

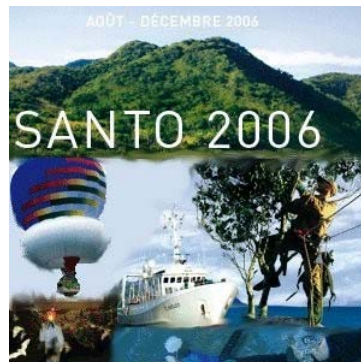


Université Claude Bernard – Lyon 1
Année 2007-2008

Rapports de Master 2 Recherche
Microbiologie, Ecologie
spécialité Ecologie, Evolution et Biométrie

BIODIVERSITÉ DES ECOSYSTEMES DU GUANO SOUTERRAIN DE L'ÎLE DE SANTO, VANUATU

Josiane Lips



Directeurs de Recherche : Louis Deharveng
Bernard Kaufmann

*Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Fluviaux -
UMR CNRS 5023
Equipe Ecologie, Comportement et Conservation*



Remerciements

Je ne peux m'empêcher de résumer en quelques lignes le parcours qui m'a conduit à entreprendre ce master alors que je suis professeur de Mathématiques dans le secondaire depuis 25 ans. En août 2005, j'ai eu la chance d'être missionnée, par le Muséum National d'Histoire Naturelle, au Vanuatu pour effectuer une reconnaissance sur l'île de Santo. Je devais, avec une personne de mon choix, en l'occurrence Bernard Lips, mon mari, dresser un état des lieux des cavités de l'île et y faire des prélèvements de faune souterraine. Le but était de préparer l'expédition Santo 2006 et d'évaluer les besoins du module chargé de l'étude de la vie souterraine dans cette île. J'ai été choisie pour ma double spécialité en spéléologie et biospéologie ainsi que pour ma connaissance du milieu humain de cette région (respect des tribus et de leurs coutumes).

En septembre 2006, je faisais partie de l'expédition internationale Santo 2006 dont le but était l'inventaire le plus exhaustif possible de la faune de l'île de Santo.

Au printemps 2007, le congé formation que je demandais depuis 8 ans à l'Education Nationale m'a été accordé. C'est donc tout naturellement que j'ai opté de baser mon stage sur les récoltes effectuées lors de cette expédition.

J'aimerais, en tout premier lieu, remercier Louis Deharveng qui, il y a 16 ans, a été le premier à m'encourager lorsque je me suis lancée dans la biospéologie. Un grand merci également pour m'avoir entraînée dans l'aventure Santo 2006 et pour avoir accepté d'être mon directeur de recherche dans ce master.

J'aimerais également remercier Pierre Joly qui m'a encouragée dans mes démarches auprès de l'Education Nationale pour me former en biologie. Je le remercie grandement pour la confiance qu'il m'a accordée au départ, puis renouvelée lors de mes rituelles demandes annuelles, et finalement concrétisée en m'acceptant en stage de master dans son laboratoire.

Si je suis là aujourd'hui, c'est aussi grâce à Sandrine Charles qui n'a pas hésité à m'accepter dans son master pour me donner plus de chances d'obtenir le congé de formation tant convoité. C'est elle qui m'a incitée à poursuivre dans cette voie, lorsque, au dernier moment, j'hésitais à m'y engager, apeurée par le défi que je m'étais lancée. C'est encore elle qui a accepté que je change de master en septembre lorsque je me suis rendue compte que le master EEB correspondait mieux à mes aspirations que le master B2G. Je suis absolument ravie d'avoir pu vivre cette année de master et la remercie ici très sincèrement. Un grand merci également à Dominique Pontier qui m'a acceptée « au pied levé », en septembre.

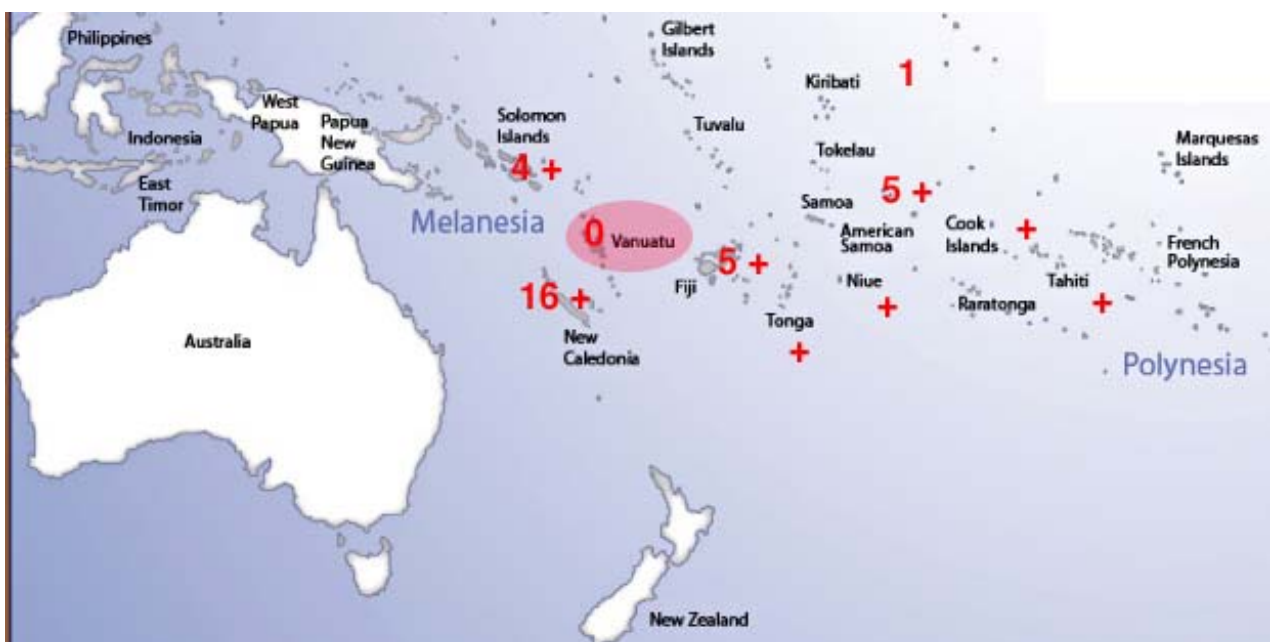
Bernard Kaufmann, en me proposant de me prendre en stage et en m'accueillant dans son bureau, alors que je m'étais résignée à travailler seule chez moi, m'a intégrée dans ce monde de la recherche que je rêvais de connaître. Merci, Bernard, pour la patience que tu as montrée face à toutes mes questions. Merci pour ton aide constante tout au long de ce stage. Merci pour l'enthousiasme que tu mets dans tout ce que tu entreprends !

Une autre équipe m'a accueillie pour mes longues séances de tri sous la loupe binoculaire. Il s'agit de l'équipe HBES de Pierre Marmonier. Qu'ils soient tous remerciés ici, non seulement pour avoir accepté que je mobilise pendant 3 mois une loupe binoculaire performante, mais aussi pour leur accueil chaleureux et tous leurs conseils qui ont guidé mes premiers pas en laboratoire. Merci également à Sylvain Doledec qui m'a aidée dans les analyses statistiques.

Et enfin, je tiens à remercier tout particulièrement tous mes co-masters (terme hérité de mes études Insaliennes pour désigner mes camarades de promotion) qui ont fait fi de nos différences d'âge (ils sont tous plus jeunes que mes deux fils) et m'ont intégrée dans leur groupe. Eux aussi ont subi toutes mes questions, tous mes doutes et mes angoisses. Leur amitié m'a été précieuse tout au long de cette année. Lors de mon stage, les jeunes du laboratoire, étudiants ou thésards, ont eu la même attitude positive face à moi.

Un grand merci à eux qui m'ont permis de vivre pleinement, pendant un an, ma vie d'étudiante malgré mes 50 ans.

Juste un mot pour terminer ce tour d'horizon non exhaustif : toutes les personnes que j'ai croisées au cours de cette année, tant au niveau des étudiants que des chercheurs ou des professeurs, m'ont paru passionnées par leur travail. Qu'elles gardent toutes cet engouement contagieux !



Biodiversité des écosystèmes du guano souterrain
Rapport d'analyse critique de la littérature

Introduction	5
1. Le guano.....	5
1.1 Les différents types de guano.....	5
1.2 Opposition tempéré/tropical dans la structure du peuplement.....	6
1.3 Lien entre la composition faunistique du guano et les espèces à l'origine du guano	6
1.4 Effets de la variation de la température, du degré d'humidité et du chimisme du guano sur la diversité de l'habitat	7
2. Les arthropodes du guano	8
2.1 Guanobies, guanophiles et guanoxènes.....	8
2.2 Les différents groupes	8
2.3 La chaîne alimentaire	9
2.4 Mécanismes de dispersion d'une communauté à l'autre.....	9
3. La biodiversité des communautés	10
3.1 Biodiversité de la pédofaune	10
3.2 Biodiversité des grottes	10
3.3 Biodiversité insulaire.....	11
4. Bilan des études actuelles.....	11
Conclusion.....	12

Introduction

Les grottes forment un bel exemple de systèmes insulaires (Mac Arthur et Wilson 1969) qui sont des systèmes de choix pour étudier les patrons écologiques en raison de la simplification des communautés et des interactions biotiques. Mais ils s'avèrent très fragiles et sensibles aux perturbations. Leurs capacités de restauration sont limitées par la faible richesse et la spécificité des peuplements, la rareté des espèces redondantes et les modalités réduites de dispersion des taxons. Ainsi Ducarme (2003) a montré que la structure spatiale des peuplements d'acariens cavernicoles est plutôt du type insulaire, avec peu de similarités entre cavités proches. L'étude des écosystèmes souterrains permet donc, très souvent, la découverte de nouvelles espèces d'arthropodes.

Pourtant les écosystèmes souterrains en général et, plus particulièrement ceux du guano souterrain, accumulation d'excréments dans les grottes, sont très peu connus (Moulds 2004).

La théorie de la biogéographie insulaire s'applique doublement aux écosystèmes du guano puisqu'un amas de guano peut être considéré comme une île dans la cavité, elle-même étant une île dans le paysage environnant. Les grottes forment un environnement très stable et généralement homogène (Poulson et White 1969). L'absence totale de lumière efface les rythmes circadiens (Lamprecht et Weber 1992) et empêche toute photosynthèse. La température est généralement constante. L'humidité est le plus souvent élevée (Jeannel 1926). Les populations d'animaux terrestres cavernicoles ont généralement des effectifs réduits, du fait des apports limités en nourriture (8 à 15 microarthropodes/dm³ selon Christiansen et al. 1961). Il en va totalement différemment pour les grottes contenant du guano (18000/dm³, selon Decu et al. 1974, 17000/ dm³ selon Welbourn 1999) puisque celui-ci représente une source quasiment illimitée de nourriture. Elles abritent souvent des populations très importantes (Poulson 1972).

1. Le guano

1.1 Les différents types de guano

Le guano souterrain le plus répandu est celui produit par les chauves-souris. Les habitudes alimentaires, très diversifiées, des chauves-souris (Gnaspini et Trajano 2000) entraînent autant de types de guano. Parmi les chauves-souris utilisant le milieu souterrain, certaines sont frugivores ou nectarivores (dans les pays tropicaux), d'autres sont hématophages (Amérique du Sud). La plupart des espèces sont insectivores mais trois espèces sont piscivores

(Amérique Centrale et du Sud). Les dépôts de guano sont aussi très variables. Il peut s'agir de dépôts isolés ou de salles entièrement remplies de guano sur plusieurs mètres de profondeur et des centaines de mètres carrés de superficie (Jeannel 1926).

Les oiseaux sont couramment des producteurs de guano souterrain dans le nord de l'Amérique du Sud, les Caraïbes, les grottes tropicales du sud-est de l'Asie, du nord de l'Australie et du Pacifique (Moulds 2004). Les exemples les plus connus sont ceux du guacharo des cavernes et des salanganes. Le guacharo des cavernes (*Steatornis caripensis* Humboldt), dans la zone néotropicale, suit un régime strictement frugivore. Comme les chauves-souris, il est nocturne et possède un système d'écholocation (Gnaspini et Trajano 2000). Les salanganes, de la famille des Apodidae, en Asie, nichent selon les espèces dans les entrées des cavités ou s'enfoncent profondément sous terre, utilisant elles aussi un système d'écholocation. Elles restent cependant diurnes et sont insectivores.

Dans certaines grottes tempérées (Australie, Amérique du Nord), des orthoptères (Raphidophoridae) peuvent également être à l'origine d'importants dépôts de guano (Richards 1971, Howarth 1983).

Enfin, des petits mammifères (porcs-épics au Canada (Moseley 2007), rongeurs en Australie (Howarth 1983), blaireaux en France (Jeannel 1926)) peuvent localement créer des accumulations de guano.

1.2 Opposition tempéré/tropical dans la structure du peuplement

Les dépôts de guano de chauves-souris diffèrent, dans le temps et l'espace, dans les grottes tempérées et dans les grottes tropicales.

Dans les régions tempérées, l'occupation des grottes par les chauves-souris suit un cycle annuel lié à la reproduction (forte occupation des grottes en été) et à l'hibernation (pas de production de guano en hiver). La structure de la communauté d'arthropodes suit cette fluctuation (Moulds 2004), les densités d'arthropodes en présence diminuant fortement en hiver.

Dans les zones tropicales, l'occupation est plus constante et le dépôt de guano plus régulier. Cependant, Gnaspini et Trajano (2000) notent que plusieurs populations de chauves-souris au Brésil sont nomades, les colonies changeant de lieu d'une manière irrégulière non liée aux saisons. Dans ce cas, le dépôt de guano est donc lui aussi intermittent.

1.3 Lien entre la composition faunistique du guano et les espèces à l'origine du guano

Les dépôts de guano de sources spécifiques peuvent chacun posséder un assemblage unique de taxa (Horst 1972, Poulson 1972). La nourriture des chauves-souris (hématophages,

insectivores, frugivores ou nectarivores) influence la composition du guano et donc des communautés associées (Gnaschini 1992, Ferreira et Martins 1999). De même certains oiseaux se nourrissent de graines, d'autres sont insectivores, supportant de ce fait des communautés différentes.

Des guanos de diverses origines se retrouvent fréquemment dans les mêmes cavités soit en des lieux séparés, soit superposés et mélangés, les chauves-souris de plusieurs espèces partageant les mêmes lieux ou cohabitant avec les oiseaux. Moulds (2004) note cependant le cas des chauves-souris hématophages du Brésil qui excluent les autres espèces de chauves-souris.

1.4 Effets de la variation de la température, du degré d'humidité et du chimisme du guano sur la diversité de l'habitat

Les dépôts de guano sont extrêmement variables et constituent ainsi de nombreux micro-habitats. La température, de l'air ou du guano lui-même, varie fortement.

Moulds (2006) a montré, dans une grotte australienne, que la présence d'un nombre important de chauves-souris peut élever la température d'une salle de 10°C. Decu (1986) a noté une élévation de 12°C, pour la même raison, dans des grottes cubaines. Cette augmentation de la température peut agir comme une barrière pour la colonisation par des cavernicoles généralistes et permettre l'augmentation de la population liée au guano (Moulds 2006).

Harris (1970) rapporte des augmentations de température de 9,3°C entre le guano et le substrat qui l'entoure. Il attribue cette élévation de la température à l'activité des organismes vivant dans le guano. La température à l'intérieur des accumulations de guano peut également augmenter significativement avec la profondeur (3°C à 15 cm de la surface). Des expériences sur la reproduction des acariens *Urobovella coprophila* (Womersley) ont conduit Harris (1971) à supposer que leur reproduction pourrait être liée à cette élévation de température.

Le taux d'humidité du guano est également très variable. Moulds (2006) a mesuré des variations allant de 6% à 85%, du poids total. Ces variations peuvent être dues à la dessiccation liée à l'âge du guano mais également à la différence des matières fécales, suivant les espèces de chauves-souris mais aussi suivant leur cycle de vie.

Le guano frais est en général basique. Il devient acide avec l'âge et la profondeur. Le pH du guano varie également avec la quantité d'urine déposée. Là encore différents micro-habitats entraînent différents écosystèmes.

2. Les arthropodes du guano

2.1 Guanobies, guanophiles et guanoxènes

Les écosystèmes du guano contiennent des espèces strictement inféodées au guano (les guanobies), des espèces opportunistes du guano (les guanophiles) et des espèces de passage dans ce milieu (les guanoxènes) (Gnaspini et Trajano 2000).

Les guanobies sont des animaux qui requièrent la présence de guano pour survivre. Ils y effectuent la totalité de leur cycle de vie. Ils se nourrissent exclusivement sur le guano. Bien qu'ils puissent être capturés occasionnellement sur d'autres substrats dans la grotte lorsqu'ils se déplacent d'un amas de guano à un autre, ils ne se nourrissent pas et ne se reproduisent pas sur ces autres substrats (Gnaspini et Trajano 2000).

Les guanophiles utilisent les ressources du guano et peuvent y accomplir leur cycle de vie en entier. Cependant, ils utilisent également d'autres ressources des grottes si l'occasion se présente. Ils ne dépendent donc que partiellement du guano pour se nourrir et se reproduire.

Les guanoxènes exploitent les ressources du guano mais ils requièrent d'autres substrats dans la grotte pour accomplir leur cycle complet.

2.2 Les différents groupes

Les animaux troglobies (strictement inféodés au milieu souterrain) présentent de nombreuses évolutions morphologiques. Thibaud et Deharveng (1994) citent les caractéristiques suivantes pour les collemboles troglobies : dépigmentation, régression oculaire, allongement des pattes, griffes plus longues et plus fines, parfois développement important des sensilles. Les arthropodes troglobies présentent également des modifications des rythmes biologiques : ralentissement des cycles biologiques, augmentation de la teneur en graisse des tissus (rôle de réserve énergétique) au détriment de celle de l'eau, diminution du pouvoir de régulation hydrique, diminution du métabolisme respiratoire, résistance au jeûne, vitesse de déplacement réduite (Jeannel 1926).

Chez les acariens, Zacharda (1980) donne une liste d'adaptations probables, pour la famille des Rhagidiidae : dépigmentation et désclérotisation des téguments, élongation et amincissement des chelicères, des pédipalpes, des pattes et de la chaetotaxie, y compris des poils bothridiques. Ducarme (2003) a comparé en détail, au niveau de leur morphologie, leur comportement et leur survie en laboratoire deux espèces d'acariens Oppiidae, l'une endogée l'autre troglobie : les acariens cavernicoles sont plus grands, possèdent de plus longs appendices et sont plus spécialisés sur le plan trophique que les endogés.

Par contre, les organismes vivant dans le guano ne présentent, paradoxalement, aucune adaptation au milieu souterrain (Jeannel 1926). Ainsi, certaines espèces guanobies strictement souterraines gardent leur système oculaire. Cette absence de modification est généralement expliquée par l'abondance de la nourriture et donc l'absence de pression de sélection qui force habituellement les organismes des grottes à économiser leurs dépenses énergétiques (Moulds 2006).

Les taxa les plus fréquemment associés au guano se trouvent parmi les acariens, particulièrement les Gamasida, Actinedida, Oribatida (Gnaspini et Trajano 2000). Des nombres extrêmement élevés (33 millions/m²) ont été atteints sur du guano frais (Harris 1973).

2.3 La chaîne alimentaire

La base de beaucoup d'écosystèmes du guano est le nombre important de champignons et de bactéries qui peuvent se développer sur le guano, même dans l'obscurité totale (Moulds, 2003). Certains arthropodes, détritivores, nécrophages ou omnivores se nourrissent directement du guano. A leur tour ils servent de réservoir de nourriture aux guanivores. Moulds (2003) cite en particulier, dans la catégorie des guanivores, les larves de Phoridae (Diptères), Anobbidae (Coléoptères), Tineidae (Lépidoptères), certains collemboles et acariens. Le haut de la chaîne est représenté par les prédateurs : araignées, orthoptères, amblypyges, pseudoscorpions, coléoptères et opilions.

Les guanivores de toutes les régions biogéographiques sont taxonomiquement similaires, appartenant le plus souvent aux mêmes familles. Les prédateurs de guanivores, quant à eux, varient davantage d'une région biogéographique à l'autre et sont souvent représentés par des familles (voire des ordres) différents (Gnaspini et Trajano 2000). Par exemple, les scorpions, amblypyges et opilions sont des prédateurs communs sur le guano souterrain dans le Nouveau Monde, mais ils sont absents en Australie (Moulds 2006).

2.4 Mécanismes de dispersion d'une communauté à l'autre

La dispersion des arthropodes du guano est peu connue malgré les nombreuses espèces qui ont apparemment une large répartition (Moulds 2006). Plusieurs mécanismes potentiels peuvent être utilisés :

- la phorésie (transport par un autre animal) : elle a été rapportée pour des pseudoscorpions trouvés dans la fourrure de chauves-souris (Harvey et Parnaby 1993), ou pour des pseudoscorpions sur des coléoptères (Zeh et Zeh 1992). Plusieurs groupes d'acariens disposent d'un stade nymphal phorétique spécialement adapté. Le transport de nématodes ou

d'œufs et larves de diptères dans les excréments de chauves-souris est aussi possible (Decu 1986).

- la colonisation directe depuis la surface (Gers 1998) : le réseau de fissures et de vides, situé entre le sol et les grottes, permet aux espèces du sol, déjà adaptées au manque de lumière, de rejoindre directement les dépôts de guano. Cependant Ducarme (2003) a montré que le milieu endogé est biologiquement distinct du milieu des grottes. Les conditions de vie y sont suffisamment différentes pour que les communautés des deux milieux soient bien distinctes.

- la dispersion terrestre : certaines espèces épigées, habituées à se déplacer sur de longues distances, peuvent se déplacer directement depuis l'extérieur des grottes jusqu'au guano.

- la dispersion souterraine : La migration d'espèces troglobies d'une cavité à une autre, à condition qu'elles ne soient pas trop éloignées, peut se faire à travers de microcavités. Moulds (2006) estime la distance de migration possible à environ 10 km pour des populations de pseudoscorpions.

3. La biodiversité des communautés

La biodiversité du guano est très mal connue car il y a eu peu d'études globales. Nous prendrons quelques exemples dans des milieux présentant des similarités.

3.1 Biodiversité de la pédofaune (faune du sol)

Dans une certaine mesure, la faune du guano se rapproche de la pédofaune. Noti et al. (2003) ont étudié la diversité des acariens (oribates) dans trois écosystèmes du sol africain. Ils ont estimé la richesse spécifique à l'aide du logiciel EstimateS (Colwell 1997). En plus du nombre d'espèces observé, ils ont ainsi calculé les estimateurs ACE (abundance-based coverage estimator, Chao et al.1993), ICEs (incidence-based coverage estimators), les deux estimateurs de Chao, les deux estimateurs Jack 1 et 2 (Jackknife, premier et second ordre, Burnham et Overton 1978, 1979) et l'estimateur de Bootstrap (Smith et Van Belle 1984). Ils ont observé 151 espèces, avec une richesse estimée entre 159 et 187, et en ont conclu que le sol y était particulièrement riche. Les immatures, trop difficiles à identifier, n'ont pas été pris en compte dans leur étude.

3.2 Biodiversité des grottes

Zagmajster et al. (2008) ont étudié la richesse spécifique de coléoptères troglobies dans le karst dinarique, dans l'ouest des Balkans. Ils ont utilisé les mêmes estimateurs que Noti (2003). Ils ont, en outre, étudié l'effet du choix de l'unité d'échantillonnage sur ces estimateurs. Pour les études de faune souterraine, ils confirment que les estimateurs les moins

dépendants des espèces rares sont à privilégier (Chazdon et al. 1998). Poulin (1998) a montré que le Bootstrap donne la meilleure estimation lorsque des espèces rares sont présentes.

D'autre part, quelle que soit l'échelle d'échantillonnage choisie, les courbes d'accumulation n'atteignent jamais l'asymptote (Zagmajster et al. 2008), montrant ainsi que les collectes souterraines ne sont pas complètes, malgré une connaissance approfondie de ce karst. Schneider et Culver (2004) arrivent aux mêmes conclusions dans des grottes de Virginie.

Ducarme (2003) a montré, lors d'une étude effectuée en Belgique, que les peuplements d'acariens des sols profonds et des grottes sont différents et que la composition spécifique est plus variable en grottes que dans le sol. Pour cela il a conduit une analyse de redondance et de correspondance, à l'aide du logiciel Canoco. Tous ses indices de richesse (Chao1, Chao2, Jackknife 1 et 2, ICE et ACE, Bootstrap mais aussi Michaelis-Menten) ont été calculés à l'aide du logiciel EstimateS.

3.3 Biodiversité insulaire

Le guano souterrain forme un écosystème riche isolé au milieu du substrat rocheux pauvre des grottes. Il peut, de ce point de vue, être comparé à d'autres milieux insulaires.

Rensburg et al. (1999) ont étudié les communautés de coléoptères dans les crottes d'éléphants en Afrique du Sud. Ils ont conduit des analyses multivariées sur les abondances, avec le logiciel PRIMER, et des analyses de similitude avec le logiciel ANOSIM.

Zekely et al. (2006) ont étudié deux communautés meiobentiques (aquatiques et inférieures à 500 µm) près de sources thermales dans le Pacifique et l'Atlantique, les comparant au niveau de la richesse spécifique, abondance, dominance et diversité.

4. Bilan des études actuelles

Les récoltes de faune dans les zones karstiques, aussi bien sous terre qu'en surface, sont très parcellaires. De nombreuses listes de récoltes souterraines sont publiées mais très peu d'études complètes sur la biodiversité y ont été conduites.

Nous disposons, en particulier, de (par ordre chronologique) :

- une étude sur la biodiversité des grottes du Missouri (Elliot 2007),
- une étude sur la biodiversité des grottes de deux régions du Canada (Moseley 2007),
- la thèse de Moulds (2006) sur les arthropodes du guano souterrain du sud de l'Australie,
- un bref survol des invertébrés de grottes de Malaisie (Dittmar et al. 2005),
- une liste, avec comparaison, de la faune cavernicole de 9 régions karstiques des Etats-Unis (Culver et al, 2003),

- une synthèse sur les faunes cavernicoles d'Asie du Sud-Est (Deharveng et Bedos 2000),
- plusieurs études dans les grottes tropicales du Brésil (Gnaspini et Trajano 2000, Ferreira et Martins 1999),
- une étude sur la faune cavernicole de grottes d'Arizona (Welbourn 1999),
- une étude sur la faune souterraine du parc national de Mulu au Sarawak (Chapman 1984),
- la thèse de Hill (1961) sur l'écologie du guano d'une grotte de Trinidad,
- et de plusieurs articles isolés par exemple sur les grottes d'Afrique (Braack 1989) et de Roumanie (Decu et Tufescu 1976).

Ces études mettent en évidence des communautés d'arthropodes différentes mais il est difficile de savoir quels sont les facteurs à l'origine de ces différences : différents types de guano ? différents biotopes extérieurs ? milieu tempéré ou milieu tropical ? présence continue ou intermittente des chauves-souris ? Elles sont, dans l'ensemble, plus tournées vers une liste des taxons présents que vers une analyse des communautés.

Conclusion

Les grottes à guano sont des écosystèmes particuliers, caractérisés par un flux constant de nutriments en forte concentration, dans un environnement stable et très fragmenté. Il y a un manque flagrant d'informations sur ces écosystèmes. Quelques études sur ce sujet commencent à voir le jour mais le sujet est loin d'être épuisé.

Les acariens, jusqu'à présent peu étudiés, sont de plus en plus pris en compte et sont souvent reconnus comme de très bons bioindicateurs (Athias-Binche 1982). Ducarme (2003) insiste sur leur valeur pour des études relatives à l'évolution en milieu souterrain, traditionnellement réalisées sur des poissons, des coléoptères ou des crustacés.

Il est donc important de poursuivre les études dans ce domaine.

L'étude de la biodiversité des écosystèmes du guano souterrain de l'île de Santo, rien n'étant connu jusqu'à présent sur ce sujet, se place dans cette perspective.

Laef Blong Andanit Graon

La Vie Cachée du Karst

Life Hidden Underground

Les scolopendres peuvent être trouvés dans les grottes, ce sont des prédateurs voraces qui se nourrissent d'insectes variés et de collemboles. Leur morsure est douloureuse pour l'homme.

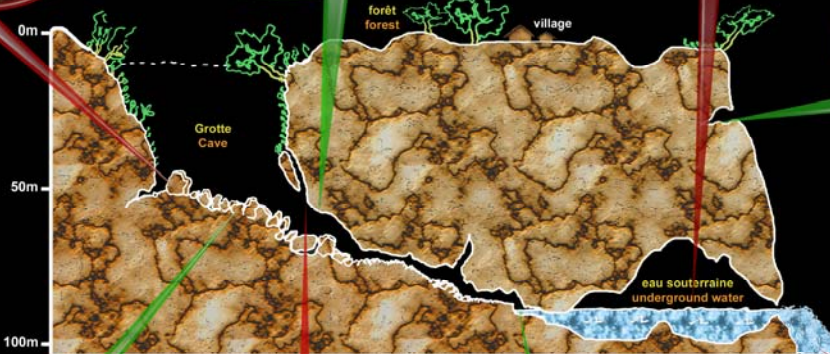
Millipedes can be found in caves, they are predators that feed on different kinds of insects and on springtails. Their poisonous bites can be very painful to humans.

Les chauves-souris sont emblématiques des cavités mais doivent se rendre chaque nuit à l'extérieur pour chasser. Cet *Aselliscus* se repère dans le noir en émettant des ultrasons dont il écoute l'écho avec ses oreilles très développées.

Bats are characteristic of life in caves, however they have to go out to hunt. Even in complete darkness, *Aselliscus* can find its way by emitting ultrasounds with its nose and listening to the echo with its very sensitive ears.

Les anguilles adultes se reproduisent en mer et les jeunes anguilles remontent ensuite les cours d'eau. Elles peuvent vivre dans les rivières superficielles ou bien souterraines. Sur Santo on peut en trouver cinq espèces.

Eels usually live in rivers but reproduce in the sea. They can be found both in open rivers or in underground rivers. On Espiritu Santo five species can be found.



Des ossements d'animaux domestiques et des restes de repas retrouvés dans les grottes témoignent d'une présence humaine passée.

Bones from domestic animals and meal discards were found in the caves. They are evidence of past human occupation.



Les collemboles sont des animaux de très petite taille (quelques millimètres) se nourrissant des excréments de chauve-souris (guano). Ils jouent un rôle très important dans les chaînes alimentaires.

Springtails are tiny animals (a few millimeters long) that feed on the excrement or guano of bats and birds. They play an important role in the food chain.

Certaines **crevettes** découvertes par les scientifiques ne vivent que dans les eaux souterraines. Elles sont blanches et parfois sans yeux car elles il n'y a pas de lumière dans les grottes.

Scientists discovered some **shrimps** living only in underground water. Because there is no light underground, they have no coloration and sometimes lack eyes.



Les martinets utilisent les cavités pour établir leurs colonies. Ils ont développé un système d'écholocation comparable à celui des chauves-souris pour s'orienter dans la pénombre.

Swiftlets build their nests in caves where they aggregate in colonies. They have developed an echolocation system, comparable to that of bats, to find their way in low light.



Les crabes affectionnent souvent les grottes en régions tropicales. Plusieurs espèces ont été trouvées dans le milieu souterrain de l'île de Santo, dans les ruisseaux mais aussi sur les parois, car certaines espèces sont amphibiennes (elles peuvent vivre dans et hors de l'eau).

In tropical regions, **crabs** often like to live in caves. Several species were found in the caves of Espiritu Santo, in rivers or on land because they are like amphibians, which can live both in water and in open air.

Biodiversité des écosystèmes du guano souterrain de l'île de Santo, Vanuatu

Rapport de recherche

Introduction	1
1. Le projet Santo 2006	1
1.1 Organisation et objectif	1
1.2 Pourquoi le Vanuatu ?	2
1.3 Le module « Karst » : SantoKarst	2
2. Matériel et méthodes	3
2.1 Sites de l'étude	3
2.2 Collecte des échantillons	4
2.3 Tri et détermination	4
2.3.1 Extraction par Berlèse	4
2.3.2 Tri en grands groupes taxonomiques	4
2.3.3 Tri des acariens	5
2.4 Analyses statistiques	6
2.4.1 Richesse spécifique observée au niveau des cavités	6
2.4.2 Richesse spécifique observée au niveau de l'île	7
2.4.3 Indices de biodiversité	7
2.4.4 Structure faunistique	7
3. Résultats	8
3.1 Acariens	8
3.1.1 Densité	10
3.1.2 Courbes d'accumulation des espèces	10
3.1.3 Estimateurs de richesse spécifique	12
3.1.4 Répartition des espèces	13
3.1.5 Diagrammes rangs-fréquences	13
3.1.6 Indice de Gini-Simpson	13
3.2 Collemboles	15
3.3 Coléoptères	16
3.4 Fourmis	17
3.5 Composition des communautés	17
3.5.1 Acariens	17
3.5.2 Collemboles	18
3.5.3 Données environnementales	19
4. Discussion	19
4.1 Différences d'un site à l'autre à l'intérieur des cavités	20
4.1.1 Abondance	20
4.1.2 Richesse en espèces	20
4.1.3 Structure des communautés	20
4.2 Différences entre les cavités	21
4.2.1 Abondance	21
4.2.2 Richesse en espèces	21
4.2.3 Structure des communautés	23
4.3 Lien entre la quantité de guano et la diversité du peuplement	23
Conclusion	24

Tableau 1: Caractéristiques géographiques des cavités étudiées. Seules les cavités en gras sont traitées dans ce rapport. Les numéros de la première colonne renvoient à la carte générale des cavités (annexe 2). Les références de la dernière colonne indiquent dans quel rapport (Lips 2005 ou Lips 2006) se trouve la description complète de ces cavités.....	3
Tableau 2 : Quelques caractéristiques des cavités traitées	4
Tableau 3 : Nombre de spécimens observés.....	8
Tableau 4: Ordres des acariens représentés.....	9
Tableau 5 : Acariens non pris en compte dans la détermination en morphoespèces.....	10
Tableau 6 : Densité moyenne des acariens dans chaque cavité, densité moyenne dans l'échantillon le moins peuplé, densité moyenne dans l'échantillon le plus peuplé (nombre d'acariens retenus pour l'étude, immatures et non identifiés exclus, divisé par le volume de guano trié).....	10
Tableau 7 : Nombre total d'espèces d'acariens observées dans chaque cavité, nombre d'espèces dans le site le moins riche, nombre d'espèces dans le site le plus riche	10
Tableau 8 : Nombre d'espèces observées (Sobs), valeurs minimum et maximum des estimateurs de richesse spécifique. Entre parenthèses, la méthode qui donne ces valeurs extrêmes	13
Tableau 9 : Indice de Gini-Simpson de chaque cavité ($1 - \sum p_k^2$).....	13
Tableau 10 : Présence (1) ou absence (0) des espèces de collemboles dans les 5 cavités.....	15
Tableau 11 : Liste des espèces de coléoptères avec leur abondance par cavité et leur occurrence, ainsi que les densités et nombre d'espèces par cavité.....	16
Tableau 12 : Liste des espèces de fourmis avec leur abondance par cavité et leur occurrence, ainsi que les densités et nombre d'espèces par cavité	17
Figure 1 : Répartition de la faune étudiée. Les larves sont comptabilisées avec les adultes.....	8
Figure 2 : Part des acariens dans la faune totale extraite par Berlèse.....	9
Figure 3 : Courbes d'accumulation des morphoespèces d'acariens en fonction du nombre d'individus (en noir) et courbes de raréfaction de Coleman (en rouge) avec leurs intervalles de confiance à 95% (en pointillés). Cinq sites par cavité.	11
Figure 4 : Courbe d'accumulation des morphoespèces d'acariens au niveau de l'île (en noir) et courbe de raréfaction de Coleman (en rouge) avec leurs intervalles de confiance à 95% (en pointillés).....	12
Figure 5 : Courbes d'accumulation des morphoespèces d'acariens avec leurs intervalles de confiance	12
Figure 6 : Nombre d'occurrences de chaque morphoespèce d'acariens.....	13
Figure 7 : Rang et fréquence des différentes morphoespèces d'acariens présentes, en au moins un exemplaire, dans chaque cavité. Les histogrammes donnent la liste des espèces et leur abondance. ...	14
Figure 8 : Courbe d'accumulation des espèces de collemboles.....	16
Figure 9 : Résultat d'une ACP. (A) diagramme des valeurs propres. (B) Carte des espèces d'acariens (ci-dessous le tableau des valeurs utilisées) (Axe1 horizontal-Axe2 vertical). (C) Carte des relevés groupés par grotte (Axe1 horizontal-Axe2 vertical).....	17
Figure 10 : Résultat d'une AFC. (A) diagramme des valeurs propres. (B) Carte des espèces d'acariens (Axe1 horizontal-Axe2 vertical). (C) Carte des relevés groupés par grotte (Axe1 horizontal-Axe2 vertical).....	18
Figure 11 : Résultat d'une ACP. (A) diagramme des valeurs propres. (B) Carte des espèces de Collemboles (Axe1 horizontal-Axe2 vertical). (C) Carte des relevés groupés par grotte (Axe1 horizontal-Axe2 vertical).	18
Figure 12 : Résultat d'une ACP. (A) diagramme des valeurs propres. (B) Carte des variables (Axe1 horizontal-Axe2 vertical). (C) Carte des cavités (Axe1 horizontal-Axe2 vertical).....	19

Introduction

L'extrême richesse du guano en nutriments et la stabilité de l'environnement souterrain font que les communautés animales liées à cet habitat ont une composition et une structure originale. La faune du guano souterrain demeure très mal connue, aussi bien sur le plan de la physiologie que de la biologie. Il est reconnu depuis longtemps que les populations des acariens, collemboles, lépidoptères ou coléoptères du guano peuvent y atteindre des densités phénoménales (Jeannel 1926), mais on connaît très peu de choses sur la diversité de ces peuplements, sur leur organisation fonctionnelle et sur les déterminismes à l'origine des pullulations spectaculaires de certaines espèces.

Le but de ce travail est d'étudier la diversité des arthropodes de la mésofaune (de 200 μm à 4 mm environ) du guano de 6 cavités de l'île de Santo (Vanuatu). La plupart des grottes de Santo abritent plusieurs espèces de chauves-souris et des salanganes, oiseaux de la famille des Apodidae, toutes insectivores. Leurs déjections sont à l'origine d'apports de nourriture très importants. Leur guano est très riche en débris de cuticule d'insectes, mesurant jusqu'à plusieurs millimètres. Il se présente en amas de dimensions variées, allant de petits tas placés juste sous le nid d'une salangane ou sous une petite colonie de chauves-souris, jusqu'à d'énormes accumulations nauséabondes pouvant couvrir entièrement, sur une épaisseur de plusieurs mètres, le sol de certaines grottes. On observe parfois sur le guano des pullulations d'espèces animales au point que la surface du guano est comme animée en permanence d'ondulations dues au grouillement d'arthropodes divers.

Nous avançons les hypothèses suivantes :

- 1) Les divers sites à l'intérieur des cavités diffèrent les uns des autres du point de vue de l'abondance des organismes, de la richesse en espèces et de la structure des communautés.
- 2) Il y a de grandes différences entre les cavités du point de vue de l'abondance des organismes, de la richesse en espèces et de la structure des communautés.
- 3) Le peuplement est d'autant plus diversifié que la quantité de guano est importante.

1. Le projet Santo 2006

1.1 Organisation et objectif

Ce travail fait partie du projet Santo 2006. Les échantillons ont été récoltés lors de l'expédition Santo 2006, initiative du Muséum national d'Histoire naturelle, de l'IRD, de Pro-Natura International et de l'équipe du Radeau des cimes, spécialisée dans l'étude des canopées des forêts tropicales. Le but de cette expédition, qui a réuni 160 naturalistes (25 pays

impliqués), était de dresser pour la première fois la carte de la totalité des organismes vivants d'une grande île tropicale (Tardieu et Barnéoud 2007).

1.2 Pourquoi le Vanuatu ?

Les îles tropicales sont des sites d'étude privilégiés pour analyser la composition des faunes et des flores : elles présentent à la fois le foisonnement d'espèces des écosystèmes tropicaux et l'appauvrissement relatif des îles. L'isolement géographique et écologique des îles est également un facteur d'évolution et de spéciation, ainsi qu'un facteur de vulnérabilité : les îles constituent des réservoirs particulièrement riches en espèces endémiques mais également des microcosmes menacés par les introductions d'espèces envahissantes. Le Vanuatu est un archipel mélanésien du Pacifique Sud. Il est particulièrement menacé par les changements climatiques en cours et il subira directement les conséquences de l'aggravation des phénomènes climatiques violents et des changements annoncés dans le régime des pluies. Les conséquences sur sa faune et sa flore sont difficiles à estimer (Tardieu et Barnéoud 2007).

L'île de Santo, la plus grande du Vanuatu, constitue ainsi un bon échantillon des écosystèmes les plus riches, les moins connus et les plus menacés de la planète : les forêts tropicales et les récifs coralliens. L'acquisition de données biologiques représentatives des différents milieux de Santo servira ainsi de référence aux évaluations ultérieures et au suivi des modifications.

1.3 Le module « Karst » : SantoKarst

Les cavités souterraines sont bien connues pour héberger des formes de vie particulièrement originales, dont des espèces relictives, survivantes de faunes disparues. L'âge géologique (Miocène) et l'isolement de Santo laissent supposer un haut degré d'endémisme. Aucune étude n'avait été consacrée à l'étude de la faune souterraine du Vanuatu avant l'expédition Santo 2006.

Au cours de l'expédition 2006, trois groupes ont travaillé en parallèle. Le premier, dont je faisais partie, a exploré les cavités et réseaux non inondés. Le second a exploré en plongée les réseaux inondés (siphons) et les grottes anchialines (à la jonction entre l'eau de mer et l'eau douce). Le troisième a échantillonné les différents dépôts sédimentaires.

Les sols de surface et la faune interstitielle aquatique ont également été échantillonnés pour mieux comprendre le mode de colonisation du milieu souterrain de l'île.

Il s'agissait pour l'équipe karst d'établir un inventaire le plus exhaustif possible de tout ce qui vit dans les milieux karstiques de surface et de profondeur à Santo. Un tel inventaire est difficile à réaliser en un seul mois de terrain. Cependant les milieux édaphiques et souterrains

échappent largement à la saisonnalité qui est responsable de variations importantes dans la composition faunistique des milieux épigés. La même faune se retrouve ainsi tout au long de l'année, rendant possible son inventaire quasi-exhaustif. Il s'agissait également d'analyser comment la faune de Santo est structurée pour avoir un aperçu du fonctionnement de l'ensemble de l'écosystème karstique. Le but était enfin de comprendre l'origine de la faune de ces milieux karstiques et comment s'est mise en place au cours de l'évolution la biodiversité rencontrée.

2. Matériel et méthodes

2.1 Sites de l'étude

L'île d'Espiritu Santo, plus couramment appelée Santo, (annexe 1) couvre 3677 km² (60 km de large pour environ 110 km dans sa plus grande longueur). Géographiquement et géologiquement, l'île est divisée en deux zones fondamentalement différentes, séparées par une importante rivière : le Jourdain. La partie Ouest est un massif volcanique avec une longue crête dorsale culminant à 1879 m d'altitude et offrant tout au long des sommets de 1000 à 1700 m. La partie Est, calcaire, correspond à des massifs coralliens. Cette partie de l'île culmine au mont Tankara, calcaire, à 784 m d'altitude. Enfin, il existe, autour de Santo, de nombreuses îles calcaires dont les plus importantes sont celles de Malo et d'Aoré.

Toute la partie calcaire renferme de nombreuses grottes (Lips, 2005, 2006), parmi lesquelles 10 ont été sélectionnées comme sites de l'étude (Tableau 1). Pour l'instant, seules 6 ont été traitées (Tableau 2).

N°	Village	Nom	Latitude 15°S	Longitude 167°E	Altitude	Développe ment	Dénivelé	Rapport Lips
10	Ile de Malo	Vobananadi	42,369	07,725	110	209 m	-87 m	2006
11	Ile d'Aoré	Autabelchiki	33,391	09,666	15 m	245 m	10 m	2005, 2006
20	Belmol	Grotte Fioha	31,193	166° 58,772	250 m	550 m	29 m	2006
21	Belmol	Grotte Amont	31,625	00,509	250 m	259 m	+2 m	2006
25	Funafus	Gouffre Kafae	32,22	00,86	250 m	3702 m	-77 m	2006
28	Nambel	Grotte Amarur	27,470	3,665	229 m	874 m	21 m	2005, 2006
36	Boutmas	Grotte Fapon	19,861	166° 57,893	380 m	1400 m	44 m	2005, 2006
41	Boutmas	Gouffre Mba	21,873	166° 59,845	600 m	387 m	59 m	2005, 2006
45	Sarabo	Grotte Sarabo	23,821	11,550	20 m	225 m	21 m	2005
53	Sara	Gouffre Rotal	15,168	03,508	250 m	86 m	18 m	2005

Tableau 1: Caractéristiques géographiques des cavités étudiées. Seules les cavités en gras sont traitées dans ce rapport. Les numéros de la première colonne renvoient à la carte générale des cavités (annexe 2). Les références de la dernière colonne indiquent dans quel rapport (Lips 2005 ou Lips 2006) se trouve la description complète de ces cavités.

Cavités	Environnement	Rivière	Chauves-souris	Salanganes
Amont	forêt	oui	1	1
Fapon	forêt	oui	1	2
Kafae	prairie	oui	1	1
Mba	forêt	non	2	2
Rotal	forêt	non	3	0
Sarabo	prairie	non	3	1

Tableau 2 : Quelques caractéristiques des cavités traitées
1 : peu nombreuses (<100), 2 : nombreuses, 3 : très nombreuses (> 10000)

2.2 Collecte des échantillons

Dans chacune de ces grottes, 5 échantillons de guano (500 cm³) ont été prélevés pour extraction en Berlèse. Les 5 échantillons ont été choisis, dans la mesure du possible, dans des configurations différentes de façon à augmenter les chances de prélever un maximum d'espèces. D'autre part, la faune terrestre a été récoltée à vue, ou avec un aspirateur à bouche, sur le guano et en dehors du guano.

La faune du sol aux abords immédiat des entrées des cavités a également été échantillonnée, par prélèvements (5 fois 500 cm³ de litière, 5 fois 500 cm³ de sol sous-jacent) et extraite en Berlèse.

2.3 Tri et détermination

Dans le cadre de ce stage de master, seuls les échantillons de guano obtenus par extraction en Berlèse ont été traités. Faute de temps, une partie seulement (6 cavités sur les 10 échantillonnées par cette méthode) a pu être traitée.

2.3.1 Extraction par Berlèse

L'extraction par Berlèse a été effectuée sur place, dans une grande serre. La chaleur environnante et la sécheresse relative de l'air ont permis une extraction « naturelle », sans l'aide de lampes. Les entonnoirs de Berlèse avaient un diamètre d'environ 30 cm. Le guano était donc réparti sur quelques centimètres d'épaisseur. La maille du grillage était de l'ordre du millimètre mais le grillage était, en plusieurs endroits, perforé de trous plus importants pour permettre le passage des spécimens les plus gros. La faune était récoltée dans des flacons de 25 cm³ contenant de l'alcool à 70°. L'extraction durait en moyenne trois jours.

2.3.2 Tri en grands groupes taxonomiques

Le guano est constitué de déchets souvent très petits, susceptibles d'être entraînés à travers les mailles du grillage avec les arthropodes présents. Les flacons obtenus contiennent donc la

faune extraite mais aussi une quantité variable de guano, négligeable pour certains échantillons ou remplissant entièrement le flacon dans d'autres cas.

Mon premier travail a été de séparer les arthropodes et les résidus de guano. Cette tâche, à laquelle je me suis mise dès septembre, s'est révélée coûteuse en temps (de quelques heures à plus d'une vingtaine d'heures par flacon).

Cette séparation effectuée, il restait à trier et compter les arthropodes présents, de façon à pouvoir les envoyer aux spécialistes correspondants pour détermination.

Les collemboles, isopodes, pseudoscorpions, myriapodes, fourmis et araignées ont été envoyés au Muséum National d'Histoire Naturelle pour identification. Ils ont été remis, lorsque c'était possible, aux spécialistes qui ont étudié les organismes des sols proches des cavités..

Les coléoptères sont en cours de tri avec quelques pré-identifications au niveau de la famille.

Les autres groupes d'insectes (diptères, hétéroptères, homoptères), très peu représentés, n'ont pour l'instant pas été déterminés.

2.3.3 Tri des acariens

Il s'est très vite avéré que le groupe le plus important, en nombre d'individus, était celui des acariens. Or nous n'avons pas encore trouvé de spécialiste acceptant de prendre en charge ce groupe. Les acariens souterrains sont particulièrement mal connus, plusieurs études importantes citant des acariens « indéterminés » (Elliot 2007, Moulds 2006, Dittmar 2005, Ducarme 2003).

Une partie importante de ce stage a donc été consacrée à trier les acariens en morphoespèces, c'est-à-dire à regrouper les acariens en groupes morphologiquement semblables, en se basant sur la forme générale, la taille, le nombre de griffes, le nombre et la disposition des soies sensorielles. Le cycle de vie typique d'un acarien est constitué de 6 stades (prélarve, larve, proto-, deuto-, tritonymphe et adulte). Certains stades sont inactifs ou réduits, voire absents, chez certaines espèces. Les larves et les nymphes sont bien souvent très différentes des adultes. Pour ne pas risquer de compter deux fois certaines espèces (sous forme de nymphe et sous forme adulte), nous avons éliminé du jeu de données tous les immatures. De même, nous avons éliminé tous les spécimens inférieurs à 200 µm environ, c'est-à-dire ceux pour qui les loupes binoculaires utilisées (grossissement 140 fois) ne permettaient pas de distinguer les plaques génitales, empêchant de fait de classer les acariens entre immatures et adultes. Derraik et al. (2002) montrent que l'utilisation des morphoespèces est une solution acceptable pour les inventaires et les comparaisons locales de sites.

Le temps imparti, très court au vu du temps nécessaire pour traiter la totalité des échantillons, nous a amenés à :

- i) traiter une partie seulement des échantillons (6 cavités sur les 10 échantillonnées)
- ii) utiliser un sous-échantillonnage, les flacons de 25 cm³ s'avérant trop longs à trier.

Le sous-échantillonnage, évident en théorie (traiter par exemple le cinquième de chaque flacon), pose de gros problèmes en pratique. Finalement, la méthode retenue, compte tenu de la grande hétérogénéité des échantillons (taille des individus, granulométrie des déchets) est basée sur la dilution de l'échantillon puis, après agitation, le transfert du cinquième du volume. L'annexe 3 donne la méthode précise de sous-échantillonnage utilisée.

Les cavités de Amont, Kafae et Mba ont été triées en entier, ainsi que les deux premiers échantillons de Rotal. Les trois autres échantillons de Rotal ainsi que la cavité de Fapon ont été sous-échantillonnés au cinquième. Pour Sarabo, un flacon a été sous-échantillonné au tiers, les autres au cinquième.

2.4 Analyses statistiques

2.4.1 Richesse spécifique observée au niveau des cavités

La richesse spécifique, dans cette étude, est définie par le nombre de morphoespèces observées dans les échantillons.

Les données, présentées sous la forme d'une matrice d'abondance (morphoespèces/échantillon), ont été traitées à l'aide du logiciel EstimateS, version 8.0.0 (Colwell 2006). Pour chaque cavité, les courbes d'accumulation spécifiques (ou courbes de raréfaction) ont été produites séparément pour les groupes dominants (acariens, collemboles). Ces courbes, ainsi que leurs intervalles de confiance à 95%, sont basées sur les formules analytiques de Mao Tau (Colwell et al. 2004). Les courbes de raréfaction de Coleman (Coleman 1981), calculées également de façon analytique, leur ont été superposées de façon à évaluer l'hétérogénéité des échantillons. Si toutes les espèces sont dispersées de manière aléatoire entre les différents sites, la courbe de Coleman coïncide avec la courbe spécifique observée. Plus la courbe de Coleman est au dessus de la courbe cumulative spécifique observée, plus les espèces sont agglomérées (Colwell et al. 2004).

Les diagrammes rangs-fréquences ont également été tracés. En coordonnées log-log la concavité de la courbe donne une idée de la régularité de la distribution des fréquences (Frontier et Pichod-Viale, 1991).

2.4.2 Richesse spécifique observée au niveau de l'île

Pour évaluer la richesse spécifique du guano de l'île, nous avons reconduit les analyses ci-dessus, en considérant cette fois-ci chaque cavité comme un échantillon, les abondances d'une cavité correspondant à la somme des abondances des 5 prélèvements effectués.

Nous avons également calculé, à l'aide du logiciel EstimateS, version 8.0.0 (Colwell 2006), différents estimateurs de la richesse spécifique réelle : ACE, ICE, Chao1 et 2, Jackknife 1 et 2, Bootstrap, Michaelis-Menten. Les estimateurs ACE (basé sur l'abondance), ICE et Bootstrap (basés sur l'incidence), Chao et Jackknife sont basés sur une approche non paramétrique. L'estimateur de Michaelis-Menten est basé sur une extrapolation de la courbe d'accumulation. Les différentes estimations variant beaucoup, nous n'avons retenu que les valeurs extrêmes.

2.4.3 Indices de biodiversité

On considère généralement que la statistique alpha de Fisher et al. (1943) est le meilleur indice de diversité pour de nombreuses communautés d'espèces. Toutefois, Pielou (1975) a critiqué le recours à un indice unique, tel alpha, pour décrire la diversité d'une communauté, car il entraîne la confusion de deux facteurs, la richesse spécifique et la régularité de la répartition des individus entre les différentes espèces.

Les deux indices les plus utilisés sont ceux de Shannon et Simpson (Magurran 1988). Ils prennent en compte tant la richesse que l'abondance relative des espèces. Pavoine (2005) conclut une étude détaillée des ces deux indices et de ceux qui leur sont associés en remarquant que l'indice de Shannon est traditionnellement le plus utilisé en écologie mais que l'indice de Gini-Simpson présente plus d'avantages.

Nous avons donc choisi de ne présenter que l'indice de Gini-Simpson (Gini 1912, Simpson 1949).

2.4.4 Structure faunistique

Alors que la diversité alpha est celle d'une communauté à l'intérieur d'un habitat défini, la diversité bêta ou diversité de la différenciation est le degré de changement observé sur le plan des espèces entre différents habitats (Magurran, 1988). Nous avons étudié cette diversité au niveau des acariens à l'aide d'analyse en composantes principales (ACP) et d'analyse factorielle des correspondances (AFC). Ces analyses ont été conduites sous R, à l'aide du package ade4 (Chessel et al. 2004).

3. Résultats

Les résultats concernent 6 cavités. Les échantillons de Amont, Kafae et Mba ont été triés en entier. Ils correspondent donc à un volume initial de guano de 2,5 dm³. Les autres cavités ont été sous-échantillonnées. Les résultats correspondent donc à 0,5 dm³ pour Fapon, 1,3 dm³ pour Rotal et 0,6 dm³ pour Sarabo. Le jeu de données complet est donné en annexe 5. Le Tableau 3 donne le nombre total de la faune extraite pour chaque cavité.

	Amont	Fapon	Kafae	Mba	Rotal	Sarabo
Total	4424	1071	1619	1176	20925	3584

Tableau 3 : Nombre de spécimens observés

Le Figure 1 montre la répartition des groupes dans les différentes cavités. le tableau détaillé à l'origine de ce graphique est donné en annexe 4. Certains groupes se retrouvent dans toutes les cavités (acariens, collemboles, tinéides (lépidoptères), coléoptères, fourmis). Plusieurs groupes n'apparaissent que dans une seule cavité (dermaptères et homoptères à Sarabo, opilions et thysanoptères à Rotal, orthoptères et schizomides à Amont).

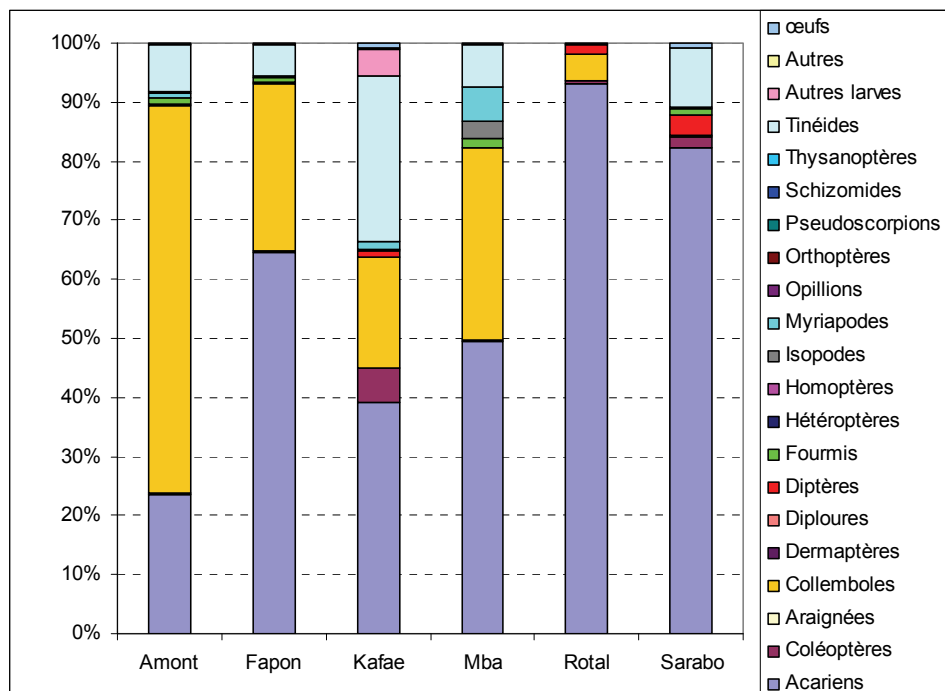


Figure 1 : Répartition de la faune étudiée. Les larves sont comptabilisées avec les adultes.

3.1 Acariens

Les acariens représentent le groupe le plus important de la communauté étudiée (Figure 2), tant du point de vue du nombre d'espèces que du point de vue du nombre d'individus récoltés.

En nombre d'individus, les acariens représentent, en moyenne, 79 % des arthropodes extraits, de 30% pour Amont jusqu'à 93 % dans Rotal.

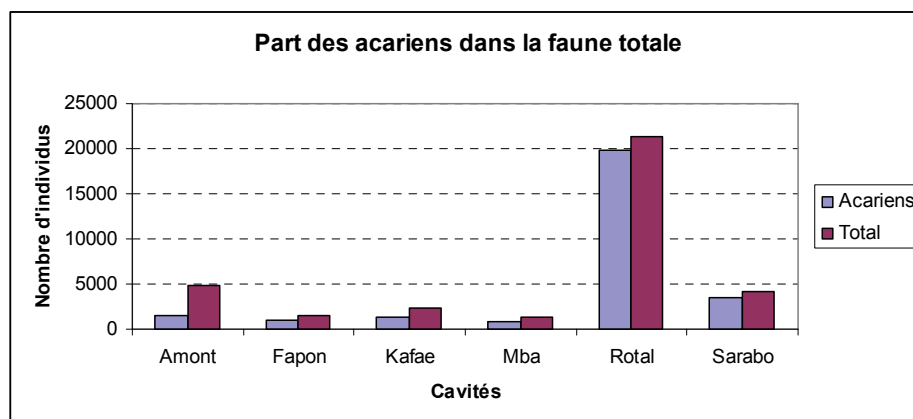


Figure 2 : Part des acariens dans la faune totale extraite par Berlèse

Faute de temps pour les envoyer à des spécialistes pour une détermination précise (et faute de spécialistes) les acariens ont été triés en morphoespèces.

La sous-classe des acariens comprend classiquement 7 ordres (Evans 1992) : Opilionacarida, Holothyrida, Ixodida, Mesostigmata, Prostigmata, Oribatida et Astigmata. Seuls les 4 derniers ont été rencontrés de façon certaine lors de cette étude. Nous avons retenu 56 morphoespèces (Tableau 4) et établi pour chacune d'elles une fiche comprenant photos et description.

Ordres	Morphoespèces
Mesostigmata (21 morphoespèces)	Gamasina : GA1 à GA7 Uropodina : UR1 à UR 14
Prostigmata (11 morphoespèces)	PR1 à PR3 Eupodina : EU1 à EU8
Oribatida (16 morphoespèces)	inférieurs : OI1 à OI4 supérieurs : OS1 à OS12
Astigmata (3 morphoespèces)	AS1 à AS3
Indéterminé (5 morphoespèces)	AC1 à AC5

Tableau 4: Ordres des acariens représentés

Les immatures et les acariens trop petits (< 200 µm environ) ont été écartés de la détermination (Tableau 5). Ils représentent en moyenne 10% du total des acariens mais de grandes différences entre les cavités apparaissent : Sarabo ne présente aucun acarien de petite taille. Dans Rotal, les acariens non pris en compte ne représentent que 2% du total contre 71% dans Fapon.

Cavités	Amont	Fapon	Kafae	Mba	Rotal	Sarabo
Larves et nymphes de gamases	194	304	5	118	28	3
Nymphes d'oribates	2	0	0	41	8	39
Larves et nymphes d'uropodes	31	403	121	5	300	482
Acariens trop petits	212	63	66	216	56	0
Pourcentage	30%	71%	14%	49%	2%	15%

Tableau 5 : Acariens non pris en compte dans la détermination en morphoespèces

3.1.1 Densité

La densité est ici définie par le nombre de spécimens par litre de guano (rappel : chaque flacon initial correspond au résultat de l'extraction par Berlèse d'un demi-litre de guano, certains flacons ont été sous-échantillonnés). Il y a des différences importantes entre cavités et même entre échantillons d'une même cavité (Tableau 6).

Cavités	Amont	Fapon	Kafae	Mba	Rotal	Sarabo
Densité moyenne (au dm ³)	416	1382	254	232	15007	4920
Densité minimum (au dm ³)	230	530	82	86	2722	360
Densité maximum (au dm ³)	652	2460	446	394	80860	10350

Tableau 6 : Densité moyenne des acariens dans chaque cavité, densité moyenne dans l'échantillon le moins peuplé, densité moyenne dans l'échantillon le plus peuplé (nombre d'acariens retenus pour l'étude, immatures et non identifiés exclus, divisé par le volume de guano trié).

3.1.2 Courbes d'accumulation des espèces

Le nombre d'espèces observées varie de 14 pour Sarabo à 25 pour Amont. Mais les variations les plus importantes (Tableau 7) se trouvent à l'intérieur des cavités, d'un site à l'autre (de 7 à 18 espèces pour Amont, ou de 3 à 12 espèces pour Sarabo).

Cavités	Amont	Fapon	Kafae	Mba	Rotal	Sarabo
Nombre total d'espèces observées	25	22	18	19	23	14
Nombre d'espèces dans le site le moins riche	7	6	5	7	9	3
Nombre d'espèces dans le site le plus riche	18	11	9	11	18	12

Tableau 7 : Nombre total d'espèces d'acariens observées dans chaque cavité, nombre d'espèces dans le site le moins riche, nombre d'espèces dans le site le plus riche

Les courbes d'accumulation spécifiques (Figure 3), basées sur l'incidence, obtenues en prenant comme abscisse le nombre d'individus et en ordonnée le nombre de morphoespèces, montrent que l'asymptote horizontale n'est atteinte dans aucune des cavités. Cependant on peut remarquer que les courbes de Sarabo et de Mba et, dans une moindre mesure, Rotal s'infléchissent. L'effort d'échantillonnage, bien qu'insuffisant pour couvrir la totalité des

espèces, donne donc déjà une bonne idée du peuplement acarien dans le guano souterrain de ces cavités.

Les échantillons, à l'intérieur de ces cavités, ne sont pas équivalents, autrement dit les espèces ne sont pas réparties de façon uniforme d'un site à l'autre dans ces cavités. En effet, les courbes de raréfaction de Coleman, basées sur l'abondance, sont au dessus des courbes d'accumulation pour les cavités de Kafae, Rotal et Sarabo.

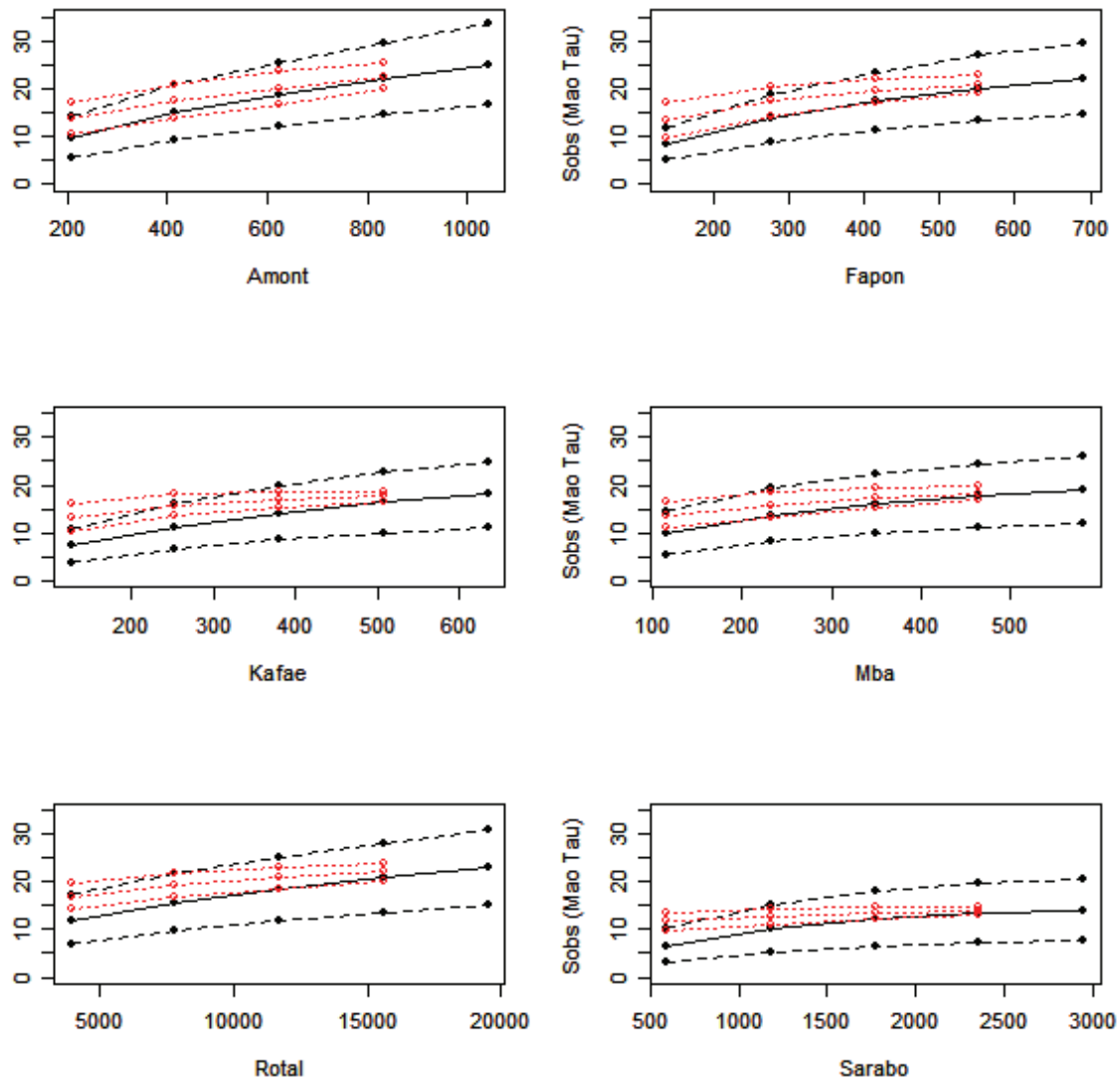


Figure 3 : Courbes d'accumulation des morphoespèces d'acariens en fonction du nombre d'individus (en noir) et courbes de raréfaction de Coleman (en rouge) avec leurs intervalles de confiance à 95% (en pointillés). Cinq sites par cavité.

La courbe d'accumulation au niveau de l'île (Figure 4), chaque cavité étant considérée comme un échantillon, montre les mêmes tendances. La courbe se rapproche de l'asymptote. La courbe de raréfaction de Coleman est largement au dessus de la courbe d'accumulation. Les espèces ne sont pas réparties uniformément entre les cavités.

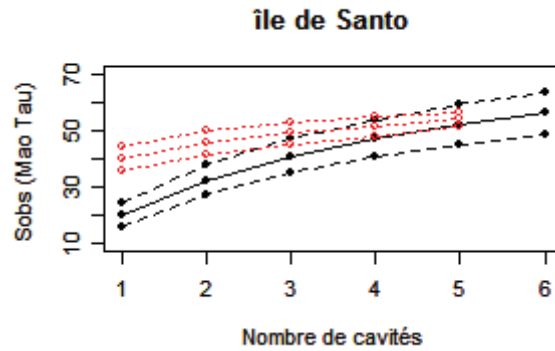


Figure 4 : Courbe d'accumulation des morphospèces d'acariens au niveau de l'île (en noir) et courbe de raréfaction de Coleman (en rouge) avec leurs intervalles de confiance à 95% (en pointillés)

Pour une comparaison plus fine d'une cavité par rapport aux autres, nous avons regroupé les courbes d'accumulation sur un même graphique en fonction du nombre d'échantillons (Figure 5). La grotte de Sarabo semble moins riche que les autres cavités. Cependant les intervalles de confiance à 95% se chevauchent tous.

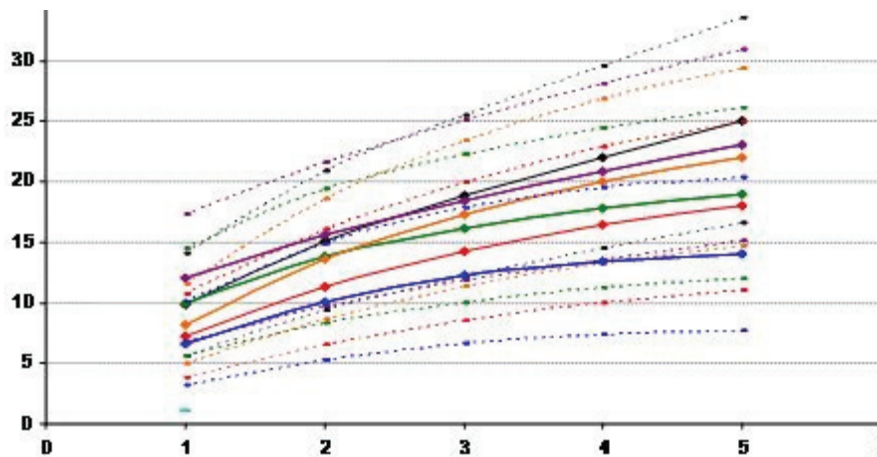


Figure 5 : Courbes d'accumulation des morphospèces d'acariens avec leurs intervalles de confiance (noir : Amont, orange : Fapon, rouge : Kafae, vert : Mba, violet : Rotal, bleu : Sarabo)

3.1.3 Estimateurs de richesse spécifique

Les courbes d'accumulation ont montré que l'effort d'échantillonnage n'est pas suffisant pour atteindre l'asymptote indiquant un inventaire complet des espèces. Les différents estimateurs de richesse varient beaucoup. Nous donnons dans le Tableau 8 les valeurs minimum et maximum de ces estimateurs ainsi que les méthodes correspondantes. Noti et al. (2003), en utilisant un tableau du même type, réussissent à isoler un estimateur commun à la plupart des sites pour E_{\min} et un autre estimateur pour E_{\max} , leur permettant de donner un intervalle de confiance pour la richesse spécifique. Ce n'est pas le cas dans notre étude

Cavités	Amont	Fapon	Kafae	Mba	Rotal	Sarabo
Sobs	25	22	18	19	23	14
E _{min}	30.1 (Bootstrap)	24.59 (ACE)	18.5 (Chao1)	19.75 (Chao1)	26.78 (Bootstrap)	14 (Chao1)
E _{max}	86.18 (ACE)	43.05 (MM)	30.62 (MM)	25.15 (Jack2)	37.5 (Jack2)	48.32 (MM)

Tableau 8 : Nombre d'espèces observées (Sobs), valeurs minimum et maximum des estimateurs de richesse spécifique. Entre parenthèses, la méthode qui donne ces valeurs extrêmes . (MM = Michaelis-Menten, Jack2 = second ordre de Jackknife)

3.1.4 Répartition des espèces

La Figure 6 donne l'occurrence des morphoespèces (nombre de cavités dans lesquelles l'espèce a été recensée). Une seule espèce est présente dans les 6 cavités. Quatre espèces sont présentes dans 5 cavités. Une forte proportion d'espèces ne sont présentes que dans une seule cavité.

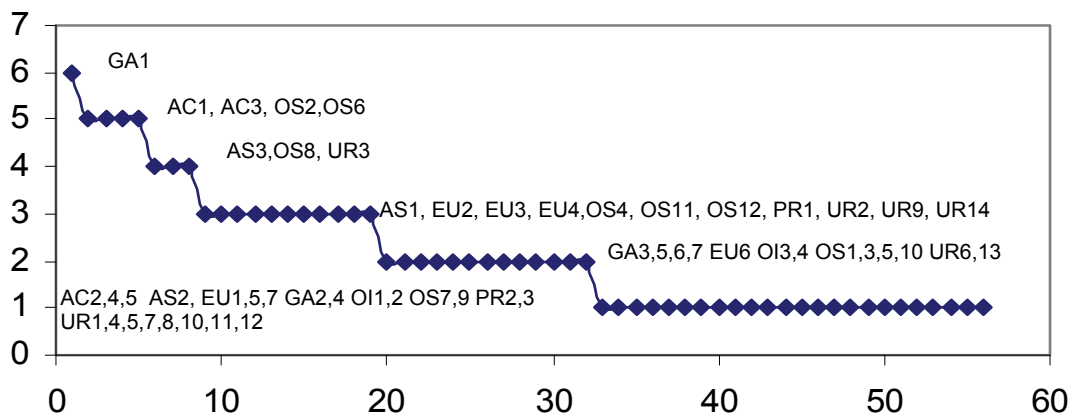


Figure 6 : Nombre d'occurrences de chaque morphoespèce d'acariens

3.1.5 Diagrammes rangs-fréquences

Les diagrammes de la Figure 7 mettent en évidence la présence, dans chaque cavité, de 3 ou 4 espèces dominantes (fréquence supérieure à 5%). Le nombre d'espèces rares (fréquence inférieure à 1%) varie d'une cavité à l'autre. Il est relativement faible pour Kafae, Mba et Sarabo.

3.1.6 Indice de Gini-Simpson

L'indice de Gini-Simpson (Tableau 9) donne la probabilité pour que deux entités tirées au hasard soient différentes. Plus il s'approche de 1, plus les cavités sont diversifiées.

Sarabo semble donc, d'après cet indice, la cavité la plus diversifiée alors que c'est elle qui présente le moins d'espèces observées. Par contre, dans les diagrammes rangs-fréquences (Figure 7), c'est elle qui présente la courbe la plus régulière.

Cavités	Amont	Fapon	Kafae	Mba	Rotal	Sarabo
Gini-Simpson	0,725	0,646	0,692	0,695	0,673	0,732

Tableau 9 : Indice de Gini-Simpson de chaque cavité ($1 - \sum p_k^2$)

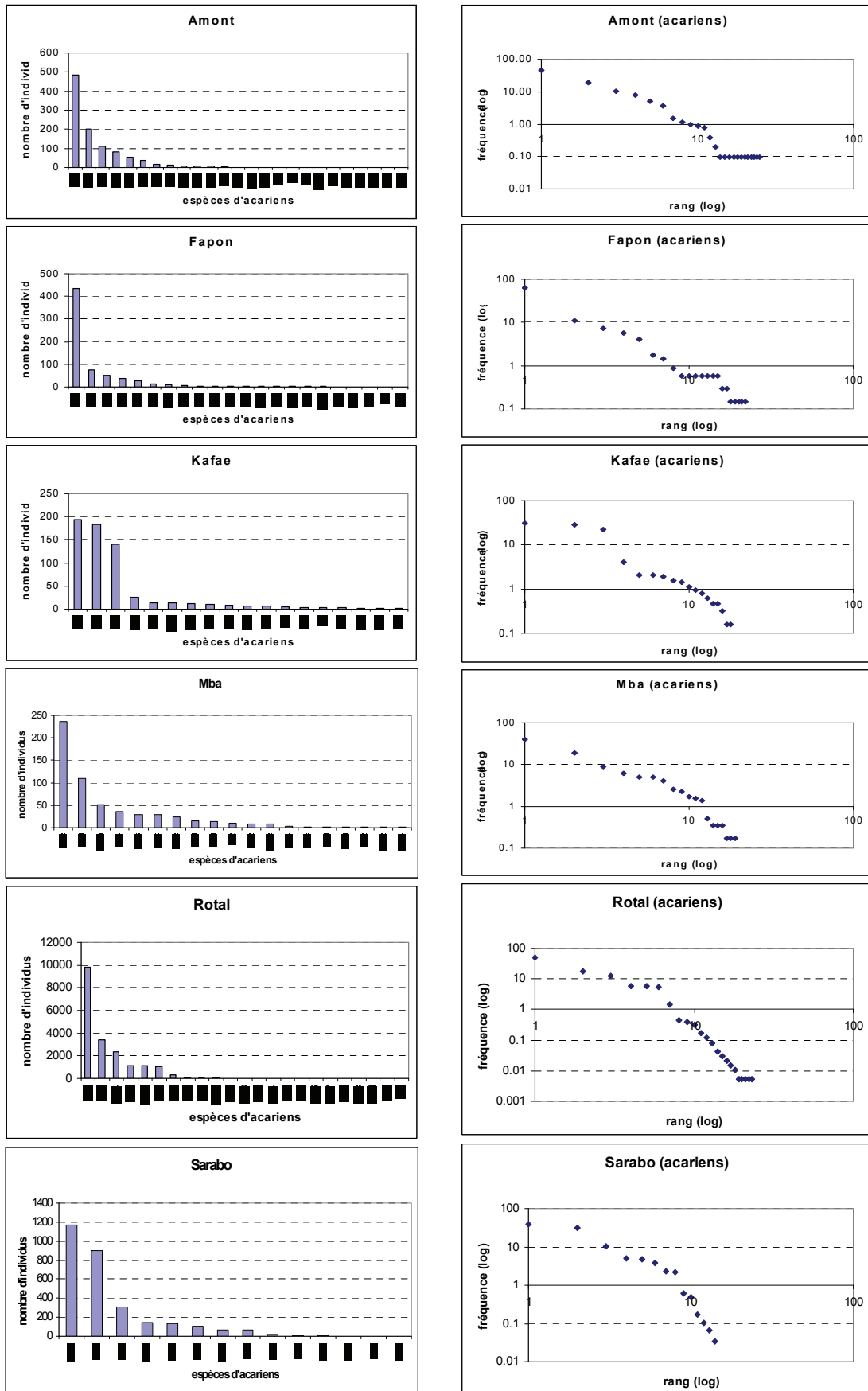


Figure 7 : Rang et fréquence des différentes morphoespèces d'acariens présentes, en au moins un exemplaire, dans chaque cavité. Les histogrammes donnent la liste des espèces et leur abondance.

3.2 Collemboles

Les collemboles forment le deuxième groupe le plus représenté, en nombres d'espèces et en nombre d'individus. Ils sont répartis en 20 espèces (Tableau 10).

	Amont	Fapon	Kafae	Mba	Rotal	Sarabo	Occurrence
<i>Acherontiella sp.</i>	1	0	0	0	0		1
<i>Ascocyrtus sp1</i>	1	1	0	0	1		3
<i>Ascocyrtus sp2</i>	1	0	0	1	1		3
<i>Coecobrya aokii</i>	1	1	1	1	1		5
<i>Folsomides centralis</i>	1	0	0	1	0		2
<i>Folsomina onychiurina</i>	0	1	1	1	0		3
<i>Hemisotoma thermophila</i>	1	0	0	0	0		1
<i>Isotomiella gr. nummulifer</i>	1	0	0	0	0		1
<i>Isotomiella symetrimucronata</i>	1	1	0	0	0		2
<i>Megalothorax sp.</i>	0	1	0	0	0		1
<i>Mesaphorura sp.</i>	0	1	1	0	0		2
<i>Orthonychiurus sp.</i>	0	0	1	0	0		1
<i>Pararrhopalites sp.</i>	0	0	1	0	0		1
<i>Parisotoma sp.</i>	1	0	0	1	0		2
<i>Rambutsinella sp.</i>	1	0	1	0	1		3
<i>Sminthuridae</i>	1	0	0	0	0		1
<i>Sphaeridia sp.</i>	0	1	0	0	0		1
<i>Willemia gr. buddenbrocki</i>	0	1	0	0	0		1
<i>Xenylla sp.</i>	1	0	1	0	1		3
<i>Yuukianura sp.</i>	1	1	0	0	1		3
Nombre de collemboles	2907	302	382	938	302	9	
Nombre d'espèces	13	6	7	5	6	?	
Densité (au dm ³)	1163	604	153	375	232	15	

Tableau 10 : Présence (1) ou absence (0) des espèces de collemboles dans les 5 cavités. Nombre d'individus et d'espèces, densité par cavité

Toutes les espèces ont été retrouvées en litière, aux abords des cavités sauf deux : (*Acherontiella sp.* et *Pararrhopalites sp.*) ne sont connues d'aucune autre station sur l'île de Santo. Cinq espèces (*Coecobrya aokii*, *Parisotoma sp.*, *Rambutsinella sp.*, *Xenylla sp.*, *Yuukianura sp.*) présentent des populations vraiment guanobies, plus denses qu'en surface. L'espèce *Parisotoma sp.* est rare, en surface, à Santo. D'autre part, dans le genre *Parisotoma*, aucune espèce n'était jusqu'à présent connue comme guanobie. La population abondante trouvée sur le guano de la cavité de Mba apporte donc une information importante.

La courbe spécifique d'accumulation des espèces, au niveau de l'île, chaque cavité étant considérée comme un échantillon montre que l'échantillonnage effectué n'est pas suffisant pour connaître tout le peuplement (Figure 8).

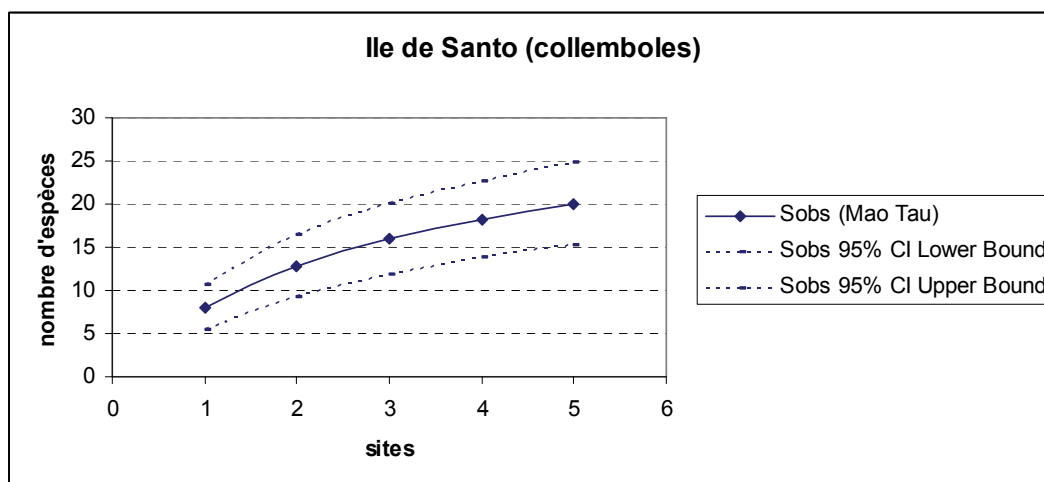


Figure 8 : Courbe d'accumulation des espèces de collemboles

3.3 Coléoptères

Nous avons observé 18 espèces de coléoptères (Tableau 11).

La plupart des espèces n'apparaissent que dans une seule cavité. D'autres espèces ont été observées sur certains sites mais n'ont pas été retrouvées dans les échantillons à cause de leur taille leur interdisant de passer à travers des mailles du Berlèse. Là encore, il y a de grandes différences entre les cavités. Rotal, Sarabo et Kafae ont une densité plus importante. Kafae abrite le plus grand nombre d'espèces (Tableau 11).

	Amont	Fapon	Kafae	Mba	Rotal	Sarabo	Occurrence
<i>Histeridae</i>	0	0	1	0	0	0	1
<i>Hydrophilidae sp1</i>	0	0	1	0	0	0	1
<i>Hydrophilidae sp2</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>Hydrophilidae sp3 ?</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>Nitidulidae</i>	0	0	0	0	37	0	1
<i>Pselaphidae</i>	0	1	0	0	0	0	1
<i>Ptiliidae</i>	0	0	0	0	0	16	1
<i>Scolytidae sp1</i>	0	0	0	0	0	18	1
<i>Scolytidae sp2</i>	0	1	0	0	0	0	1
<i>Scydmaenidae</i>	0	0	0	0	12	0	1
<i>Staphylinidae sp1</i>	0	0	0	0	0	1	1
<i>Staphylinidae sp2</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Tenebrionidae ?</i>	1	0	0	0	0	0	1
Coléo08	0	0	1	0	0	0	1
Coléo12	0	0	12	2	10	2	4
Coléo14	0	0	1	0	0	0	1
Coléo16	0	0	14	0	1	13	3
Coléo18	0	0	64	0	27	0	2
Nombre d'espèces	2	2	7	3	5	5	
Densité (au dm ³)	0.8	4	37.6	1.6	67	83.3	

Tableau 11 : Liste des espèces de coléoptères avec leur abondance par cavité et leur occurrence, ainsi que les densités et nombre d'espèces par cavité

3.4 Fourmis

Deux sous-familles sont représentées : Formicidae (7 espèces) et Ponerinae (2 espèces). Les fourmis de la grotte de Sarabo n'ont pas encore été déterminées (Tableau 12).

	Amont	Fapon	Kafae	Mba	Rotal	Sarabo	Occurrence
Nombre de fourmis	44	9	4	19	11	37	
<i>Formicidae sp1</i>	1	1	0	1	1		4
<i>Formicidae sp2</i>	0	1	1	0	0		2
<i>Formicidae sp3</i>	1	1	0	0	0		2
<i>Formicidae sp4</i>	0	0	1	1	1		3
<i>Formicidae sp5</i>	0	0	1	0	0		1
<i>Formicidae sp6</i>	1	0	0	0	0		1
<i>Formicidae sp7</i>	0	0	0	1	0		1
<i>Ponerinae sp1</i>	1	1	0	1	0		3
<i>Ponerinae sp2</i>	0	1	0	0	0		1
Nombre d'espèces	4	5	3	4	2	?	
Densité (au dm ³)	17.6	18	1.6	7.6	8.5	61.7	

Tableau 12 : Liste des espèces de fourmis avec leur abondance par cavité et leur occurrence, ainsi que les densités et nombre d'espèces par cavité

3.5 Composition des communautés

3.5.1 Acariens

La Figure 9 nous donne le résultat d'une analyse en composantes principales (ACP) sur les espèces d'acariens, en fonction des cavités. Le diagramme des valeurs propres (Figure 9A) montre qu'un tiers environ de la variance est expliquée par les deux premiers axes. Les espèces dominantes sur le premier axe UR02 et UR14. Sur le second axe, ce sont AC1, AC4, AS1, AS3 et OS03, en opposition (Figure 9B). Sur ces axes, les distances entre les différents échantillons permettent clairement d'identifier les différentes cavités (Figure 9C).

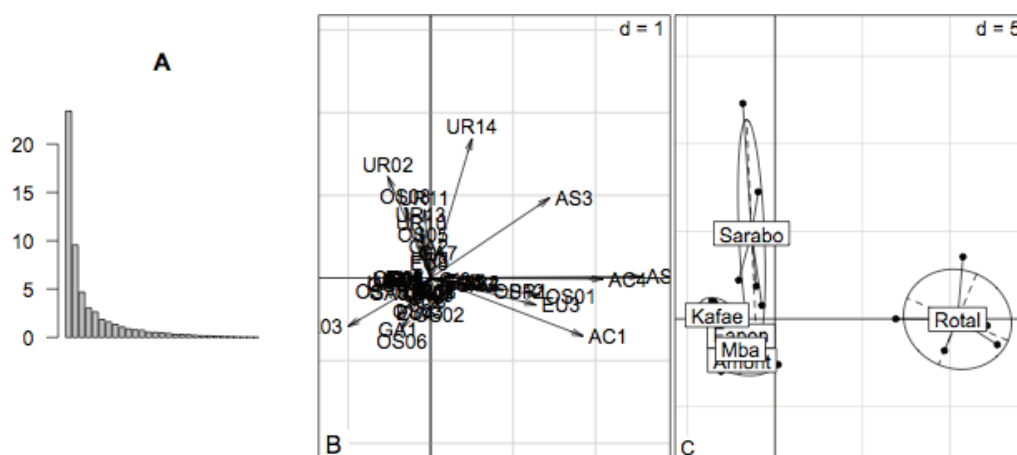


Figure 9 : Résultat d'une ACP. (A) diagramme des valeurs propres. (B) Carte des espèces d'acariens (ci-dessous le tableau des valeurs utilisées) (Axe1 horizontal-Axe2 vertical). (C) Carte des relevés groupés par grotte (Axe1 horizontal-Axe2 vertical).

Dans une ACP les abondances jouent un rôle important dans la détermination des axes principaux. Sachant que les abondances sont très variables d'une cavité à l'autre, nous avons également mené une analyse factorielle des correspondances (AFC) qui utilise les abondances relatives. La figure Figure 10 en donne les résultats.

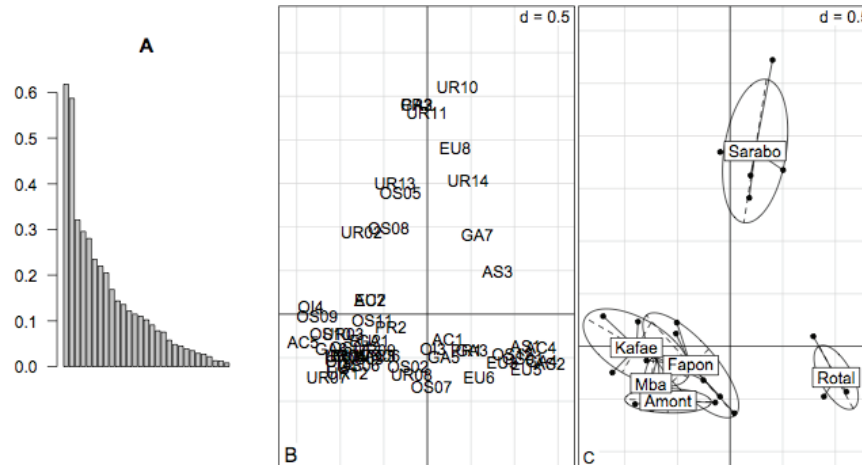


Figure 10 : Résultat d'une AFC. (A) diagramme des valeurs propres. (B) Carte des espèces d'acariens (Axe1 horizontal-Axe2 vertical). (C) Carte des relevés groupés par grotte (Axe1 horizontal-Axe2 vertical).

Les deux analyses ne regroupent pas les mêmes espèces sur les axes mais elles différencient bien de la même manière les cavités. Rotal et Sarabo sont clairement individualisées alors que les 4 autres sont plus groupées.

3.5.2 Collemboles

Les données pour les collemboles ne sont connues qu'en incidence (présence/absence) et pour 5 cavités seulement. Une ACP donne la figure Figure 11. Les valeurs propres ne montrent pas de dominantes. Les ellipses des cavités se recoupent, sauf pour Rotal qui se démarque légèrement.

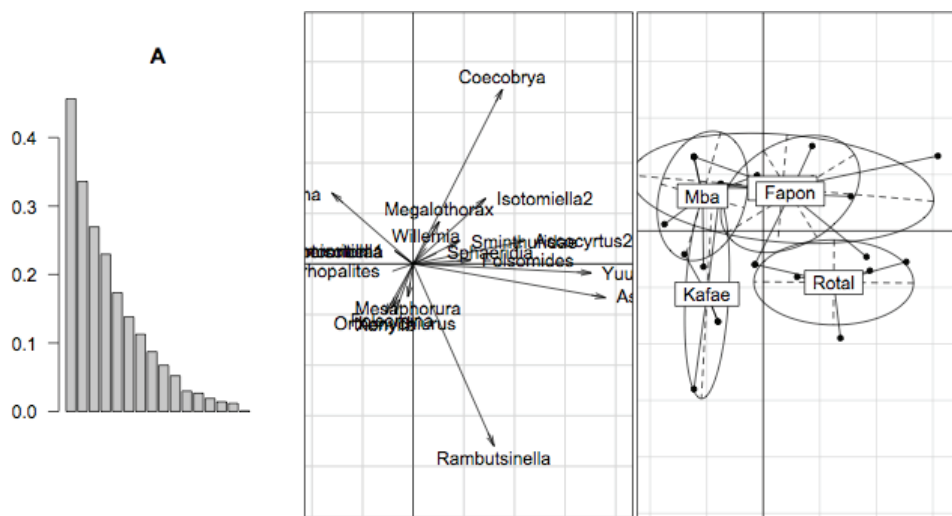


Figure 11 : Résultat d'une ACP. (A) diagramme des valeurs propres. (B) Carte des espèces de Collemboles (Axe1 horizontal-Axe2 vertical). (C) Carte des relevés groupés par grotte (Axe1 horizontal-Axe2 vertical).

3.5.3 Données environnementales

Une analyse avec les données environnementales a été effectuée (Figure 12). Il n'y a pas de structure nette. Une analyse de co-inertie entre les données environnementales et les espèces n'a donc pas été tentée. Le nombre de cavités est trop faible.



Figure 12 : Résultat d'une ACP. (A) diagramme des valeurs propres. (B) Carte des variables (Axe1 horizontal-Axe2 vertical). (C) Carte des cavités (Axe1 horizontal-Axe2 vertical).

4. Discussion

L'objectif principal de cette étude était d'étudier la biodiversité du peuplement du guano souterrain de l'île de Santo, nos hypothèses étant les suivantes :

- 1) Les divers sites à l'intérieur des cavités diffèrent les uns des autres du point de vue de l'abondance des organismes, de la richesse en espèces et de la structure des communautés.
- 2) Il y a de grandes différences entre les cavités du point de vue de l'abondance des organismes, de la richesse en espèces et de la structure des communautés.
- 3) Le peuplement est d'autant plus diversifié que la quantité de guano est importante.

Les résultats mettent en évidence :

- 1) une forte variation d'un site à l'autre à l'intérieur des cavités,
- 2) une variation entre les cavités, deux cavités se démarquant nettement des autres,
- 3) une diversité de peuplement non significativement liée à la quantité de guano.

Reprenons ces points en détail.

4.1 Différences d'un site à l'autre à l'intérieur des cavités

4.1.1 Abondance

Les densités minimum et maximum, données pour les acariens et pour chaque cavité (Tableau 6), montrent des variations très importantes. Dans la grotte de Sarabo, par exemple, les densités varient de 360 acariens / dm³ à 10350 acariens /dm³ (de 2722 à 80860 à Rotal). Les sites diffèrent donc de manière importante pour les densités d'arthropodes de la mésofaune du guano.

Les densités obtenues à Sarabo restent dans les limites citées dans la littérature. Welbourn (1999) cite des densités pouvant aller jusqu'à 17000 individus au dm³ de guano dans des grottes d'Arizona, confirmant les chiffres cités avant lui (Decu et al. 1974). Les densités obtenues à Rotal, particulièrement importantes, restent elles aussi dans les limites de la littérature car des nombres extrêmement élevés (33 millions/m²) ont été cités par Harris (1973).

4.1.2 Richesse en espèces

Le Tableau 7 résume les différences entre les sites des diverses cavités. Les grottes de Amont, Rotal et Sarabo sont très hétérogènes, les grottes de Mba, Kafae et Fapon semblant, en comparaison, plus homogènes. Or ces dernières grottes sont également les plus longues. Cette différence d'homogénéité pourrait provenir d'un biais de l'étude : dans les cavités présentant un petit développement, certains sites de prélèvement se trouvent forcément proches d'une entrée, dans la zone de transition entre les systèmes hypogés et épigés. Or Prous et al. (2004) ont montré que la richesse en espèces est plus forte dans cette zone de transition. Cependant, l'écart le plus petit (de 7 espèces à 11 espèces dans Mba) reste important. Les sites diffèrent donc les uns des autres, à l'intérieur d'une même cavité, du point de vue de la richesse spécifique.

4.1.3 Structure des communautés

Les courbes de Coleman, superposées aux courbes d'accumulation des espèces d'acariens, ont montré que, dans les cavités de Kafae, Rotal et Sarabo, les espèces ne sont pas réparties uniformément. La structure des communautés subit donc des variations d'un site à l'autre de ces cavités.

Ainsi notre première hypothèse est confirmée : les divers sites à l'intérieur des cavités diffèrent largement les uns des autres du point de vue de l'abondance des organismes, de la richesse en espèces et de la structure des communautés.

4.2 Différences entre les cavités

4.2.1 Abondance

Si l'on considère tous les organismes extraits du guano, les abondances varient de 1176 individus à Mba (trié en entier) jusqu'à 20925 à Rotal, pourtant sous-échantillonné au cinquième (Tableau 3). En estimant le nombre total d'organismes contenus dans les flacons sous-échantillonnés, nous constatons que les grottes de Amont, Fapon, Kafae et Mba ont des abondances du même ordre de grandeur (de 1100 à 4400 individus), alors qu'à Sarabo l'abondance est de l'ordre de 15000 et à Rotal l'abondance dépasse les 100 000 individus.

Les cavités de Sarabo et Rotal se démarquent donc nettement des autres au point de vue de l'abondance des arthropodes du guano.

Parmi les 6 cavités étudiées, 3 présentent des pullulations. La faune de Rotal est fortement dominée par les acariens AS1, celle de Sarabo par les acariens UR14. Dans la grotte de Mba, les 64 diploptides *Hypocambala anguina* de notre étude peuvent passer inaperçus mais ils traduisent en fait une forte pullulation, bien visible dans les prélèvements à vue.

D'autres pullulations ont été remarquées dans les autres cavités visitées. Cette étude, vu le faible nombre de cavités traitées, n'a pas permis de mettre en évidence la cause de ces pullulations et, étant ponctuelle dans le temps, elle ne nous donne aucune indication sur la durée des pullulations et leur caractère permanent ou cyclique.

Dans Bat Cave, Moulds (2006) signale une forte pullulation (>150000 individus récoltés par piégeage) de *Uroobovella coprophila* (acarien) en été, au moment de la reproduction des chauves-souris, et une présence très réduite (quelques centaines d'individus) en hiver, au moment de l'arrêt de production de guano. Il signale également que, dans une cavité où l'espèce guanobie *Neotemnopteryx australis* (dictyoptère) pullulait quelques années auparavant, il n'y avait plus que quelques jeunes lors de sa dernière visite.

4.2.2 Richesse en espèces

Dans notre étude, les acariens sont les organismes les plus abondants. C'est le cas dans la plupart des études sur le guano souterrain (Ferreira et Martins 1999). Nous avons observé 56

morphoespèces d'acariens (de 14 dans Sarabo à 25 dans Amont). Ce nombre est très élevé par rapport à ceux cités habituellement.

Moulds (2006), lors d'une étude sur deux grottes à guano d'Australie, en a observé 10 espèces (dont 6 espèces non déterminées) dans Bat Cave et 6 espèces (dont 2 non déterminées) dans Starlight Cave. Il faut cependant considérer que nos méthodes d'échantillonnage diffèrent. Nous avons échantillonné par extraction en Berlèse alors que Moulds a échantillonné par piégeage. Il est possible que certaines espèces ne soient pas du tout attirées par les pièges, ce qui expliquerait le faible nombre d'espèces trouvées en Australie.

Dans une liste de tous les arthropodes du guano répertoriés dans toutes les cavités d'Australie, Moulds (2004) cite 39 espèces d'acariens.

Moseley (2006), dans une étude de 26 cavités et 11 mines abandonnées d'Acadie (Canada), remarque que les communautés du guano sont dominées par les acariens et les collemboles. Il cite 26 espèces d'acariens (dont 22 trouvées sur du guano). Mais deux facteurs freinent les comparaisons : la température des cavités, de l'ordre de 6°C (24°C sur Santo) et la nature du guano. En Acadie le guano est principalement dû aux porcs-épics qui sont herbivores.

Ferreira et Martins (1999), dans une étude des communautés des invertébrés du guano souterrain du Brésil ne trouve aucun acarien sur le guano de chauves-souris malgré des extractions en Berlèse.

Nos données, en richesse spécifique des acariens, sont donc nettement plus élevées que celles citées habituellement dans la littérature pour les cavités à guano.

L'étude sur les collemboles aboutit aux mêmes conclusions (en 2004, Moulds ne cite que 9 espèces de collemboles pour l'ensemble des grottes à guano d'Australie).

Dans la même étude, il cite 86 espèces de coléoptères. Nous n'avons trouvé que 18 espèces de coléoptères mais cela ne présage en rien du nombre réel d'espèces de coléoptères dans les cavités de Santo car nous n'avons dénombré que ceux extraits par Berlèse, c'est-à-dire, ceux de très petite taille. D'autres espèces ont été récoltées lors des prélèvements à vue, mais nous ne disposons pas encore des résultats.

D'autre part, les courbes d'accumulation des espèces d'acariens (Figure 5) ont montré que les richesses spécifiques en acariens ne sont pas significativement différentes d'une cavité à l'autre. Nous ne pouvons donc pas valider l'hypothèse selon laquelle les cavités sont différentes du point de vue de la richesse spécifique.

4.2.3 Structure des communautés

Les analyses (Figure 9, Figure 10, Figure 11) montrent clairement des structures faunistiques distinctes entre les cavités. Les structures de Fapon, Kafae, Mba et Amont sont cependant proches alors que celles de Rotal et de Sarabo sont très nettement individualisées.

Notre deuxième hypothèse était qu'il y a de grandes différences entre les cavités du point de vue de l'abondance des organismes, de la richesse en espèces et de la structure des communautés. nous ne pouvons valider cette hypothèse sous cette forme. Les cavités sont équivalentes du point de vue de la richesse spécifique des acariens. Par contre, deux cavités, Rotal et Sarabo, se démarquent nettement des autres du point de vue de l'abondance et de la structure des communautés. Nous ajouterons que la faune du guano de l'île de Santo est particulièrement riche, au regard des autres études portant sur le même milieu.

4.3 Lien entre la quantité de guano et la diversité du peuplement

Nos analyses montrent clairement que les compositions faunistiques des acariens sont différentes d'une cavité à l'autre, celles de Rotal et de Sarabo étant particulièrement individualisées.

Ferreira et Martins (1999), dans une étude sur les communautés du guano des cavités du Brésil, montrent que, au niveau des familles, les acariens expriment des préférences pour des types spécifiques de guano. Moulds (2004) a montré que la distribution de l'acarien *Uroobovella coprophila*, qui pullule à certains moments, est directement liée à la répartition des sites de reproduction de la chauve-souris *Miniopterus schreibersii*.

Nous n'avons pas pu, dans cette étude, relier les différentes structures faunistiques à des types précis de guano (chauves-souris / salanganes, différentes espèces de chauves-souris) car les différentes communautés de producteurs de guano se sont avérées trop mélangées spatialement. Nous avons par exemple trouvé des plumes dans du guano que nous pensions être du guano exclusif de chauves-souris.

Les deux cavités contenant les plus grandes quantités de guano sont Rotal et Sarabo (Tableau 2). Ces deux cavités possèdent chacune une structure faunistique propre mais elles ne sont pas plus diversifiées que les autres cavités. Notre troisième hypothèse était que le peuplement est d'autant plus diversifié que la quantité de guano est importante. Nous ne pouvons ni infirmer, ni confirmer cette hypothèse.

Poulson et Lavoie (2000) suggèrent que le dépôt intermittent de guano qui se produit généralement en zone tempérée conduit à une dominance par quelques espèces tandis que le dépôt lent et régulier de guano en zone tropicale autorise des communautés plus diversifiées.

Là encore, nous ne pouvons ni infirmer ni confirmer cette théorie. En effet, les communautés de Santo sont bien diversifiées mais elles présentent également, dans chaque cavité, des espèces dominantes.

Moulds (2006) suggère que les communautés du guano dépendent plus de l'activité des chauves-souris (occupation temporaire/permanente, site dortoir/site de reproduction) que de la latitude. Dans notre étude, les deux grottes ayant une structure faunistique très marquée pour les acariens correspondent aux deux grottes abritant des chauves-souris en très grand nombre, recréant l'ambiance de milliers de chauves-souris agglomérées qui règne dans les sites de reproduction. Notre étude semblerait donc confirmer l'hypothèse de Moulds mais le petit nombre de cavités traitées relativise la portée de ce résultat.

Conclusion

Les grottes à guano sont des écosystèmes particuliers, caractérisés par un flux constant de nutriments en forte concentration, dans un environnement stable et très fragmenté. Il y a un manque flagrant d'informations sur ces écosystèmes. Il est donc important de poursuivre les études dans ce domaine.

L'étude de la biodiversité des écosystèmes du guano souterrain de l'île de Santo ne fait que commencer, puisque rien n'était connu jusqu'à présent sur ce sujet, et ne peut se résumer à ce travail. Cependant, les résultats obtenus ne sont pas négligeables et constituent une base solide pour la suite de l'étude.

Dans un premier temps, il reste à terminer la détermination de tous les échantillons récoltés dans le guano lors de l'expédition Santo 2006 (Berlèse, mais aussi prélèvements à vue). Il faudra ensuite mettre ces résultats en parallèle avec la faune totale des cavités, c'est-à-dire celle prélevée en dehors des dépôts de guano de façon à repérer les espèces strictement inféodées au guano. De même il faudra comparer cette faune avec celle obtenue par extraction en Berlèse des sols et litières situés à proximité des cavités.

Enfin, il serait intéressant de renouveler les prélèvements de façon à étudier l'évolution des communautés dans le temps, sur un cycle d'une année et à plus grande échelle sur plusieurs années. Il serait également intéressant d'étudier les caractéristiques physiques et chimiques du guano (humidité relative, pH, température, concentration en ammoniac) lors de chaque prélèvement.

Il est également important que d'autres études voient le jour, dans d'autres milieux souterrains tropicaux, insulaires ou continentaux.

- Athias-Binche F. 1982.** Ecologie des uropodes édaphiques (Arachniques : parasitoformes) de trois écosystèmes forestiers. *Vie milieu* **32 (1)**, 47-60.
- Braack L. E. O. 1989.** Arthropod inhabitants of a tropical cave « island » environment provisioned by bats. *Biological Conservation* **48**, 77-84.
- Bréhier F., Pineda R. 2005.** Mission de reconnaissance – Module Karst – Santo 2006, 17 octobre au 13 novembre 2005, 39 p.
- Burnham K. P., Overton W. S. 1978.** Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika* **65**, 623-633.
- Chapman, P. 1984.** The Invertebrate Fauna of the caves of Gunung Mulu National Park, Sarawak. *Gunung Mulu National Park, Sarawak. Sarawak Mus. J.* XXX. **51**.Part11.
- Chazdon R. L., Colwell R. K., Denslow J. S., Guariguata M. R. 1998.** Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of northeastern Costa Rica. *Forest biodiversity research, monitoring and modeling : conceptual background and old world case studies* (ed. by F. Dallmeier and J. A. Comiskey), 285-309. Parthenon Publishing Group, Paris.
- Chessel D., Dufour A. B., Thioulouse J. 2004.** The ade4 package-I : One-table methods. <http://pbil.univ-lyon1.fr/JTHome/ref/ade4-Rnews.pdf>
- Christiansen K., Willson M., Tecklin J. (1961).** Preliminary study of the microarthropod ecology of Hunters Cave. *The National Speleological Society Bulletin* **23(2)**: 63-70.
- Coleman B. D. 1981.** On random placement and species-area relations. *Mathematical Biosciences* **54**, 191-215.
- Colwell R. K. 1997.** EstimateS : stastitcal estimation of species richness and shared species from sample. Version 5. User's Guide and Application.
- Colwell R. K., Mao C. X., Chang J. 2004.** Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* **85(10)**, 2717-2727.
- Colwell R. K. 2006.** EstimateS : stastitcal estimation of species richness and shared species from sample. Version 8. User's Guide and Application. Published at : <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Culver D. C., Christman M. C., Elliott W. R., Hobbs H. H., Reddell J. R. 2003.** The North American obligate cave fauna: regional patterns. *Biodiversity and Conservation* **12**, 441-468.
- Decu V. 1986.** Some considerations on the bat guano synusia. *Travaux Institut de Speologie "Emile Racovitza"* **25**, 41-51.

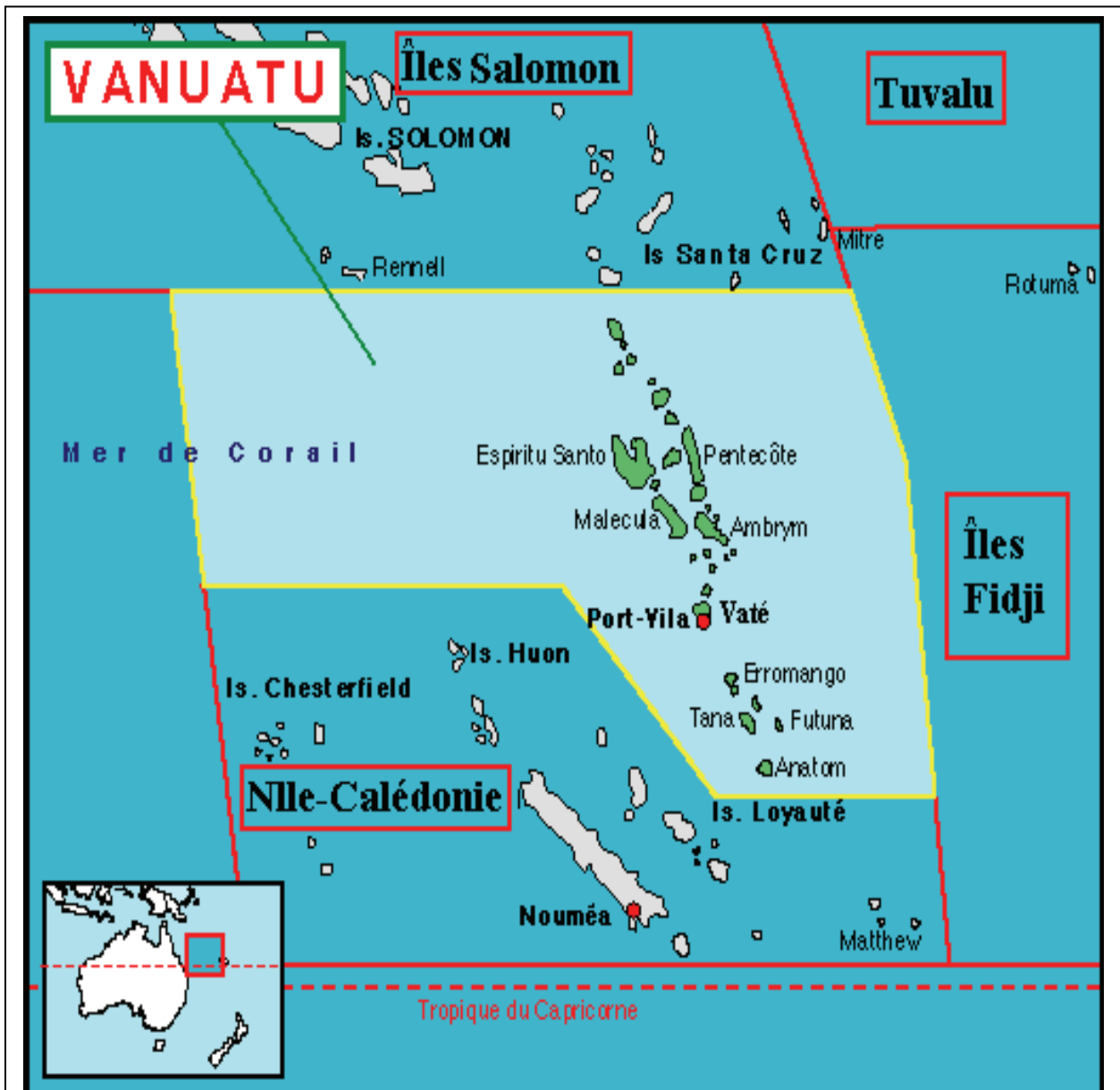
- Decu V., Negrea A., Negrea S. (1974).** Une oasis biospéologique tropicale développée dans une région tempérée: "Pestera lui Adam" de Baile herculane (Carpatés méridionales, Roumanie). *Travaux de l'Institut Spéléologique "Emile Racovitza"* 13: 81-103.
- Decu V., Tufescu M. V. 1976.** Sur l'organisation d'une biocénose extrême : la biocénose du guano de la grotte « Pestera lui Adam » de Baile Herculane (Carpatés méridionales, Roumanie). *Travaux de l'Institut de Spéologie « Emile Racovitza »* 15, 113-132.
- Deharveng L., Bedos A. 2000.** The cave fauna of Southeast Asia: Origin, evolution and ecology. In *Subterranean Ecosystems* (ed. Wilkens, H., Culver, D.C. & Humphreys, W.F.), *Ecosystems of the World*, Volume 30, pp. 603-632. Elsevier.
- Derraik J. G.B., Closs G. P., Dickinson K. J.M., Sirvid P., Barratt B. I.P., Patrick B. H., 2002.** Arthropod morphospecies versus taxonomic species: a case study with Araneae, Coleoptera, and Lepidoptera. *Conservation Biology* 16, 1015-1023.
- Dittmar K., Porter M., Price L., Svenson G., Whiting M. 2005.** A brief survey of invertebrates in caves of Peninsular Malaysia. *Malaysian Nature Journal* 57(2), 221-233.
- Ducarme X. 2003.** Convergences et divergences microadaptatives chez les acariens endogés et cavernicoles. Thèse, Université catholique de Louvain, Faculté d'ingénierie agronomique, biologique et environnementale, Belgique.
- Dayan T., Simberloff D., Yom-Tov Y. (1989).** Inter- and intraspecific character displacement in mustelids. *Ecology* 70(5), 1526-1539
- Elliott W. R. 2007.** Zoogeography and biodiversity of Missouri caves and karst. *Journal of Cave and Karst Studies* 69(1), 135-162.
- Evans G. O. 1992.** Principles of Acarology. CAB International, Wallingford, UK, 563 p.
- Ferreira R. L., Martins R. P. 1999.** Trophic structure and natural history of bat guano invertebrate communities, with special reference to Brazilian caves. *Tropical Zoology* 1, 231-252.
- Frontier S., Pichod-Viale D. 1991.** Écosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Éd. Masson, Paris, 392 pp.
- Gers C. 1998.** Diversity of energy fluxes and interactions between arthropod communities : from soil to cave. *Acta Oecologica* 19, 205-213.
- Gini C. 1912.** Variabilità e mutabilità, studi economicoaguridici della facoltà di giurisprudenza dell. Technical report, Università di Cagliari III.
- Gnaspini P. 1992.** Bat guano ecosystems. A new classification and some considerations, with special references to Neotropical data. *Mémoires de Biospéologie* 19, 135-138

- Gnaspini P., Trajano E. 2000.** Chapter 13. Guano communities in tropical caves. In “Ecosystems of the world. Subterranean ecosystems”; (Eds H. Wilkens, D. C. Culver and W. F. Humphreys). (Elsevier : Amsterdam).
- Harris J. A. 1970.** Bat guano cave environment. *Science* **169**, 1342-1343.
- Harris J. A. 1971.** Dynamics of a bat-guano cave ecosystem with particular reference to the guano mite *Uroboovella coprophila* (Womersley). PhD Thesis. University of Queensland, Brisbane.
- Harvey M. S., Parnaby H. E. 1993.** Records of pseudoscorpions associated with bats. *Australian Mammologist* **16** : 39-40.
- Hill S. B. 1969.** The ecology of bat guano in Tamana Cave, Trinidad, W.I. *Ph. D. Thesis, University of West Indies, Trinidad*, 311 PP.
- Hill S. B. 1981.** Ecology of bat guano in Tamana Cave, Trinidad, W.I. In : *Proceedings 8th International Speleological Congress, Bowling Green*, 243-246.
- Hill M. O. 1973.** Diversity and evenness : a unifying notation and its consequences. *Ecology* **54**, 295-302.
- Horst R. 1972.** Bats as primary producers in an ecosystem. *Bulletin of the National Speleological Society* **34**, 49-54.
- Howarth F. G. 1983.** Ecology of cave arthropods. *Annual review of Entomology* **28**, 365-389.
- Jeannel R. 1926.** Faune Cavernicole de la France, avec une Étude des Conditions d'Existence dans le Domaine Souterrain. Paris. Lechevalier.
- Lamprecht G., Weber F. 1992.** Spontaneous locomotion behaviour in cavernicolous animals : the regression of the endogenous circadian system. *The natural history of biospeleology*. Camacho A. I. Madrid, Spain, National Museum of Natural Sciences, 225-262.
- Lips B., Lips J., Pineda R. 2005.** Vanuatu 2005, rapport de pré-expédition du 22 juillet au 30 août, 72 p.
- Lips B., Lips J., Bréhier F., Pineda R. 2006.** Expédition SANTO 2006, rapport officiel des deux missions de reconnaissance 2005, Muséum National d'Histoire Naturelle, 109 p.
- Mac Arthur R. H., Wilson E. O. 1969.** The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Magurran A. E. 1988.** Ecological diversity and its measurement. Cambridge, Cambridge University press.

- Moseley M. 2007.** Acadian biospeleology: composition and ecology of cave fauna of Nova Scotia and southern New Brunswick, Canada. *International Journal of Speleology*, **36** (1), 1-21.
- Moulds T. A. 2004.** Review of Australian Cave Guano Ecosystems with a Checklist of Guano Invertebrates. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* **125**, 1-42
- Moulds T. A. 2006.** The seasonality, diversity and ecology of cavernicolous guano dependent arthropod ecosystems in southern Australia. PhD Thesis. University of Adelaide, Australia.
- Noti MI, André H. A., Ducarme X., Lebrun P. 2003.** Diversity of soil oribatid mites (Acari : Oribatida) from High Katanga (Democratic Republic of Congo) : a multiscale and multifactor approach. *Biodiversity and Conservation* **12**, 767-785
- Pavoine S. 2005.** Méthodes statistiques pour la mesure de la biodiversité. Thèse de doctorat, Université Lyon 1, 391 p.
- Peet R. K. 1974.** The measurement of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics* **5**, 285-307.
- Poulin R. 1998.** Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities. *Journal of Parasitology* **84**, 485-490.
- Poulson T. L., White W. B. 1969.** The cave environment. *Science* **165**, 971-981.
- Poulson T. L. 1972.** Bat guano ecosystems. *Bulletin of the National Speleological Society* **34**, 55-59.
- Poulson T. L., Lavoie K. H. 2000.** The trophic basis of subsurface ecosystems. In *Subterranean Ecosystems* (ed. Wilkens, H., Culver, D.C. & Humphreys, W.F.), *Ecosystems of the World*, Volume 30, pp. 231-249. Elsevier.
- Prous X., Ferreira R. L., Martins R. P. 2004.** Ecotone delimitation : Epigeal-hypogean transition in cave ecosystems. *Austral Ecology* **29**, 374-382.
- Richards A. M. 1971.** An ecological study of the cavernicolous fauna of the Nullarbor Plain Southern Australia. *Journal of the Zoological Society of London* **164**, 1-60.
- Schneider K., Culver D. C. 2004.** Estimating subterranean species richness using intensive sampling and rare fraction curves in a high density cave region in West Virginia. *Journal of caves and Karst Studies* **66**, 39-45.
- Simpson E. (1949).** Measurement of diversity. *Nature*, 163 : 688.
- Smith E. P., Van Belle G. 1984.** Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics* **40**, 119-129.
- Tardieu V., Barnéoud L. 2007.** Santo les explorateurs de l'îles planète. Ed Belin. 287 p.

- Thibaud J. M., Deharveng L. 1994.** Collembola. In: Juberthie, Ch. & Decu, V. (Eds) Encyclopaedia biospeologica. Tome 1. Société de Biospéologie, Moulis.
- Van Rensburg B.J.; McGeoch M. A.; Chown S.L.; Van Jaarsveld A.S 1999.** Conservation of heterogeneity among dung beetles in the Maputaland Centre of Endemism, South Africa. *Biological Conservation* **88- 2**, 145-153.
- Welbourn W. C. 1999.** Invertebrate Cave Fauna of Kartchner Caverns, Kartchner Caverns, Arizona. *Journal of Cave and Karst Studies* **61(2)**, 93-101.
- Zacharda M. 1980.** Soil mites of the family Rhagidiidae (Actinedida: Eupodoidea). Morphology, systematics, ecology. *Acta Universitatis Carolinae Biologica* **5-6**, 489-785.
- Zagmajster M., Culver D. C., Sket B. 2008.** Species richness patterns of obligate subterranean beetles (Insecte : Coleoptera) in a global biodiversity hotspot – effect of scale and sampling intensity. *Diversity and Distributions* **14**, 95-105.
- Zekely J., Van Dover C. L., Nemeschkal H. L., Bright M. 2006.** Hydrothermal vent meiobenthos associated with mytilid mussel aggregations from the Mid-Atlantic Ridge and the East Pacific Rise. *Deep-sea research part I- oceanographic research papers* **53-8**, 1363-1378.
- Zeh D. W., Zeh J. A. 1992.** Dispersal-generated sexual selection in a beetle-riding pseudoscorpion. *Behaviour Ecology and Sociobiology* **30**, 135-142.

Annexe 1 : Carte d'identité du Vanuatu



Carte d'identité du Vanuatu

Capitale :	Port Vila (île d'Efaté)
Surface :	12 200 km ²
Nombre d'habitants :	200 000 habitants ; 16 hab/km ²
Habitants :	Ni-Vanuatu (Nivan)
Nombre d'îles :	Une centaine dont une douzaine d'importantes
Provinces :	Malampa, Penama, Sanma, Tafea, Torba
Langues officielles :	bichlamar, anglais, français (et environ 120 langues traditionnelles)
Indépendance :	30 juillet 1980

Annexe 2 : Carte de localisation des cavités de Santo



Chaque numéro correspond à une cavité explorée.

Les cavités sont creusées dans le calcaire. Il n'y en a donc pas dans la partie volcanique de Santo.

Annexe 3 : Méthode de sous-échantillonnage utilisée

Le contenu du flacon (20 ml) est versé dans un tube conique Falcon (50 ml).

Le flacon est rincé plusieurs fois à l'alcool, complétant ainsi jusqu'à 50 ml.

Le tube Falcon est secoué pendant plusieurs minutes pour homogénéiser son contenu.

Ensuite 40 ml sont rapidement versés dans un autre tube Falcon. Après sédimentation le guano et les animaux sont transférés dans le flacon d'origine.

Il reste donc théoriquement le cinquième du flacon initial dans le tube conique. Le bouchon et les parois sont nettoyées à l'alcool complétant ainsi le tube.

Avantage du tube Falcon : il est gradué, son contenu est facile à homogénéiser (en le bouchant et le renversant plusieurs fois), son contenu est facilement transférable, et son culot conique permet de bien concentrer.

Annexe 4 : Récapitulatif des récoltes

	Amont	Fapon	Kafae	Mba	Rotal	Sarabo	Total
Acariens	1040	691	634	581	19509	2950	25405
Coléoptères	2	2	94	4	110	64	276
Araignées	8	1	2	0	2	0	13
Collemboles	2907	302	302	382	938	9	4840
Dermaptères	0	0	0	0	0	6	6
Diploures	1	0	0	0	3	0	4
Diptères	12	4	18	1	289	121	445
Fourmis	44	9	4	19	11	37	124
Hétéroptères	0	1	0	0	12	0	13
Homoptères	0	0	0	0	0	2	2
Isopodes	4	2	0	35	0	0	41
Myriapodes	37	0	20	67	1	0	125
Opilions	0	0	0	0	1	0	1
Orthoptères	1	0	0	0	0	0	1
Pseudoscorpions	0	0	0	0	40	8	48
Schizomides	2	0	0	0	0	0	2
Thysanoptères	0	0	0	0	1	0	1
Tinéides	352	56	453	84	3	359	1307
Autres larves	2	3	77	1	3	0	86
Autres	2	0	4	0	0	0	6
œufs	10	0	11	2	2	28	53
Total	4424	1071	1619	1176	20925	3584	32799

Annexe 5 : Jeu de données complet

AC1	7	4	5	6	7	8	1	23	16	6	59	5	553	988	32	672	1113	4	5	50	16	63	2	
AC2													1					1	4					
AC3													53	215	246	702	1175							
AC4																								
AC5																								
AS1													496	4653	173	1331	3146							
AS2													25	976	17	59	57		4			56	44	10
AS3																								
EU1													1											
EU2													42	2	27	127	91			23	5			
EU3																								
EU4													6											
EU5													4											
EU6																								
EU7																								
EU8																								
GA1	44	33	234	61	112	22	2	24	136				77					14	21	4	1	13	1	
GA2																								
GA3																								
GA4													3					5						
GA5													3											
GA6																								
GA7													1											
Larves_nymphes_gammasas	30	19	75	36	34	25	29	113	35	102			21	79	7	11		7	1	7	6	7	3	
O11																								
O12																								
O13																								
O14																								
OS1													104	1	3	904	56							
OS2													13			2								
OS3																								
OS4																								
OS5																								
OS6																								
OS7																								
OS8																								
OS9																								
OS10																								
OS11																								
OS12													32			1								
Larves_nymphes_oribates													11			20								
PR1													22	37	6	5	20							
PR2																								
PR3																								

