of predation. *Biodivers. Conserv.* 23, 327–342.
- Meffre, S., Crawford, A.J., and Quilty, P.G. (2006). Arc-continent collision forming a large island between New Caledonia and New Zealand in the Oligocene. *ResearchGate* 2006.
- Mendenhall, C.D., Daily, G.C., and Ehrlich, P.R. (2012). Improving estimates of biodiversity loss. *Biol. Conserv.* 151, 32–34.
- Milewski, A.V., and Bond, W.J. (1982). Convergence of myrmecochory in mediterranean Australia and South Africa. In *Ant-plant interactions in Australia*, R.C. Buckley, ed. (Springer Netherlands), pp. 89–98.
- Miller, J.R., and Bestelmeyer, B.T. (2016). What's wrong with novel ecosystems, really? *Restor. Ecol.* 24, 577–582.
- Mittermeier, R.A., Myers, N., Mittermeier, C.G., and Robles Gil, P. (1999). Hotspots: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. (Mexico: Cernex).

- Mittermeier, R.A., Turner, W.R., Larsen, F.W., Brooks, T.M., and Gascon, C. (2011). Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. In *Biodiversity hotspots*, F.E. Zachos, and J.C. Habel, eds. (Springer Berlin Heidelberg), pp. 3–22.
- Montesinos, D., Castro, S., and Rodríguez-Echeverría, S. (2012). Invasive Acacias experience higher ant seed removal rates at the invasion edges. *Web Ecol.* 12, 33–37.
- Mora, C., Tittensor, D.P., Adl, S., Simpson, A.G.B., and Worm, B. (2011). How many species are there on Earth and in the ocean? *PLOS Biol.* 9, e1001127.
- Morales, M.A., and Heithaus, E.R. (1998). Food from seed-dispersal mutualism shifts sex ratios in colonies of the ant *Aphaenogaster rudis*. *Ecology* 79, 734–739.
- Morat, P. (1993). Our knowledge of the flora of New Caledonia: endemism and diversity in relation to vegetation types and substrates. *Biodivers. Lett.* 1, 72–81.
- Morat, P., Jaffré, T., Tronchet, F., Munzinger, J., Pillon, Y., Veillon, J.-M., Chalopin, M., Birnbaum, P., Rigault, F., Dagostini, G., et al. (2012). Le référentiel taxonomique Florical et les caractéristiques de la flore vasculaire indigène de la Nouvelle-Calédonie. *Adansonia* 34, 179–221.
- Morse, N., Pellissier, P., Cianciola, E., Brereton, R., Sullivan, M., Shonka, N., Wheeler, T., and McDowell, W. (2014). Novel ecosystems in the Anthropocene: a revision of the novel ecosystem concept for pragmatic applications. *Ecol. Soc.* 19.
- Mortimer, N., Campbell, H.J., Tulloch, A.J., King, P.R., Stagpoole, V.M., Wood, R.A., Rattenbury, M.S., Sutherland, R., Adams, C.J., Collot, J., et al. (2017). Zealandia: Earth's hidden continent. *GSA Today* 27, 27–35.
- Munzinger, J., Morat, P., Jaffré, T., Gâteblé, G., Pillon, Y., Tronchet, F., Veillon, J.-M., and Chalopin, M. (2016). FLORICAL: Checklist of the vascular indigenous flora of New Caledonia. vers. 22.IV.2016.
- Murcia, C., Aronson, J., Kattan, G.H., Moreno-Mateos, D., Dixon, K., and Simberloff, D. (2014). A critique of the “novel ecosystem” concept. *Trends Ecol. Evol.* 29, 548–553.
- Murcia, C., Simberloff, D., and Aronson, J. (2015). “Novel ecosystems” are a Trojan horse for conservation. *Ensa.*
- Murray, D.R. (1986). *Seed dispersal* (Sidney: Academic Press).
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., and Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Nakanishi, H. (1994). Myrmecochorous adaptations of *Corydalis* species (Papaveraceae) in southern Japan. *Ecol. Res.* 9, 1–8.
- Narbona, E., Arista, M., and Ortiz, P.L. (2005). Explosive seed dispersal in two perennial Mediterranean *Euphorbia* species (Euphorbiaceae). *Am. J. Bot.* 92, 510–516.
- do Nascimento, E.A., and Del-Claro, K. (2010). Ant visitation to extrafloral nectaries decreases herbivory and increases fruit set in *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) in a Neotropical savanna. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 205, 754–756.

- Nattier, R., Grandcolas, P., Pellens, R., Jourdan, H., Couloux, A., Poulain, S., and Robillard, T. (2012). Climate and soil together explain the distribution of microendemic species in a biodiversity hotspot. *PLOS ONE* 7, e48047.
- Nattier, R., Grandcolas, P., Pellens, R., Jourdan, H., Couloux, A., Poulain, S., and Robillard, T. (2013). Climate and soil type together explain the distribution of microendemic species in a biodiversity hotspot. *PLOS ONE* 8, e80811.
- Nattier, R., Pellens, R., Robillard, T., Jourdan, H., Legendre, F., Caesar, M., Nel, A., and Grandcolas, P. (2017). Updating the phylogenetic dating of New Caledonian biodiversity with a meta-analysis of the available evidence. *Sci. Rep.* 7, 3705.
- Neall, V.E., and Treweek, S.A. (2008). The age and origin of the Pacific islands: a geological overview. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363, 3293–3308.
- Ness, J.H. (2004). Forest edges and fire ants alter the seed shadow of an ant-dispersed plant. *Oecologia* 138, 448–454.
- Ness, J.H., and Bronstein, J.L. (2004). The effects of invasive ants on prospective ant mutualists. *Biol. Invasions* 6, 445–461.
- Ness, J.H., Bronstein, J.L., Andersen, A.N., and Holland, J.N. (2004). Ant body size predicts dispersal distance of ant-adapted seeds: implications of small-ant invasions. *Ecology* 85, 1244–1250.
- Ness, J.H., Morin, D.F., and Giladi, I. (2009). Uncommon specialization in a mutualism between a temperate herbaceous plant guild and an ant: are *Aphaenogaster* ants keystone mutualists? *Oikos* 118, 1793–1804.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Börger, L., Bennett, D.J., Choimes, A., Collen, B., et al. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520, 45–50.
- Nicolas, V., Grandcolas, P., Braux, F., Jourdan, H., Malau, A., Couloux, A., and Ohler, A. (2015). Recent species in old Islands: the origin of introduced populations of *Litoria aurea* (Anura: Hylidae) in New Caledonia and Wallis. *Amphib.-Reptil.* 36, 65–81.
- Nielsen, M.G. (1997). Foraging strategy and energetic cost of food transport in the ant *Rhytidoponera aurata* (Roger) in tropical Australia. (St Petersburg: Kipyatkov V.E.), pp. 247–252.
- Novosolov, M., Raia, P., and Meiri, S. (2013). The island syndrome in lizards. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22, 184–191.
- O’Dowd, D.J., and Hay, M.E. (1980). Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. *Ecology* 61, 531–540.
- O’Dowd, D.J., Green, P.T., and Lake, P.S. (2003). Invasional “meltdown” on an oceanic island. *Ecol. Lett.* 6, 812–817.
- Ohkawara, K. (2005). Effect of timing of elaiosome removal on seed germination in the ant-dispersed plant, *Erythronium japonicum* (Liliaceae). *Plant Species Biol.* 20, 145–148.
- Ohkawara, K., Ohara, M., and Higashi, S. (1997). The evolution of ant-dispersal in a spring-ephemeral *Corydalis ambigua* (Papaveraceae): timing of seed-fall and effects of ants and ground beetles. *Ecography* 20, 217–223.



- Ohnishi, Y., Suzuki, N., Katayama, N., and Teranishi, S. (2008). Seasonally different modes of seed dispersal in the prostrate annual, *Chamaesyce maculata* (L.) Small (Euphorbiaceae), with multiple overlapping generations. *Ecol. Res.* 23, 299–305.
- Olden, J.D., Leroy Poff, N., Douglas, M.R., Douglas, M.E., and Fausch, K.D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends Ecol. Evol.* 19, 18–24.
- Oostermeijer, J.G.B. (1989). Myrmecochory in *Polygala vulgaris* L., *Luzula campestris* (L.) DC. and *Viola curtisii* Forster in a Dutch dune area. *Oecologia* 78, 302–311.
- Paini, D.R., Sheppard, A.W., Cook, D.C., Barro, P.J.D., Worner, S.P., and Thomas, M.B. (2016). Global threat to agriculture from invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 7575–7579.
- Paris, J.-P. (1981). *Géologie de la Nouvelle-Calédonie: un essai de synthèse* (Orléans: B.R.G.M.).
- Parr, C.L., Andersen, A.N., Chastagnol, C., and Duffaud, C. (2007). Savanna fires increase rates and distances of seed dispersal by ants. *Oecologia* 151, 33–41.
- Pascal, M., Barre, N., Garine-Wichatitsky, M.D., Lorvelec, O., Fretey, T., Brescia, F., and Jourdan, H. (2006). Les peuplements neo-caledoniens de vertebres: invasions, disparitions. In *Les Espèces Envahissantes Dans L’archipel Neo-Caledonien. Chapitres Analytiques / Beauvais Marie-Laure (Ed.), Coleno Alain (Ed.), Jourdan Herve (Ed.)*, (Paris: IRD), pp. 111–162.
- Pascal, M., Forges, B.R.D., Guyader, H.L., and Simberloff, D. (2008). Mining and other threats to the New Caledonia biodiversity hotspot. *Conserv. Biol.* 22, 498–499.
- Passera, L., and Aron, L.P.S. (2005). *Les fourmis: comportement, organisation sociale et évolution* (NRC Research Press).
- Pattemore, D.E., and Wilcove, D.S. (2012). Invasive rats and recent colonist birds partially compensate for the loss of endemic New Zealand pollinators. *Proc. Biol. Sci.* 279, 1597–1605.
- Patton, M.T. (2014). “Redirecting” the study of mutualistic benefits to plants in myrmecochory. University of Tennessee Honors Thesis Projects.
- Pecl, G.T., Araújo, M.B., Bell, J.D., Blanchard, J., Bonebrake, T.C., Chen, I.-C., Clark, T.D., Colwell, R.K., Danielsen, F., Evengård, B., et al. (2017). Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science* 355, eaai9214.
- Pejchar, L., and Mooney, H.A. (2009). Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends Ecol. Evol.* 24, 497–504.
- Pelletier, B., and Colin, F. (2006). Geology of the New Caledonia region and its implications for the study of the New Caledonian biodiversity. In *compendium of marine species from New Caledonia*, C. Payri, and B. Richer de Forges, eds. (Nouméa: IRD), pp. 17–30.
- Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-Manjarrés, J.F., Araújo, M.B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W.W.L., et al. (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330, 1496–1501.

- Pereyra, M., Pol, R.G., and Galetto, L. (2015). Does edge effect and patch size affect the interaction between ants and *Croton lachnostachyus* in fragmented landscapes of Chaco forest? *Arthropod-Plant Interact.* 9, 175–186.
- Pfeiffer, M., Nais, J., and Linsenmair, K.E. (2004). Myrmecochory in the Zingiberaceae: seed removal of *Globba franciscii* and *G. propinqua* by ants (Hymenoptera – Formicidae) in rain forests on Borneo. *J. Trop. Ecol.* 20, 705–708.
- van der Pijl, L. (1982). Principles of dispersal in higher plants (Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg).
- Pillon, Y. (2012). Time and tempo of diversification in the flora of New Caledonia. *Bot. J. Linn. Soc.* 170, 288–298.
- Pillon, Y., Munzinger, J., Amir, H., and Lebrun, M. (2010). Ultramafic soils and species sorting in the flora of New Caledonia. *J. Ecol.* 98, 1108–1116.
- Pillon, Y., Barrabé Laure, and Buerki, S. (2017). How many genera of vascular plants are endemic to New Caledonia? A critical review based on phylogenetic evidence. *Bot. J. Linn. Soc.* 183, 177–198.
- Pimm, S.L., Russell, G.J., Gittleman, J.L., and Brooks, T.M. (1995). The future of biodiversity. *Science* 269, 347–350.
- Pimm, S.L., Jenkins, C.N., Abell, R., Brooks, T.M., Gittleman, J.L., Joppa, L.N., Raven, P.H., Roberts, C.M., and Sexton, J.O. (2014). The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* 344, 1246752.
- Pizo, M.A., and Oliveira, P.S. (1998). Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous Neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of southeast Brazil. *Am. J. Bot.* 85, 669–674.
- Pizo, M.A., Passos, L., and Oliveira, P.S. (2005). Ants as seed dispersers of fleshy diaspores in Brazilian Atlantic forest. In *Seed fate: predation, dispersal, and seedling establishment*, (P.-M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme, S. B. Vander Wall), pp. 315–329.
- Porter, S.D., and Savignano, D.A. (1990). Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology* 71, 2095–2106.
- Prior, K.M., Saxena, K., and Frederickson, M.E. (2014). Seed handling behaviours of native and invasive seed-dispersing ants differentially influence seedling emergence in an introduced plant. *Ecol. Entomol.* 39, 66–74.
- Prior, K.M., Robinson, J.M., Meadley Dunphy, S.A., and Frederickson, M.E. (2015). Mutualism between co-introduced species facilitates invasion and alters plant community structure. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20142846.
- Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P.E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U., and Vilà, M. (2012). A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Glob. Change Biol.* 18, 1725–1737.
- Quilichini, A., and Debussche, M. (2000). Seed dispersal and germination patterns in a rare Mediterranean island endemic (*Anchusa crispa* Viv., Boraginaceae). *Acta Oecologica* 21, 303–313.

- Rabello, A.M. (2013). Remoção de sementes por formigas como bioindicação de impacto pela mineração e esforços de recuperação. Universidade de Lavras.
- Read, J., Jaffré, T., Ferris, J.M., McCoy, S., and Hope, G.S. (2006). Does soil determine the boundaries of monodominant rain forest with adjacent mixed rain forest and maquis on ultramafic soils in New Caledonia? *J. Biogeogr.* *33*, 1055–1065.
- Régnier, C., Achaz, G., Lambert, A., Cowie, R.H., Bouchet, P., and Fontaine, B. (2015). Mass extinction in poorly known taxa. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *112*, 7761–7766.
- Reifenrath, K., Becker, C., and Poethke, H.J. (2012). Diaspore trait preferences of dispersing ants. *J. Chem. Ecol.* *38*, 1093–1104.
- Renard, D., Schatz, B., and McKey, D.B. (2010). Ant nest architecture and seed burial depth: implications for seed fate and germination success in a myrmecochorous savanna shrub. *Ecoscience* *17*, 194–202.
- Retana, J., Arnan, X., and Cerdá, X. (2015). A multidimensional functional trait analysis of resource exploitation in European ants. *Ecology* *96*, 2781–2793.
- Ricciardi, A., Hoopes, M.F., Marchetti, M.P., and Lockwood, J.L. (2013). Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecol. Monogr.* *83*, 263–282.
- Rice, B., and Westoby, M. (1981). Myrmecochory in sclerophyll vegetation of the West Head, New South Wales. *Aust. J. Ecol.* *6*, 291–298.
- Richardson, D.M., Allsopp, N., D'Antonio, C.M., Milton, S.J., and Rejmánek, M. (2000). Plant invasions--the role of mutualisms. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* *75*, 65–93.
- Rico-Gray, V., and Oliveira, P.S. (2007). *The ecology and evolution of ant-plant interactions* (Chicago: University of Chicago Press).
- Riginos, C., Buckley, Y.M., Blomberg, S.P., and Trembl, E.A. (2014). Dispersal capacity predicts both population genetic structure and species richness in reef fishes. *Am. Nat.* *184*, 52–64.
- Risch, S.J., and Carroll, C.R. (1982). Effect of a keystone predaceous ant, *Solenopsis Geminata*, on arthropods in a tropical agroecosystem. *Ecology* *63*, 1979–1983.
- Rodriguez, L.F. (2006). Can invasive species facilitate native species? evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biol. Invasions* *8*, 927–939.
- Rodriguez-Cabal, M.A., Stuble, K.L., Nuñez, M.A., and Sanders, N.J. (2009). Quantitative analysis of the effects of the exotic Argentine ant on seed-dispersal mutualisms. *Biol. Lett.* *5*, 499–502.
- Rodriguez-Cabal, M.A., Stuble, K.L., Guénard, B., Dunn, R.R., and Sanders, N.J. (2012). Disruption of ant-seed dispersal mutualisms by the invasive Asian needle ant (*Pachycondyla chinensis*). *Biol. Invasions* *14*, 557–565.
- Rogers, H.S., Buhle, E.R., HilleRisLambers, J., Fricke, E.C., Miller, R.H., and Tewksbury, J.J. (2017). Effects of an invasive predator cascade to plants via mutualism disruption. *Nat. Commun.* *8*, 14557.

- Rowles, A.D., and O'Dowd, D.J. (2009). New mutualism for old: indirect disruption and direct facilitation of seed dispersal following Argentine ant invasion. *Oecologia* 158, 709–716.
- Ruffino, L., and Vidal, E. (2012). Importance de la ressource griffe de sorcière *Carpobrotus* spp. pour les rats noirs *Rattus rattus* de l'île de Bagaud (Parc national de Port Cros, Var, France). *Sci Rep Port-Cros Natl Park* 26, 173–193.
- Ruxton, G.D., and Schaefer, H.M. (2012). The conservation physiology of seed dispersal. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 367, 1708–1718.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., et al. (2001). The population biology of invasive species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32, 305–332.
- Santana, F.D., Baccaro, F.B., and Costa, F.R.C. (2016). Busy nights: high seed dispersal by crickets in a Neotropical forest. *Am. Nat.* 188, E126–E133.
- Schlaepfer, M.A., Sax, D.F., and Olden, J.D. (2011). The potential conservation value of non-native species. *Conserv. Biol. J. Soc. Conserv. Biol.* 25, 428–437.
- Seastedt, T.R., Hobbs, R.J., and Suding, K.N. (2008). Management of novel ecosystems: are novel approaches required? *Front. Ecol. Environ.* 6, 547–553.
- Sebert, H. (1874). Notice sur les bois de la Nouvelle-Calédonie, suivi de considérations générales sur les propriétés mécaniques des bois et sur les procédés employés pour les mesurer. (Arthus Bertrand).
- Seebens, H., Blackburn, T.M., Dyer, E.E., Genovesi, P., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., Pagad, S., Pyšek, P., Winter, M., Arianoutsou, M., et al. (2017). No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nat. Commun.* 8, 14435.
- Seifert, B. (2002). The ant genus *Cardiocondyla* (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) - a taxonomic revision of the *C. elegans*, *C. bulgarica*, *C. batesii*, *C. nuda*, *C. shuckardi*, *C. stambuloffii*, *C. wroughtonii*, *C. emeryi*, and *C. minutior* species groups. *Ann. Naturhistorischen Mus. Wien Ser. B Für Bot. Zool.* 104, 203–338.
- Servigne, P., and Detrain, C. (2008). Ant-seed interactions: combined effects of ant and plant species on seed removal patterns. *Insectes Sociaux* 55, 220–230.
- Shattuck, S. (1999). *Australian ants* (CSIRO Publishing).
- Shattuck, S.O. (1993). Revision of the *Iridomyrmex calvus* species-group (Hymenoptera: Formicidae). *Invertebr. Taxon.* 7, 1303–1325.
- Sidhu, S., and Datta, A. (2015). Tracking seed fates of tropical tree species: evidence for seed caching in a tropical forest in North-East India. *PLOS ONE* 10, e0134658.
- Simberloff, D. (2011). How common are invasion-induced ecosystem impacts? *Biol. Invasions* 13, 1255–1268.
- Simberloff, D., and Holle, B.V. (1999). Positive Interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol. Invasions* 1, 21–32.

- Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., et al. (2013). Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends Ecol. Evol.* *28*, 58–66.
- Smith, J.M.B. (1989). An example of ant-assisted plant invasion. *Aust. J. Ecol.* *14*, 247–250.
- Smith, B.D., and Zeder, M.A. (2013). The onset of the Anthropocene. *Anthropocene* *4*, 8–13.
- Smith, B.H., Forman, P.D., and Boyd, A.E. (1989). Spatial patterns of seed dispersal and predation of two myrmecochorous forest herbs. *Ecology* *70*, 1649–1656.
- Steffen, W., Grinevald, J., Crutzen, P., and McNeill, J. (2011). The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Math. Phys. Eng. Sci.* *369*, 842–867.
- Stevenson, J., Dodson, J.R., and Prosser, I.P. (2001). A late Quaternary record of environmental change and human impact from New Caledonia. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* *168*, 97–123.
- Stuble, K.L., Kirkman, L.K., and Carroll, C.R. (2010). Are red imported fire ants facilitators of native seed dispersal? *Biol. Invasions* *12*, 1661–1669.
- Suprin, B. (2011a). Florilège des plantes en Nouvelle-Calédonie Tome 1 (Nouméa: Photosynthèse).
- Suprin, B. (2011b). Florilège des plantes en Nouvelle-Calédonie Tome 2 (Nouméa: Photosynthèse).
- Suprin, B. (2013). Mille et une plantes en Nouvelle-Calédonie (Nouméa: Photosynthèse).
- Takahashi, S., and Itino, T. (2012). Larger seeds are dispersed farther: the long-distance seed disperser ant *Aphaenogaster favelica* prefers larger seeds. *Sociobiology* *59*, 1401–1411.
- Tanaka, K., Ogata, K., Mukai, H., Yamawo, A., and Tokuda, M. (2015). Adaptive advantage of myrmecochory in the ant-dispersed herb *Lamium amplexicaule* (Lamiaceae): predation avoidance through the deterrence of post-dispersal seed predators. *PLOS ONE* *10*, e0133677.
- Tassin, J., Boissenin, M., and Barré, N. (2010). Can *Ptilinopus greyii* (Columbidae) disperse seeds in New Caledonia's dry forests? *Pac. Sci.* *64*, 527–532.
- Tershy, B.R., Shen, K.-W., Newton, K.M., Holmes, N.D., and Croll, D.A. (2015). The importance of islands for the protection of biological and linguistic diversity. *BioScience* *65*, 592–597.
- Thompson, J.N. (1981). Elaiosomes and fleshy fruits: phenology and selection pressures for ant-dispersed seeds. *Am. Nat.* *117*, 104–108.
- Thompson, R.M., Brose, U., Dunne, J.A., Hall Jr., R.O., Hladysz, S., Kitching, R.L., Martinez, N.D., Rantala, H., Romanuk, T.N., Stouffer, D.B., et al. (2012). Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* *27*, 689–697.

- Thomson, F.J., Moles, A.T., Auld, T.D., and Kingsford, R.T. (2011). Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *J. Ecol.* 99, 1299–1307.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D., and Swackhamer, D. (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* 292, 281–284.
- Torres, J.A. (1984). Niches and coexistence of ant communities in Puerto Rico: repeated patterns. *Biotropica* 16, 284–295.
- Traveset, A., and Richardson, D.M. (2006). Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends Ecol. Evol.* 21, 208–216.
- Traveset, A., and Richardson, D.M. (2014). Mutualistic interactions and biological invasions. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 45, 89–113.
- Traveset, A., Heleno, R., and Nogales, M. (2013). The ecology of seed dispersal In *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (CABI).
- Travis, B.V. (1941). Notes on the biology of the fire ant *Solenopsis geminata* (F.) in Florida and Georgia. *Fla. Entomol.* 24, 15–22.
- Turbelin, A.J., Malamud, B.D., and Francis, R.A. (2017). Mapping the global state of invasive alien species: patterns of invasion and policy responses. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 26, 78–92.
- Turner, S.R. (2013). Seed ecology of *Lepidosperma scabrum* (Cyperaceae), a dryland sedge from Western Australia with physiological seed dormancy. *Aust. J. Bot.* 61, 643–653.
- Turner, K.M., and Frederickson, M.E. (2013). Signals can trump rewards in attracting seed-dispersing ants. *PLOS ONE* 8, e71871.
- Underwood, E.C., and Fisher, B.L. (2006). The role of ants in conservation monitoring: If, when and how. *Biol. Conserv.* 132, 166–182.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A., Alcántara, J.M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M.B., García, D., Gómez, J.M., Jordano, P., et al. (2015). Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Funct. Ecol.* 29, 299–307.
- Vander Wall, S.B., Kuhn, K.M., and Beck, M.J. (2005). Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology* 86, 801–806.
- de Vega, C., Arista, M., Ortiz, P.L., Herrera, C.M., and Talavera, S. (2009). The ant-pollination system of *Cytinus hypocistis* (Cytinaceae), a Mediterranean root holoparasite. *Ann. Bot.* 103, 1065–1075.
- Vigni, I.L., and Melati, M.R. (1999). Examples of seed dispersal by entomochory. *Acta Bot. Gallica* 146, 145–156.
- Vilà, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarošík, V., Maron, J.L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y., and Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol. Lett.* 14, 702–708.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., and Melillo, J.M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277, 494–499.

- Vitule, J.R.S., Freire, C.A., Vazquez, D.P., Nuñez, M.A., and Simberloff, D. (2012). Revisiting the potential conservation value of non-native species. *Conserv. Biol.* *26*, 1153–1155.
- Vonshak, M., Dayan, T., and Hefetz, A. (2012). Interspecific displacement mechanisms by the invasive little fire ant *Wasmannia auropunctata*. *Biol. Invasions* *14*, 851–861.
- Vuillaume, B., Valette, V., Lepais, O., Grandjean, F., and Breuil, M. (2015). Genetic evidence of hybridization between the endangered native species iguana *delicatissima* and the invasive *Iguana iguana* (Reptilia, Iguanidae) in the lesser Antilles: management Implications. *PLOS ONE* *10*, e0127575.
- Wandrag, E.M., Dunham, A.E., Duncan, R.P., and Rogers, H.S. (2017). Seed dispersal increases local species richness and reduces spatial turnover of tropical tree seedlings. *PNAS* *114*, 10689–10694.
- Ward, P.S. (1981). Ecology and life history of the *Rhytidoponera impressa* group (Hymenoptera: Formicidae). I. Colony origin, seasonal cycles and reproduction. *Psyche (Stuttg.)* *88*, 109–126.
- Ward, P.S. (1984). A revision of the ant genus *Rhytidoponera* (Hymenoptera: Formicidae) in New Caledonia. *Aust. J. Zool.* *32*, 131–175.
- Warren, R.J., and Giladi, I. (2014). Ant-mediated seed dispersal: a few ant species (Hymenoptera: Formicidae) benefit many plants. *Myrmecol. News* *20*, 129–140.
- Wenny, D.G. (2000). Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a Neotropical montane tree. *Ecol. Monogr.* *70*, 331–351.
- Westoby, M., and Rice, B. (1981). A note on combining two methods of dispersal-for-distance. *Aust. J. Ecol.* *6*, 189–192.
- Westoby, M., Rice, B., and Howell, J. (1990). Seed size and plant growth form as factors in dispersal spectra. *Ecology* *71*, 1307–1315.
- Westoby, M., French, K., Hughes, L., Rice, B., and Rodgerson, L. (1991). Why do more plant species use ants for dispersal on infertile compared with fertile soils? *Aust. J. Ecol.* *16*, 445–455.
- Wetterer, J.K., and Porter, S.D. (2003). The little fire ant, *Wasmannia auropunctata*: distribution, impact and control. *Sociobiology* *41*, 1–41.
- White, S.R., Tannas, S., Bao, T., Bennett, J.A., Bork, E.W., and Cahill, J.F. (2013). Using structural equation modelling to test the passenger, driver and opportunist concepts in a *Poa pratensis* invasion. *Oikos* *122*, 377–384.
- Whitney, K.D. (2002). Dispersal for distance? *Acacia ligulata* seeds and meat ants *Iridomyrmex viridiaeneus*. *Austral Ecol.* *27*, 589–595.
- Williams, K.J., Ford, A., Rosauer, D.F., Silva, N.D., Mittermeier, R., Bruce, C., Larsen, F.W., and Margules, C. (2011). Forests of East Australia: The 35th biodiversity hotspot. In *Biodiversity hotspots*, F.E. Zachos, and J.C. Habel, eds. (Springer Berlin Heidelberg), pp. 295–310.
- Wilson, E.O. (1961). The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *Am. Nat.* *95*, 169–193.

- Wilson, E.O., and Hölldobler, B. (2005). The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* *102*, 7411–7414.
- Woodell, S.R.J. (1974). Anthill vegetation in a Norfolk saltmarsh. *Oecologia* *16*, 221–225.
- Worm, B., and Paine, R.T. (2016). Humans as a hyperkeystone species. *Trends Ecol. Evol.* *31*, 600–607.
- Wulff, A.S., Hollingsworth, P.M., Ahrends, A., Jaffré, T., Veillon, J.-M., L’Huillier, L., and Fogliani, B. (2013). Conservation priorities in a biodiversity hotspot: analysis of narrow endemic plant species in New Caledonia. *PLOS ONE* *8*, e73371.
- Wunderle Jr., J.M. (1997). The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *For. Ecol. Manag.* *99*, 223–235.
- Young, H.S., Parker, I.M., Gilbert, G.S., Sofia Guerra, A., and Nunn, C.L. (2017). Introduced species, disease ecology, and biodiversity–disease relationships. *Trends Ecol. Evol.* *32*, 41–54.
- Youngsteadt, E., Nojima, S., Häberlein, C., Schulz, S., and Schal, C. (2008). Seed odor mediates an obligate ant–plant mutualism in Amazonian rainforests. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *105*, 4571–4575.
- Zettler, J.A., Spira, T.P., and Allen, C.R. (2001). Ant-seed mutualisms: can red imported fire ants sour the relationship? *Biol. Conserv.* *101*, 249–253.
- Zongo, C. (2010). Données biologiques et physiologiques sur les semences de quelques espèces de milieux ultramafiques néo-calédoniens. Université de la Nouvelle-Calédonie.



**Annexe 1. Liste des espèces végétales néo-calédoniennes candidates à la myrmécochorie pour lesquelles la présence d'une structure type « élaïosome » a été confirmée.**

Le statut des espèces est donné par la lettre E pour les espèces endémiques ou A pour les espèces autochtones. Le type de formation végétale dans laquelle sont retrouvées les espèces comportent la forêt dense humide (F), la forêt sclérophylle (L), le maquis (M), la savane (S), la végétation halophile (G), la végétation de zone humide (R), les fourrés secondaires et la végétation rudérale (N). Le caractère du substrat ultramafique facultatif (UA) ou obligatoire (U) ou d'un autre type (NUM).

FAMILLE	TAXON	STATUT ESPECE	FORMATION VEGETALE	SUBSTRAT
ASPARAGACEAE	<i>Lomandra insularis</i>	E	M	U
CELASTRACEAE	<i>Denhamia fournieri</i> subsp. <i>drakeana</i>	E	FM	-
CELASTRACEAE	<i>Denhamia fournieri</i> subsp. <i>fournieri</i>	E	FLM	-
CELASTRACEAE	<i>Dicarpellum baillonianum</i>	E	F	NUM
CELASTRACEAE	<i>Dicarpellum pancheri</i>	E	F	UA
CELASTRACEAE	<i>Dicarpellum paucisepalum</i>	E	F	UA
CELASTRACEAE	<i>Dicarpellum pronyense</i>	E	F	U
CYPERACEAE	<i>Lepidosperma perteres</i>	E	MR	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia altigena</i>	E	M	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia baudouinii</i>	E	FM	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia lucens</i>	A	FMN	UA
DILLENiaceae	<i>Hibbertia pancheri</i>	E	FM	UA
DILLENiaceae	<i>Hibbertia podocarpifolia</i>	E	FM	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia trachyphylla</i>	E	M	U
DILLENiaceae	<i>Tetracera billardierei</i>	E	FLN	UA
ELAEOCARPACEAE	<i>Dubouzetia acuminata</i>	E	M	U
ELAEOCARPACEAE	<i>Dubouzetia campanulata</i>	E	M	U
ELAEOCARPACEAE	<i>Dubouzetia caudiculata</i>	E	M	U
ELAEOCARPACEAE	<i>Dubouzetia confusa</i>	E	M	U
ELAEOCARPACEAE	<i>Dubouzetia elegans</i>	E	FM	UA
ELAEOCARPACEAE	<i>Dubouzetia guillauminii</i>	E	M	U
EUPHORBIACEAE	<i>Baloghia alternifolia</i>	E	FM	U
EUPHORBIACEAE	<i>Baloghia anisomera</i>	E	F	U
EUPHORBIACEAE	<i>Baloghia balansae</i>	E	F	NUM
EUPHORBIACEAE	<i>Baloghia brongniartii</i>	E	M	U
EUPHORBIACEAE	<i>Baloghia buchholzii</i>	E	FM	U
EUPHORBIACEAE	<i>Baloghia bureavii</i>	E	F	U
EUPHORBIACEAE	<i>Baloghia deplanchei</i>	E	MR	U
EUPHORBIACEAE	<i>Baloghia drimiflora</i>	E	M	U
EUPHORBIACEAE	<i>Baloghia inophylla</i>	A	FLM	UA
EUPHORBIACEAE	<i>Baloghia montana</i>	E	F	NUM
EUPHORBIACEAE	<i>Baloghia neocaledonica</i>	E	M	U

EUPHORBIACEAE	<i>Baloghia pininsularis</i>	E	F	U
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia tannensis</i> subsp.	A	MG	-
EUPHORBIACEAE	<i>Macaranga alchorneoides</i>	E	F	U
EUPHORBIACEAE	<i>Neoguillauminia cleopatra</i>	E	FM	U
FABACEAE	<i>Acacia simplex</i>	A	G	NUM
FABACEAE	<i>Acacia spirorbis</i>	A	LMN	UA
FABACEAE	<i>Indigofera australis</i>	A	LN	NUM
MALVACEAE	<i>Commersonia bartramia</i>	A	N	NUM
MELIACEAE	<i>Dysoxylum bijugum</i>	A	FLM	UA
MELIACEAE	<i>Dysoxylum canalense</i>	E	FM	U
MELIACEAE	<i>Dysoxylum kouiriense</i>	E	F	NUM
MELIACEAE	<i>Dysoxylum macranthum</i>	E	F	NUM
MELIACEAE	<i>Dysoxylum macrostachyum</i>	E	F	U
MELIACEAE	<i>Dysoxylum minutiflorum</i>	E	FM	U
MELIACEAE	<i>Dysoxylum pachypodum</i>	E	F	NUM
MELIACEAE	<i>Dysoxylum roseum</i>	E	F	UA
MELIACEAE	<i>Dysoxylum rufescens</i> subsp.	E	M	-
PICRODENDRACEAE	<i>Austrobuxus alticola</i>	E	F	NUM
PICRODENDRACEAE	<i>Austrobuxus brevipes</i>	E	FM	U
PICRODENDRACEAE	<i>Austrobuxus carunculatus</i>	E	FM	UA
PICRODENDRACEAE	<i>Austrobuxus clusiaceus</i>	E	FM	U
PICRODENDRACEAE	<i>Austrobuxus cuneatus</i>	A	FM	U
PICRODENDRACEAE	<i>Austrobuxus ellipticus</i>	E	M	U
PICRODENDRACEAE	<i>Austrobuxus montisdo</i>	E	F	U
PICRODENDRACEAE	<i>Austrobuxus rubiginosus</i>	E	FM	U
PICRODENDRACEAE	<i>Longetia buxoides</i>	E	M	U
PICRODENDRACEAE	<i>Scagea depauperata</i>	E	FM	U
RHIZOPHORACEAE	<i>Crossostylis grandiflora</i>	E	F	UA
RHIZOPHORACEAE	<i>Crossostylis multiflora</i>	E	F	NUM
RHIZOPHORACEAE	<i>Crossostylis seberti</i>	E	FR	U
RUTACEAE	<i>Geijera balansae</i>	E	FL	UA
RUTACEAE	<i>Medicosma leratii</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Medicosma subsessilis</i>	E	F	U
RUTACEAE	<i>Medicosma verticillata</i>	E	FM	U
SALICACEAE	<i>Casearia puberula</i>	E	F	U
SALICACEAE	<i>Casearia silvana</i>	E	FLM	UA
SALICACEAE	<i>Xylosma confusum</i>	E	F	U
SAPINDACEAE	<i>Arytera arcuata</i>	E	FL	NUM
SAPINDACEAE	<i>Arytera chartacea</i>	E	FL	NUM
SAPINDACEAE	<i>Arytera lepidota</i>	E	FLM	U
SAPINDACEAE	<i>Arytera neoebudensis</i>	A	FL	NUM
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis apiocarpa</i>	E	F	UA
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis fruticosa</i>	E	F	UA
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis globosa</i>	E	L	NUM
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis glomeriflora</i>	E	FLM	UA
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis grandiflora</i>	E	FM	U
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis inoplaea</i>	E	FM	UA
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis mackeeana</i>	E	F	NUM

SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis macrocarpa</i> var.	E	F	-
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis macrocarpa</i> var.	E	F	-
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis megalocarpa</i>	E	F	U
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis myrmoctona</i>	E	FM	UA
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis oedipoda</i>	E	FM	UA
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis pennelii</i>	E	FL	NUM
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis petiolulata</i>	E	F	NUM
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis phalacrocarpa</i>	E	F	NUM
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis squamosa</i>	E	FM	U
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis sylvatica</i>	E	F	UA
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis tontoutensis</i>	E	M	U
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis trigonocarpa</i>	E	FL	UA
SAPINDACEAE	<i>Elattostachys apetala</i>	A	FL	UA
SAPINDACEAE	<i>Elattostachys incisa</i>	E	FL	NUM
SAPINDACEAE	<i>Gongrodiscus bilocularis</i>	E	F	UA
SAPINDACEAE	<i>Guioa crenata</i>	E	FM	UA
SAPINDACEAE	<i>Guioa crenulata</i>	E	F	UA
SAPINDACEAE	<i>Guioa glauca</i> var. <i>glauca</i>	E	FM	-
SAPINDACEAE	<i>Guioa glauca</i> var. <i>vulgaris</i>	E	FM	-
SAPINDACEAE	<i>Guioa gracilis</i>	E	FL	UA
SAPINDACEAE	<i>Guioa microsepala</i>	E	F	UA
SAPINDACEAE	<i>Guioa ovalis</i>	A	FM	UA
SAPINDACEAE	<i>Guioa villosa</i>	E	FMN	UA
SAPINDACEAE	<i>Podonephelium homei</i>	E	FLM	NUM
SAPINDACEAE	<i>Podonephelium pachycaule</i>	E	F	NUM
SAPINDACEAE	<i>Storthocalyx leioneurus</i>	E	F	U
SAPINDACEAE	<i>Storthocalyx pancheri</i>	E	FM	U
THYMELAEACEAE	<i>Lethedon cernua</i>	E	F	U
THYMELAEACEAE	<i>Lethedon leratii</i>	E	M	U
THYMELAEACEAE	<i>Lethedon oblonga</i>	E	FM	U
THYMELAEACEAE	<i>Lethedon rhizophoraefolia</i>	E	F	NUM
THYMELAEACEAE	<i>Lethedon salicifolia</i>	E	FL	NUM
VIOLACEAE	<i>Hybanthus caledonicus</i>	E	FLM	UA

**Annexe 2. Liste des espèces végétales néo-calédoniennes candidates à la myrmécochorie pour lesquelles la présence d'une structure type « élaïosome » est fortement probable du fait d'informations partielles.**

Le statut des espèces est donné par la lettre E pour les espèces endémiques ou A pour les espèces autochtones. Le type de formation végétale dans laquelle sont retrouvées les espèces comportent la forêt dense humide (F), la forêt sclérophylle (L), le maquis (M), la savane (S), la végétation halophile (G), la végétation de zone humide (R), les fourrés secondaires et la végétation rudérale (N). Le caractère du substrat ultramafique facultatif (UA) ou obligatoire (U) ou d'un autre type (NUM).

FAMILLE	TAXON	STATUT ESPECE	FORMATION VEGETALE	SUBSTRAT
PICRODENDRACEAE	<i>Austrobuxus cracens</i>	E	F	NUM
PICRODENDRACEAE	<i>Austrobuxus mandjelicus</i>	E	F	NUM
PIPERACEAE	<i>Peperomia baueriana</i>	A	F	NUM
PIPERACEAE	<i>Peperomia blanda</i> var. <i>floribunda</i>	A	R	-
PIPERACEAE	<i>Peperomia caledonica</i>	E	F	UA
PIPERACEAE	<i>Peperomia insularum</i>	A	FM	U
PIPERACEAE	<i>Peperomia kanalensis</i>	E	F	NUM
PIPERACEAE	<i>Peperomia lifuana</i>	E	F	NUM
PIPERACEAE	<i>Peperomia sarasinii</i>	E	L	U
PIPERACEAE	<i>Peperomia subpallescens</i>	E	F	NUM
PIPERACEAE	<i>Peperomia tetraphylla</i>	A	F	U
PIPERACEAE	<i>Peperomia urvilleana</i>	A	F	NUM
RUTACEAE	<i>Boronia hartleyi</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Boronia koniambiensis</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Boronia pancheri</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Boronia parvifolia</i>	E	FM	U
RUTACEAE	<i>Euodia tietaensis</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Medicosma emarginata</i>	E	FM	U
RUTACEAE	<i>Myrtopsis calophylla</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Myrtopsis corymbosa</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Myrtopsis deplanchei</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Myrtopsis macrocarpa</i>	E	M	U

RUTACEAE	<i>Myrtopsis myrtoidea</i>	E	M	UA
RUTACEAE	<i>Myrtopsis novaecaledoniae</i>	E	M	UA
RUTACEAE	<i>Neoschmidia calycina</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Neoschmidia pallida</i>	E	FM	U
RUTACEAE	<i>Zieria chevalieri</i>	E	M	U
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis chytradenia</i>	E	F	UA
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis glabra</i>	E	M	U
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis grisea</i>	E	FL	NUM
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis mouana</i>	E	F	UA
SAPINDACEAE	<i>Guioa pectinata</i>	E	FMN	UA
THYMELAEACEAE	<i>Lethedon calleana</i>	E	F	U
THYMELAEACEAE	<i>Lethedon calophylla</i>	E	F	U
THYMELAEACEAE	<i>Lethedon ciliaris</i>	E	F	NUM
THYMELAEACEAE	<i>Lethedon comptonii</i>	E	F	NUM
THYMELAEACEAE	<i>Lethedon cordatoretusa</i>	E	M	U
THYMELAEACEAE	<i>Lethedon thornei</i>	E	M	U
VIOLACEAE	<i>Hybanthus austrocaledonicus</i>	E	F	U
VIOLACEAE	<i>Hybanthus micranthus</i>	E	F	NUM

**Annexe 3. Liste des espèces végétales néo-calédoniennes dont le genre est connu ailleurs dans le monde pour produire des espèces myrmécochores mais dont la présence d'une structure type « élaïosome » n'a pas pu être vérifiée.**

Le statut des espèces est donné par la lettre E pour les espèces endémiques ou A pour les espèces autochtones. Le type de formation végétale dans laquelle sont retrouvées les espèces comportent la forêt dense humide (F), la forêt sclérophylle (L), le maquis (M), la savane (S), la végétation halophile (G), la végétation de zone humide (R), les fourrés secondaires et la végétation rudérale (N). Le caractère du substrat ultramafique facultatif (UA) ou obligatoire (U) ou d'un autre type (NUM).

FAMILLE	TAXON	STATUT ESPECE	FORMATION VEGETALE (FLORICAL 2016)	SUBSTRAT
APOCYNACEAE	<i>Dischidia nummularia</i>	A	F	NUM
APOCYNACEAE	<i>Hoya limoniaca</i>	E	F	NUM
APOCYNACEAE	<i>Hoya nicholsoniae</i>	A	FL	NUM
ASPARAGACEAE	<i>Arthropodium neocaledonicum</i>	E	FM	UA
ASTERACEAE	<i>Wedelia uniflora f. latifolia</i>	E	N	NUM
ASTERACEAE	<i>Wedelia uniflora f. villosa</i>	E	N	NUM
ASTERACEAE	<i>Wollastonia biflora</i>	E	GN	NUM
CLEOMACEAE	<i>Gynandropsis pentaphylla</i>	A	N	NUM
CYPERACEAE	<i>Carex appressa</i>	A	FN	NUM
CYPERACEAE	<i>Carex brunnea</i>	A	FL	UA
CYPERACEAE	<i>Carex dawsonii</i>	E	-	NUM
CYPERACEAE	<i>Carex indica var. indica</i>	A	FL	-
CYPERACEAE	<i>Carex inversonervosa</i>	E	F	NUM
CYPERACEAE	<i>Carex maculata var. maculata</i>	A	F	-
CYPERACEAE	<i>Carex uncinata</i>	A	F	UA
CYPERACEAE	<i>Lepidosperma pauperum</i>	A	FM	U

CYPERACEAE	<i>Lepidosperma perplanum</i>	E	M	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia bouletii</i>	E	MR	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia comptonii</i>	E	F	NUM
DILLENiaceae	<i>Hibbertia deplancheana</i>	E	M	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia ebracteata</i>	E	M	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia emarginata</i>	E	FM	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia favieri</i>	E	MR	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia heterotricha</i>	E	M	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia lanceolata</i>	E	M	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia margaretae</i>	E	M	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia moratii</i>	E	FM	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia nana</i>	E	M	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia patula</i>	E	F	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia pulchella</i>	E	MR	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia rubescens</i>	E	M	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia tontoutensis</i>	E	M	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia vieillardii</i>	E	M	U
DILLENiaceae	<i>Hibbertia wagapii</i>	E	M	U
DIOSCOREACEAE	<i>Dioscorea bulbifera</i>	A	N	NUM
ERICACEAE	<i>Styphelia macrocarpa</i> var. <i>breviloba</i>	E	FM	-
ERICACEAE	<i>Styphelia macrocarpa</i> var. <i>macrocarpa</i>	E	FM	-
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha balansae</i>	E	F	NUM
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha pulchrespicata</i>	E	F	NUM
EUPHORBIACEAE	<i>Baloghia pulchella</i>	E	M	U
EUPHORBIACEAE	<i>Croton cordatulus</i>	E	FM	U
EUPHORBIACEAE	<i>Croton insularis</i>	A	FLM	UA
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia atoto</i>	A	N	NUM
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia obliqua</i>	A	G	NUM
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia pancheri</i>	A	G	NUM
EUPHORBIACEAE	<i>Macaranga coriacea</i>	E	FM	UA
EUPHORBIACEAE	<i>Macaranga corymbosa</i>	E	F	UA
EUPHORBIACEAE	<i>Macaranga tanarius</i>	A	G	NUM
EUPHORBIACEAE	<i>Macaranga vedeliana</i>	E	FG	UA

EUPHORBIACEAE	<i>Macaranga vieillardii</i>	E	FM	U
GOODENIACEAE	<i>Scaevola barrierei</i>	E	M	U
HYPOXIDACEAE	<i>Curculigo orchioides</i>	A	SN	NUM
IRIDACEAE	<i>Patersonia neocaledonica</i>	A	M	U
MALVACEAE	<i>Maxwellia lepidota</i>	E	FLM	UA
MELIACEAE	<i>Dysoxylum rufescens</i> subsp. <i>dzumacense</i>	E	FL	-
POACEAE	<i>Eriochloa procera</i>	A	N	NUM
POLYGALACEAE	<i>Balgoya pacifica</i>	E	F	UA
PRIMULACEAE	<i>Lysimachia arvensis</i>	A	-	NUM
PRIMULACEAE	<i>Lysimachia decurrens</i>	A	N	NUM
PRIMULACEAE	<i>Lysimachia mauritiana</i>	A	G	NUM
PRIMULACEAE	<i>Maesa jaffrei</i>	E	F	U
PRIMULACEAE	<i>Maesa novocaledonica</i>	E	FLN	UA
PRIMULACEAE	<i>Myrsine asymmetrica</i> subsp. <i>magnifolia</i>	E	-	-
PRIMULACEAE	<i>Myrsine asymmetrica</i> subsp. <i>paniensis</i>	E	F	-
PRIMULACEAE	<i>Myrsine asymmetrica</i> subsp. <i>parvifolia</i>	E	M	-
PRIMULACEAE	<i>Myrsine modesta</i> subsp. <i>modesta</i>	A	F	-
PRIMULACEAE	<i>Myrsine modesta</i> subsp. <i>tiebaghiensis</i>	E	M	-
PRIMULACEAE	<i>Myrsine nigricans</i> subsp. <i>ouinensis</i>	E	F	-
PRIMULACEAE	<i>Myrsine novocaledonica</i> subsp. <i>balabioensis</i>	E	FL	-
PRIMULACEAE	<i>Myrsine novocaledonica</i> subsp. <i>kaalaensis</i>	E	M	-
PRIMULACEAE	<i>Myrsine novocaledonica</i> subsp. <i>mueoensis</i>	E	M	-
PRIMULACEAE	<i>Myrsine novocaledonica</i> subsp. <i>novocaledonica</i>	E	L	-
PRIMULACEAE	<i>Myrsine novocaledonica</i>	E	M	-



	<i>subsp. piroguensis</i>			
PRIMULACEAE	<i>Myrsine oblanceolata</i> <i>subsp. oblanceolata</i>	E	F	-
PRIMULACEAE	<i>Myrsine parvicarpa</i> <i>subsp. pachyphylla</i>	E	FM	-
PRIMULACEAE	<i>Myrsine parvicarpa</i> <i>subsp. parvicarpa</i>	E	F	-
PRIMULACEAE	<i>Myrsine verrucosa</i> <i>subsp. verrucosa</i>	E	FM	-
PRIMULACEAE	<i>Samolus repens</i> var. <i>stricta</i>	A	G	-
PRIMULACEAE	<i>Tapeinosperma</i> <i>golonense</i>	E	F	NUM
RUTACEAE	<i>Comptonella baudouinii</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Comptonella fruticosa</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Comptonella lactea</i> var. <i>lactea</i>	E	F	-
RUTACEAE	<i>Comptonella lactea</i> var. <i>poissonii</i>	E	F	-
RUTACEAE	<i>Geijera cauliflora</i>	E	LM	UA
RUTACEAE	<i>Geijera salicifolia</i>	A	F	NUM
RUTACEAE	<i>Medicosma articulata</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Medicosma congesta</i>	E	F	U
RUTACEAE	<i>Medicosma diversifolia</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Medicosma exigua</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Medicosma gracilis</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Medicosma latifolia</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Medicosma obliqua</i>	E	F	U
RUTACEAE	<i>Medicosma parvifolia</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Medicosma petiolaris</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Medicosma suberosa</i>	E	F	U
RUTACEAE	<i>Medicosma tahafeana</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Myrtopsis</i> <i>pomaderridifolia</i>	E	M	U
RUTACEAE	<i>Myrtopsis sellingii</i>	E	M	U
SALICACEAE	<i>Casearia coriifolia</i>	E	F	UA

SALICACEAE	<i>Casearia deplanchei</i>	E	LM	UA
SALICACEAE	<i>Casearia kaalaensis</i>	E	M	U
SALICACEAE	<i>Casearia lifuana</i>	E	F	NUM
SALICACEAE	<i>Xylosma bernardianum</i>	E	F	NUM
SALICACEAE	<i>Xylosma boulindae</i>	E	F	U
SALICACEAE	<i>Xylosma capillipes</i>	E	M	U
SALICACEAE	<i>Xylosma dothioense</i>	E	F	UA
SALICACEAE	<i>Xylosma gigantifolium</i>	E	F	NUM
SALICACEAE	<i>Xylosma grossecrenatum</i>	E	L	NUM
SALICACEAE	<i>Xylosma inaequinervium</i>	E	F	U
SALICACEAE	<i>Xylosma kaalense</i>	E	M	U
SALICACEAE	<i>Xylosma lancifolium</i>	E	F	NUM
SALICACEAE	<i>Xylosma lifuanum</i>	E	FG	NUM
SALICACEAE	<i>Xylosma molestum</i>	E	M	U
SALICACEAE	<i>Xylosma orbiculata</i>	A	F	NUM
SALICACEAE	<i>Xylosma pancheri</i>	E	LM	UA
SALICACEAE	<i>Xylosma peltatum</i>	E	F	U
SALICACEAE	<i>Xylosma pininsulare</i>	E	FM	U
SALICACEAE	<i>Xylosma serpentinum</i>	E	M	U
SALICACEAE	<i>Xylosma tuberculatum</i>	E	F	U
SALICACEAE	<i>Xylosma vincentii</i>	E	F	UA
SAPINDACEAE	<i>Arytera collina</i>	E	L	NUM
SAPINDACEAE	<i>Arytera gracilipes</i>	E	F	U
SAPINDACEAE	<i>Arytera nekorensis</i>	E	L	NUM
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis crassivalvis</i>	E	F	NUM
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis rosea</i>	E	F	NUM
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis rotundifolia</i>	E	M	U
SAPINDACEAE	<i>Cupaniopsis subfalcata</i>	E	M	U
SAPINDACEAE	<i>Dodonaea viscosa</i> subsp. <i>viscosa</i>	A	LMN	-
SAPINDACEAE	<i>Elattostachys dzumacensis</i>	E	F	U
SAPINDACEAE	<i>Gongrodiscus parvifolius</i>	E	M	U
SAPINDACEAE	<i>Gongrodiscus</i>	E	F	UA

	<i>sufferrugineus</i>			
SAPINDACEAE	<i>Guioa fusca</i>	E	F	U
SAPINDACEAE	<i>Podonephelium concolor</i>	E	F	NUM
SAPINDACEAE	<i>Podonephelium cristagalli</i>	E	L	NUM
SAPINDACEAE	<i>Podonephelium davidsonii</i>	E	L	NUM
SAPINDACEAE	<i>Podonephelium gongrocarpum</i>	E	F	U
SAPINDACEAE	<i>Podonephelium parvifolium</i>	E	L	NUM
SAPINDACEAE	<i>Podonephelium plicatum</i>	E	M	U
SAPINDACEAE	<i>Podonephelium subaequilaterum</i>	E	L	NUM
SAPINDACEAE	<i>Storthocalyx corymbosus</i>	E	F	NUM
SAPINDACEAE	<i>Storthocalyx sordidus</i>	E	F	U
THYMELAEACEAE	<i>Lethedon balansae</i>	E	F	UA
THYMELAEACEAE	<i>Lethedon microphylla</i>	E	M	U
THYMELAEACEAE	<i>Lethedon sphaerocarpa</i>	E	FM	NUM
VIOLACEAE	<i>Agatea lecointei</i>	E	M	U
VIOLACEAE	<i>Agatea longipedicellata</i>	E	M	U
VIOLACEAE	<i>Agatea pancheri</i>	E	M	UA
VIOLACEAE	<i>Agatea rufotomentosa</i>	E	F	U
VIOLACEAE	<i>Agatea schlechteri</i>	E	F	UA

**Annexe 4. Liste des espèces végétales introduites en Nouvelle-Calédonie dont le genre est connu ailleurs dans le monde pour produire des espèces myrmécochores.**

La présence d'une structure type « élaïosome » n'a été vérifiée que pour les espèces principales à risque. Seules deux d'entre elles, *Jatropha gossypifolia* et *Ricinus communis* possèdent un élaïosome (lignes en jaune), les autres ont été supprimées de la liste (*Acacia farnesiana*, *Acacia nilotica*, *Grevillea robusta* et *Turnera ulmifolia*).

FAMILLE	GENRE	ESPECE
APOCYNACEAE	<i>Dischidia</i>	<i>imbricata</i>
APOCYNACEAE	<i>Dischidia</i>	<i>oiantha</i>
APOCYNACEAE	<i>Dischidia</i>	<i>pectenoides</i>
APOCYNACEAE	<i>Dischidia</i>	<i>rafflesiana</i>
APOCYNACEAE	<i>Dischidia</i>	<i>russifolia</i>
APOCYNACEAE	<i>Hoya</i>	<i>australis</i>
APOCYNACEAE	<i>Hoya</i>	<i>kerrii</i>
APOCYNACEAE	<i>Hoya</i>	sp.
ARACEAE	<i>Anthurium</i>	<i>andraeanum</i>
ARACEAE	<i>Anthurium</i>	<i>crystallinum</i>
ARACEAE	<i>Philodendron</i>	<i>bipinnatifidum</i>
ARACEAE	<i>Philodendron</i>	<i>erubescens</i>
ARACEAE	<i>Philodendron</i>	<i>panduriforme</i>
ARACEAE	<i>Philodendron</i>	'red
ARACEAE	<i>Philodendron</i>	<i>sagittifolium</i>
ARACEAE	<i>Philodendron</i>	<i>xanadu</i>
ASTERACEAE	<i>Centaurea</i>	<i>cyanus</i>
ASTERACEAE	<i>Centaurea</i>	<i>melitensis</i>
ASTERACEAE	<i>Centaurea</i>	<i>napifolia</i>
ASTERACEAE	<i>Cirsium</i>	<i>vulgare</i>
ASTERACEAE	<i>Euryops</i>	<i>virgineus</i>
ASTERACEAE	<i>Osteospermum</i>	<i>ecklonis</i>
ASTERACEAE	<i>Wedelia</i>	<i>trilobata</i>
BORAGINACEAE	<i>Borago</i>	<i>officinallis</i>
BORAGINACEAE	<i>Omphalodes</i>	<i>verna</i>
BROMELIACEAE	<i>Aechmea</i>	<i>gamosepala</i>
CAPPARIDACEAE	<i>Cleome</i>	<i>gynandra</i>
CAPPARIDACEAE	<i>Cleome</i>	<i>spinosa</i>
CAPPARIDACEAE	<i>Cleome</i>	<i>viscosa</i>
CARICACEAE	<i>Carica</i>	<i>papaya</i>

COLCHICACEAE	<i>Gloriosa</i>	<i>superba</i>
DILLENiaceae	<i>Hibbertia</i>	<i>scandens</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha</i>	<i>amentacea</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha</i>	<i>caturus</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha</i>	<i>godseffiana</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha</i>	<i>hispida</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha</i>	<i>wilkesiana</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha</i>	<i>wilkesiana</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha</i>	<i>wilkesiana</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha</i>	<i>wilkesiana</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Breynia</i>	<i>disticha</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>ammak</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>canariensis</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>coerulans</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>cooperi</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>cyathophora</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>fulgens</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>grandicornis</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>helioscopia</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>heterophylla</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>hirta</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>hypericifolia</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>inermis</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>ingens</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>lactea</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>leucocephala</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>lophogona</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>mili</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>peplus</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>plumerioides</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>prostrata</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>pulcherrima</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>punicea</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>serpens</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>tirucalli</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>tithymaloides</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>trigona</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia</i>	<i>umbellata</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Jatropha</i>	<i>curcas</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Jatropha</i>	<i>gossypiifolia</i>

EUPHORBIACEAE	<i>Jatropha</i>	<i>hastata</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Jatropha</i>	<i>integerrima</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Jatropha</i>	<i>multifida</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Jatropha</i>	<i>podagrica</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Pedilanthus</i>	<i>tithymaloides</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Ricinus</i>	<i>communis</i>
EUPHORBIACEAE	<i>Synadenium</i>	<i>grantii</i>
FABACEAE	<i>Cytisus</i>	<i>racemosus</i>
FABACEAE	<i>Indigofera</i>	<i>suffruticosa</i>
HYPOXIDACEAE	<i>Curculigo</i>	<i>capitulata</i>
HYPOXIDACEAE	<i>Curculigo</i>	<i>orchioides</i>
IRIDACEAE	<i>Iris</i>	<i>domestica</i>
IRIDACEAE	<i>Iris</i>	-
LAMIACEAE	<i>Ajuga</i>	-
LAMIACEAE	<i>Rosmarinus</i>	<i>officinalis</i>
LAMIACEAE	<i>Teucrium</i>	<i>canadense</i>
LAMIACEAE	<i>Teucrium</i>	<i>inflatum</i>
LAMIACEAE	<i>Teucrium</i>	<i>vesicarium</i>
MALVACEAE	<i>Gossypium</i>	<i>arboreum</i>
MALVACEAE	<i>Gossypium</i>	<i>barbadense</i>
MALVACEAE	<i>Gossypium</i>	<i>herbaceum</i>
MALVACEAE	<i>Gossypium</i>	<i>hirsutum</i>
MALVACEAE	<i>Gossypium</i>	-
MALVACEAE	<i>Gossypium</i>	<i>purpurascens</i>
MALVACEAE	<i>Gossypium</i>	<i>taitense</i>
MARANTACEAE	<i>Calathea</i>	<i>crocata</i>
MARANTACEAE	<i>Calathea</i>	<i>lietzei</i>
MARANTACEAE	<i>Calathea</i>	<i>zebrina</i>
MIMOSACEAE	<i>Acacia</i>	<i>albida</i>
MIMOSACEAE	<i>Acacia</i>	<i>concinna</i>
MIMOSACEAE	<i>Acacia</i>	<i>cornigera</i>
MIMOSACEAE	<i>Acacia</i>	<i>decurrens</i>
MIMOSACEAE	<i>Acacia</i>	<i>flavescens</i>
MIMOSACEAE	<i>Acacia</i>	<i>glauca</i>
MIMOSACEAE	<i>Acacia</i>	<i>mangium</i>
MIMOSACEAE	<i>Acacia</i>	<i>melanoxylon</i>
MIMOSACEAE	<i>Acacia</i>	<i>multiceps</i>
MIMOSACEAE	<i>Acacia</i>	<i>podalyriifolia</i>
MIMOSACEAE	<i>Acacia</i>	<i>retinodes</i>
PIPERACEAE	<i>Peperomia</i>	<i>obtusifolia</i>

POLYGALACEAE	<i>Polygala</i>	<i>paniculata</i>
PROTEACEAE	<i>Grevillea</i>	<i>baileyana</i>
PROTEACEAE	<i>Grevillea</i>	<i>banksii</i>
PROTEACEAE	<i>Grevillea</i>	<i>lanigera</i>
PROTEACEAE	<i>Grevillea</i>	<i>ned</i>
PROTEACEAE	<i>Grevillea</i>	<i>splendour</i>
PROTEACEAE	<i>Grevillea</i>	<i>winpara</i>
RANUNCULACEAE	<i>Delphinium</i>	<i>orientale</i>
RESEDACEAE	<i>Reseda</i>	<i>odorata</i>
SAPINDACEAE	<i>Cardiospermum</i>	<i>halicacabum</i>
SOLANACEAE	<i>Datura</i>	<i>cornigera</i>
SOLANACEAE	<i>Datura</i>	<i>ferox</i>
SOLANACEAE	<i>Datura</i>	<i>inoxia</i>
SOLANACEAE	<i>Datura</i>	<i>metel</i>
SOLANACEAE	<i>Datura</i>	<i>stramonium</i>
SOLANACEAE	<i>Datura</i>	<i>suaveolens</i>
UMBELLIFERAE	<i>Actinotus</i>	<i>minor</i>
URTICACEAE	<i>Parietaria</i>	<i>officinalis</i>
VIOLACEAE	<i>Viola</i>	<i>hederacea</i>
VIOLACEAE	<i>Viola</i>	<i>odorata</i>
VIOLACEAE	<i>Viola</i>	<i>patrinii</i>
VIOLACEAE	<i>Viola</i>	<i>tricolor</i>
ZINGIBERACEAE	<i>Cheilocostus</i>	<i>speciosus</i>
ZINGIBERACEAE	<i>Costus</i>	<i>speciosus</i>
ZINGIBERACEAE	<i>Tapeinochilos</i>	<i>ananassae</i>

## Annexe 5. Fourmis candidates à la dispersion des graines en Nouvelle-Calédonie.

Le statut des espèces est donné par la lettre E pour les espèces endémiques, N pour les espèces natives, I pour les espèces introduites, et ? indique que le statut est incertain.

Sous-famille	Taxon	Statut
Dolichoderinae	<i>Anonychomyrma sp.</i>	E
Dolichoderinae	<i>Dolichoderus tricolor</i>	E
Dolichoderinae	<i>Iridomyrmex anceps</i>	N
Dolichoderinae	<i>Iridomyrmex calvus</i>	N
Dolichoderinae	<i>Iridomyrmex neocaledonica</i>	E
Dolichoderinae	<i>Iridomyrmex obsidianus</i>	E
Dolichoderinae	<i>Iridomyrmex rufoniger</i>	I
Dolichoderinae	<i>Leptomyrmex geniculatus</i>	E
Dolichoderinae	<i>Leptomyrmex nigriceps</i>	E
Dolichoderinae	<i>Leptomyrmex pallens</i>	E
Dolichoderinae	<i>Tapinoma cf minutum</i>	N
Dolichoderinae	<i>Tapinoma melanocephalum</i>	I
Dolichoderinae	<i>Technomyrmex albipes</i>	I
Dolichoderinae	<i>Technomyrmex vitiensis</i>	N ?
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera</i>	E
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera aquila</i>	E
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera arborea</i>	E
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera atropurpurea</i>	E
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera depilis</i>	E
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera fulgens</i>	E
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera insularis</i>	E
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera koumensis</i>	E
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera litoralis</i>	E
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera luteipes</i>	E
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera mimica</i>	E
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera nitidiventris</i>	E
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera numeensis</i>	E
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera opaciventris</i>	E
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera pulchella</i>	E
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera terrestris</i>	E
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera versicolor</i>	E
Ectatomminae	<i>Rhytidoponera wilsoni</i>	E
Formicinae	<i>Anoplolepis gracilipes</i>	I
Formicinae	<i>Brachymyrmex cf heeri</i>	I
Formicinae	<i>Brachymyrmex cf obscurior</i>	I
Formicinae	<i>Camponotus camelus</i>	E
Formicinae	<i>Camponotus chloroticus</i>	N
Formicinae	<i>Camponotus gambeyi</i>	E
Formicinae	<i>Camponotus gambeyi marthae</i>	E
Formicinae	<i>Camponotus hoplites</i>	E



Formicinae	<i>Camponotus irritans</i>	E
Formicinae	<i>Camponotus novaehollandiae</i>	N
Formicinae	<i>Camponotus pulchellus</i>	E
Formicinae	<i>Camponotus rufifrons leucopus</i>	N
Formicinae	<i>Camponotus sommeri</i>	E
Formicinae	<i>Nylanderia bourbonica</i>	I
Formicinae	<i>Nylanderia minutula</i>	I ?
Formicinae	<i>Nylanderia obscura</i>	N ?
Formicinae	<i>Nylanderia vaga</i>	I
Formicinae	<i>Paraparatrechina caledonica</i>	E
Formicinae	<i>Paraparatrechina foreli</i>	E
Formicinae	<i>Paraparatrechina foreli</i>	E
Formicinae	<i>Paratrechina longicornis</i>	I
Formicinae	<i>Plagiolepis alluaudi</i>	I
Formicinae	<i>Polyrhachis carinata</i>	E ?
Formicinae	<i>Polyrhachis guerini</i>	E
Formicinae	<i>Polyrhachis nigra</i>	E ?
Myrmicinae	<i>Aphaenogaster sp. unknown</i>	E ?
Myrmicinae	<i>Cardiocondyla emeryi</i>	I
Myrmicinae	<i>Cardiocondyla minutior</i>	I
Myrmicinae	<i>Cardiocondyla obscurior</i>	I
Myrmicinae	<i>Crematogaster sp. undescribed</i>	E ?
Myrmicinae	<i>Meranoplus leveillei</i>	E
Myrmicinae	<i>Monomorium aper dubia</i>	E
Myrmicinae	<i>Monomorium forcipatum</i>	E
Myrmicinae	<i>Monomorium aper</i>	E
Myrmicinae	<i>Monomorium croceiventre</i>	E
Myrmicinae	<i>Monomorium destructor</i>	I
Myrmicinae	<i>Monomorium floricola</i>	I
Myrmicinae	<i>Monomorium liliuokalanii</i>	I
Myrmicinae	<i>Monomorium longipes</i>	E
Myrmicinae	<i>Monomorium melleum</i>	E
Myrmicinae	<i>Monomorium pharaonis</i>	I
Myrmicinae	<i>Monomorium tricolor</i>	E
Myrmicinae	<i>Pheidole cf umbonata</i>	N ?
Myrmicinae	<i>Pheidole fervens</i>	N ?
Myrmicinae	<i>Pheidole luteipes</i>	E
Myrmicinae	<i>Pheidole luteipes obvia</i>	E
Myrmicinae	<i>Pheidole megacephala</i>	I
Myrmicinae	<i>Pheidole oceanica</i>	N ?
Myrmicinae	<i>Pheidole sp. 1 undescribed</i>	E ?
Myrmicinae	<i>Pheidole sp. 2 undescribed</i>	E ?
Myrmicinae	<i>Pheidole variabilis aliena</i>	E
Myrmicinae	<i>Pheidole variabilis croceithorax</i>	E
Myrmicinae	<i>Pheidole xanthocnemis</i>	E
Myrmicinae	<i>Solenopsis geminata</i>	I
Myrmicinae	<i>Solenopsis papuana</i>	N ?
Myrmicinae	<i>Tetramorium bicarinatum</i>	I

Myrmicinae	<i>Tetramorium caldarium</i>	N ?
Myrmicinae	<i>Tetramorium cf tenuicrinis</i>	E?
Myrmicinae	<i>Tetramorium insolens</i>	N ?
Myrmicinae	<i>Tetramorium pacificum</i>	N ?
Myrmicinae	<i>Tetramorium smillimum</i>	I
Myrmicinae	<i>Tetramorium tenuicrine</i>	N
Myrmicinae	<i>Tetramorium tonganum</i>	I ?
Myrmicinae	<i>Wasmannia auropunctata</i>	I
Ponerinae	<i>Anochetus graeffei</i>	N ?
Ponerinae	<i>Leptogenys acutangula</i>	E
Ponerinae	<i>Leptogenys sp.</i>	E
Ponerinae	<i>Leptogenys punctata</i>	E
Ponerinae	<i>Leptogenys rouxi</i>	E
Ponerinae	<i>Leptogenys sagaris</i>	E
Ponerinae	<i>Odontomachus simillimus</i>	N ?

## **La myrmécochorie en Nouvelle-Calédonie : importance du contexte et impact des fourmis introduites sur ce service**

La biosphère traverse une crise de biodiversité pour laquelle les milieux insulaires sont l'épicentre. Les invasions biologiques y constituent l'un des principaux facteurs de forçage, notamment du point de vue de l'altération des mutualismes, pour le fonctionnement et le maintien des écosystèmes. Durant notre travail en Nouvelle-Calédonie, nous nous sommes intéressés à un groupe clé de voute pour le fonctionnement des écosystèmes, les fourmis, et leur implication vis-à-vis de la dispersion de graines (myrmécochorie). Nous avons réalisé la première identification de plantes autochtones myrmécochores, avec une prépondérance des espèces sur substrats ultramaïques. Puis, nous avons testé la dispersion par les fourmis sur ces substrats. Après avoir caractérisé les communautés selon un gradient de perturbation anthropique, nous avons évalué la dispersion et la contribution des fourmis invasives à ce service par rapport aux fourmis natives. Ainsi, *Solenopsis geminata* semble capable d'une meilleure dispersion que les espèces natives. A contrario, *Wasmannia auropunctata* exclue les espèces natives sans assurer de dispersion efficace. Dans le contexte d'un régime de perturbations intense, nos travaux illustrent une communauté néo-assemblée de fourmis, dominée par des exotiques dont certaines pourraient assurer un relai de fonction pour la dynamique des maquis. Nos travaux illustrent la « contexte dépendance » des impacts d'espèces invasives en fonction du niveau de perturbation anthropique. Ils permettent de discuter la contribution possible de ces fourmis pour la restauration après perturbation sur substrats ultramaïques, voire de leur valorisation en ingénierie écologique.

Mots-clés : INVASIONS BIOLOGIQUES ; FORMICIDAE ; DISPERSION DE GRAINES ; MYRMECOCHORIE ; NEO-ASSEMBLAGES ; PERTURBATION DES ECOSYSTEMES ; SOLENOPSIS GEMINATA ; WASMANNIA AUROPUNCTATA

## **Myrmecochory in New Caledonia: context dependency and impacts of exotic ants on this dispersal service**

The biosphere is experiencing a biodiversity crisis, which for islands are the epicenter. Biological invasions are there, one of the main drivers, especially regarding the alteration of mutualistic relationships for the functioning and the maintenance of ecosystems. Thus, during our work in New Caledonia, we focused on a key group for ecosystem functions: ants, and their involvement in seed dispersal (myrmecochory). We carried out the first assessment of this mutualism in New Caledonia with the identification of indigenous myrmecorous plants, with a preponderance of species on ultramafic soils. Then, we evaluated the magnitude of seed dispersal by ants on these soils. After the characterisation of ant communities across an anthropic disturbance gradient, we evaluated seed dispersal capabilities of exotic ant compared to native ones. *Solenopsis geminata* appears to offer a more efficient seed dispersal than natives. On the other hand, *Wasmannia auropunctata* excludes native species without ensuring effective dispersal. In the context of an intense disturbance regime, our work illustrates a neo-assembled community of ants, dominated by exotic ones, some of which could provide a function relay with respect to maintaining the dynamic of maquis. Our work illustrates the "context dependency" of invasive species' impacts as a function of anthropogenic disturbance's level. It also discusses the possible contribution of these ants in a context of restoration after disturbance of habitats on ultramafic substrates, or even their use in ecological engineering program.

Key-words: BIOLOGICAL INVASIONS, FORMICIDAE, SEED DISPERSAL ; MYRMECOCHORY ; NOVEL COMMUNITY ASSEMBLY ; ECOSYSTEM DISTURBANCE ; SOLENOPSIS GEMINATA ; WASMANNIA AUROPUNCTATA