

# Études paléoenvironnementale et paléoclimatique à partir de restes d'insectes retrouvés dans le guano de Nouvelle-Calédonie : caractérisation, taxonomie et recherches méthodologiques

Jérémy Rollin

▶ **To cite this version:**

Jérémy Rollin. Études paléoenvironnementale et paléoclimatique à partir de restes d'insectes retrouvés dans le guano de Nouvelle-Calédonie : caractérisation, taxonomie et recherches méthodologiques. Archéologie et Préhistoire. 2017. dumas-01560633

**HAL Id: dumas-01560633**

**https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-01560633**

Submitted on 11 Jul 2017

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - ShareAlike 4.0 International License

**Master 2 Évolution Patrimoine Naturel et Sociétés**
**Mention Quaternaire et Préhistoire.**
**Année universitaire 2016-2017.**

# Études paléoenvironnementale et paléoclimatique à partir de restes d'insectes retrouvés dans le guano de Nouvelle-Calédonie : Caractérisation, taxonomie et recherches méthodologiques




Mémoire présenté par Jérémy Rollin :

Sous la direction de :

Romain GARROUSTE, ISYEB UMR 7205 (MNHN/CNRS/UPMC/EPHE), Muséum national d'histoire naturelle

Anne-Marie SÉMAH, LOCEAN UMR 7159 (IRD/CNRS/UPMC/MNHN), Muséum national d'histoire naturelle

Remerciements :

L’idée de travailler sur les insectes en contexte paléoenvironnemental n’était pas nouvelle pour moi. C’est pourquoi lorsque nous étions à Nanjing lors de l’International master module in Quaternary and Prehistory of Southeast Asia’ (IMQP) et qu’Anne-Marie Sémah a évoqué l’étude du guano de Nouvelle-Calédonie j’ai saisi l’occasion de travailler sur un sujet unique et qui répondait à mes attentes. Je tiens donc tout d’abord à remercier Anne Marie Sémah qui m’a fait confiance, pour m’avoir soutenu et qui m’a donné le matériel nécessaire pour réaliser ce travail de Master 2 et Romain Garrouste pour avoir cru en ce projet, ses nombreuses idées innovantes et pour m’avoir fourni de précieux conseils et contacts.

Je voudrais remercier Christophe Falguères directeur de l’UMR 7194 - Histoire naturelle de l’Homme préhistorique (HNHP) et Philippe Grandcolas directeur de l’UMR 7205 - Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité (ISYEB) pour avoir financé ce stage de master 2 pendant 4 mois.

Je voudrais également remercier les nombreuses personnes dont l’aide et les compétences ont permis de mener ce travail à son terme.

En premier lieu, l’équipe de Bondy : Hugues Boucher, Thierry Pilorge, Magloire Mandeng-Yogo, Hanane Aroui (pour m’avoir aidé pour la prise de pH), Mercedes Mendez, Irina Djouraev, Fethiye Cetin, Claire Lazareth, Kevin Lemonnier pour leur accueil, leur bonne humeur et leur disponibilité. Merci à Denis Wirrmann pour les compléments d’information et les échanges que nous avons eus.

Je voudrais aussi remercier Vincent Lebreton pour m’avoir accueilli au sein du laboratoire de palynologie de l’Institut de Paléontologie Humaine (IPH) et à Julien Azuara pour avoir répondu à mes nombreuses questions pour les analyses statistiques.

Je voudrais également remercier Sylvain Pont pour son aide lors des prises de vue au MEB de la direction des collections, hébergé dans les laboratoires de l’Institut de Minéralogie, de Physique des Matériaux et de Cosmochimie (MNHN).

Un grand merci à Anne Michelin, Maitre de Conférences au CRCC (Centre de la Recherche sur la Conservation des Collections - UMR 3224) pour m’avoir permis de réaliser l’analyse en proche infrarouge de mes échantillons, ainsi que pour sa précieuse aide lors du traitement statistique des données.

Un grand merci à l’équipe du SSM : Service de Systématique Moléculaire du Muséum national d'histoire naturelle (UMS 2700 - MNHN/CNRS). Merci à Rodolphe Rougerie pour ses conseils et la bibliographie qu’il m’a fournie. Merci à Benoit Gangolf pour sa présence et son aide. Un grand merci à Regis Debruyne qui m’a aidé lors des analyses metabarcoding.

Merci à François Sémah de m’avoir permis de présenter mon sujet d’étude à des étudiants en première année de l’Université Pierre et Marie Curie (UPMC) lors d’un séminaire d’enseignement.

Merci à Omar Choa pour nos nombreux échanges et pour m'avoir permis d'observer son matériel. L'échantillon de guano provenant de la grotte de Tabon aux Philippines date de 38 000 BP et on y retrouve encore des restes d'insectes ! Ces données laissent entrevoir des perspectives prometteuses pour l'avenir de l'entomologie dans l'arsenal des disciplines paléoenvironnementales.

Un grand merci à Anthony Borel qui m'a accueilli au sein des laboratoires du Musée de l'Homme et qui m'a aidé pour les prises de vues au microscope Hirox.

J'adresse également des remerciements à Marie Pierre Ruas et Michel Lemoine (UMR 7209 CNRS/MNHN) pour m'avoir permis de faire des photos au sein du plateau d'archéobotanique ainsi que pour nos discussions et les observations de nouveaux caryopses archéologiques parasités et carbonisés.

Je voudrais aussi remercier les personnes du MNHN sans qui les identifications taxonomiques n'auraient pas abouti aussi rapidement. Merci de leur patience et de leurs observations, car je suis bien conscient qu'il n'est pas évident, voire parfois impossible (pour ne pas dire perte potentielle de temps) de mettre un nom sur un fragment de fragment d'insecte qui a de grandes chances de ne pas être répertorié ou d'être une espèce cryptique.

Un grand merci à l'équipe de paléoentomologie de l'ISYEB, à André Nel pour ses connaissances extraordinaires, sa sympathie et sa bibliothèque plus que complète, à Patricia Nel pour son aide et ses observations, à Laure Dessuter-Grandcolas pour son aide lors de l'identification des quelques fragments d'Orthoptera et Alexander Kirejtshuk (Zoological Institute, Saint-Petersbourg) pour avoir validé mes identifications de Coleoptera.

Également un grand merci à Claire Villemant pour son aide à la détermination des Hyménoptères, ses conseils et les nombreux documents qu'elle m'a fournis et à Agnièle Touret-alby pour son aide et son soutien lors de mes recherches dans la collection d'Hyménoptera.

Merci à Jean Bernard Huchet pour sa réactivité et son aide dans l'identification des pupes de Diptera.Merci à Hélène Perrin pour ses observations sur mes échantillons de Curculionidae et ses identifications.

Merci à Thibault Ramage consultant indépendant en Entomologie pour ses connaissances sur l'entomofaune tropicale et les identifications pour laquelle il m'a aidé, notamment chez les Formicidae. Et Merci à Hervé Jourdan d'avoir corrigé ou validé ces identifications.

Mes remerciements vont également à tout le personnel technique et administratif de l'IPH pour leur concours et disponibilité.

Merci à mes voisins de bureau, étudiants ou non dans les nombreux laboratoires par lesquels j'ai transité durant mon stage, pour nos conversations (presque) scientifiques.

Merci à ma famille pour le soutien qu'elle m'a apporté et à ma compagne pour son aide et sa patience.

# Table des matières

Liste des figures / Figures List ..... 4
Liste des tableaux / Tables List ..... 5
Introduction ..... 6
Partie 1 : Cadre de l'étude ..... 9
1. État de l'art : Paléoentomologie et archéoentomologie. ..... 9
1.1 Objectifs des études archéoentomologiques : Rappels généraux. ..... 10
1.2 La paléoentomologie environnementale : Définition et généralité ..... 11
2. Généralités, Géologie et Géomorphologie de la Nouvelle-Calédonie ..... 13
3. Le climat et ses fluctuations en Nouvelle-Calédonie ..... 16
3.1 Année neutre (sans le Mode ENSO) ..... 16
3.2 Année touchée par le Mode ENSO ..... 17
3.2.1 El Niño ..... 17
3.2.2 La Niña ..... 17
4. Biodiversité de la Nouvelle-Calédonie ..... 17
4.1 La flore et les principales formations végétales ..... 18
4.2 L'entomofaune ..... 20
5. Écologie des prédateurs et du guano ..... 21
5.1 Salanganes diurnes ..... 22
5.2 Les chiroptères nocturnes ..... 23
5.3 Le guano : un écosystème à part entière ..... 25
6. État de l'art: prélèvement et analyses multiproxies (Projet Guacamolé et CAID). ..... 26
6.1 Chronologie du sondage ..... 27
6.2 Données palynologiques ..... 27
6.3 Données isotopiques ..... 28
Partie 2 : Matériels et méthodes. ..... 30
1. Provenance du matériel et stratégies d'analyses ..... 30
2. Traitement et extraction de la fraction entomologique ..... 32
3. Détermination des restes d'insectes ..... 34
3.1 Systématique et taxonomie ..... 34
3.1.1 Méthode de détermination ..... 34
3.1.2 Quantification de la fraction entomologique. ..... 37
3.2 Infrarouge ..... 38
3.2.1 Choix de la méthode ..... 38
3.2.2 Équipements et paramètres. ..... 39

3.2.3 Matériel à analyser et préparation. ....39
3.2.4 Traitement statistique des données infrarouges ....39
3.3 Analyses moléculaires. ....40
3.3.1 Test du pH pour analyse ADN. ....40
3.3.2 Choix du marqueur moléculaire et recherche d'amorces ....41
3.3.3 Protocole d'extraction ....42
3.3.4 Quantification d'ADN total ....43
3.3.5 Profil de dégradation. ....43
3.3.6 Amplification PCR. ....44
3.3.7 Purification ADN. ....44
3.3.8 Séquençage d'ADN par NGS ....44
Partie 3 : Résultats ....45
1. Analyse granulométrique ....45
2. Taxonomie ....46
2.1 Taxons en présence ....46
2.2 Spectres taxonomiques globaux ....48
2.2.1 HAK1 1-2 ....48
2.2.2 HAK1 12-13 ....49
2.2.3 HAK1 22-23 ....49
2.2.4 HAK1 32-33 ....49
2.2.5 HAK1 42-43 ....49
2.2.6 HAK1 51-52 ....50
2.2.7 HAK1 62-63 ....50
2.2.8 HAK1 71-72 ....50
2.2.9 HAK1 82-83 ....51
2.2.10 HAK1 91-92 ....51
2.3 Traitement des données ....51
2.3.1 Traitements statistiques sur les assemblages entomologiques ....52
2.3.1.1 Hymenoptera ....52
2.3.1.1.1 Formicidae ....52
2.3.1.1.2 Chalcidoidae ....56
2.3.1.2 Coleoptera ....58
2.3.2 Comparaison avec l'ensemble des proxies environnementaux. ....59
2.3.2.1 Statistiques multivariées sur l'ensemble des données. ....59
2.3.2.2 Synthèse de l'information biologique. ....61
2.3.2.3 Matrice de données paléoenvironnementales : comparaison des proxies ....63

3. Données de spectroscopie infrarouge (SWIR) .....63
4. Résultats des analyses moléculaires. .....66
Partie 4 : Interprétations et discussions .....66
1. Influence des évènements naturels et anthropiques sur les cortèges d'insectes .....66
1.1 Réponses des insectes aux phases du Mode ENSO. .....66
1.2 Réponses des insectes face aux périodes de floraison et aux changements anthropiques. .....68
2. Des restes d'insectes dans le guano fossile ? Potentiel de la paléoentomologie en contexte karstique tropical au Quaternaire. Exemple de la grotte Tabon (Palawan, Philippines). .....69
Conclusion et perspectives. .....70
Bibliographie .....72
Résumé / Abstract .....80
Liste des Annexes .....1

# Liste des figures / Figures List

## Partie 1 : Cadre de l'étude

Figure 1. Les apports de l'entomologie à l'étude des sites archéologiques.....10
Figure 2. Aperçu du relief général de la Nouvelle-Calédonie.....13
Figure 3. Carte géologique simplifiée de la Nouvelle-Calédonie : les principales unités géologiques.....14
Figure 4. Principales manifestations des évènements El Niño / La Niña).....16
Figure 5. Carte simplifiée des principales formations végétales de la Nouvelle-Calédonie et des Iles Loyautés.....18
Figure 6. Contenu pollinique synthétique des échantillons de surface du guano de salanganes de la grotte Hama (Lifou, Îles Loyauté Nouvelle-Calédonie).....28
Figure 7. Lithologie du sondage HAK1 et certains marqueurs (isotope δD et δC13).....28

## Partie 2 : Matériels et méthodes.

Figure 8. La Nouvelle-Calédonie et la localisation des grottes échantillonnées. .....31
Figure 9. Protocole d'extraction de la fraction entomologique……..33
Figure 10. Protocoles utilisés pour extraire l'ADN des différents échantillons…….. 42

## Partie 3 : Résultats.

Figure 11. Résultats de l'analyse granulométrique .....52
Figure 12. ACP : analyse granulométrique ……46
Figure 13. Nombre de taxons déterminés en fonction du nombre de restes ….....……52
Figure 14. Histogramme des effectifs cumulés : Formicidae ……..……54
Figure 15. ACP : Formicidae, profondeur, analyses isotopiques et données météorologique (Niño, Niña, pluie)…….54
Figure 16 Test de co-inertie réalisée sur les données environnementales et les Formicidae……...….55
Figure 17. Histogramme des effectifs cumulés : Chalcidoideae……..……...….56
Figure 18. ACP : Chalcidoidea, profondeur, analyses isotopiques et données météorologique (Niño, Niña, pluie)…….……56
Figure 19. AFC : Chalcidoidea, profondeur, analyses isotopiques et données météorologiques (Niño, Niña, pluie)…….……57
Figure 20. Histogramme des effectifs cumulés et courbe de tendance générale pour l'assemblage de Coleoptera présent à HAK1……58
Figure 21. ACP : Coleoptera, profondeur, analyses isotopiques et données météorologiques (Niño, Niña, Pluie)…….. ……..59
Figure 22. Exemples de quelques échantillons analysés à l'aide de la caméra hyperspectrale SWIR…….63
Figure 23. ACP : MBK, HA, NEA, KOUM et UHK……...……65
Figure 24. ACP : HAK1 51-52, HAK1 62-63, HAK1 82-83 et HAK1 91-92……..…….……65

## Partie 4 : Interprétation et discussions

Figure 25. Fémur d'insecte extrait du sédiment de la grotte de Tabon, (Palawan, Philippines)…..……..70

# Liste des tableaux / Tables List

## Partie 2 : Matériels et méthodes.

Tableau 1. Tableau récapitulatif des prélèvements étudiés dans le cas de cette étude .....31
Tableau 2. Tableau présentant les différents échantillons, leurs poids et les analyses dont ils ont fait l'objet. .....34
Tableau 3. Insectes actuels analysés par spectroscopie infrarouge .....39
Tableau 4. pH des échantillons MBK, NEA, KOUM et HAK.....41
Tableau 5. Tableau présentant les différents échantillons analysés au SSM ainsi que leurs poids et la quantité d'ADN présente en Qubit (en ng d'ADN /mg de guano).....43

## Partie 3 : Résultats

Tableau 6. Bilan des analyses granulométriques. .....48
Tableau 7. Tableau 7 Résultats des corrélation de «Spearman » sur la granulométrie. .....51
Tableau 8. Bilan des déterminations dans les différents prélèvements. .....48
Tableau 9.. Nombre de taxons par unité stratigraphiques de corrélation de «Spearman » .....51
Tableau 10. Tableau présentant les différents niveaux de corrélation entre les fourmis et les facteurs environnementaux. .....55
Tableau 11. Résultats des tests de corrélation de Spearman avec les facteurs climatiques et les Chalcidoidea. Plus la valeur est positive, plus les facteurs climatiques jouent en faveur de l'insecte en question et inversement. .....57
Tableau 12. Résultats des tests de Spearman avec les facteurs climatiques et les Coléoptères .....59

## Introduction

Actuellement le développement des recherches en paléoclimatologie et paléoenvironnement met aussi bien l'accent sur l'étude des grands changements climatiques des cycles glaciaires/interglaciaires que sur les variations récentes de l'Holocène. Les fluctuations climatiques séculaires ont eu un impact important sur les activités humaines pendant les périodes préhistoriques, notamment en matière de colonisations. Ces fluctuations se manifestent d'autant plus de nos jours, une meilleure connaissance du climat et de sa variabilité est donc primordiale pour comprendre comment ces changements affectent l'environnement, l'habitat humain ainsi que la biodiversité. Les mécanismes climatiques responsables de cette variabilité naturelle en Océanie sont mal connus. À l'échelle interannuelle, les grandes oscillations dues au mode ENSO (El Niño/Southern Oscillation) qui affectent les îles d'Océanie résultent d'interactions entre océan et atmosphère.

L'étude des fluctuations récentes requiert des archives climatiques à hautes résolutions temporelles et spatiales, ainsi que des méthodologies permettant de reconstruire quantitativement et qualitativement des paramètres climatiques dont les variations sont de faibles amplitudes. Il est nécessaire de mieux comprendre la variabilité climatique au cours de l'Holocène afin de mettre en perspective le réchauffement actuel dans le contexte de la variabilité climatique. L'acquisition des enregistrements de ces oscillations doit permettre de mieux comprendre leurs mécanismes et ainsi concourir à explorer les possibilités de prédire ces variations climatiques futures, mais aussi de l'appliquer à l'étude des paléopeuplements (Wirrman., *et al* 2016 ; Wirrman., *et al* 2017).

L'Holocène est la dernière période géologique du Quaternaire, datant de 11 700 ans BP jusqu'à aujourd'hui, d'après la dernière International Chronostratigraphic Chart' de 2016 (http://www.stratigraphy.org/ V2016/12). Il s'agit de l'interglaciaire actuel suivant la dernière glaciation du Pléistocène. En Océanie, pendant l'Holocène, le climat est contrôlé par trois phénomènes naturels principaux dits « forçage » : les paramètres de Milankovitch (excentricité, précession, obliquité), solaire et volcanique (Wanner *et al.,* 2008 ; Firth *et al.,* 2014 ). En Océanie, ces forçages se traduisent par les déplacements des Zones de Convergences intertropicales (ITCZ) et Sud Pacifique (SPCZ), provoquant les variations de fréquences et d'amplitude des évènements El Niño (favorisant des périodes sèches) et La Niña (favorisant des saisons humides) dans le Pacifique ouest en général (Renseen *et al.,* 2005 ; Partin *et al.,* 2007).

L'objectif des projets Guacamolé et Caid menés par les laboratoires LOCEAN, EPOC et l'institut agronomique néo-calédonien a été de reconstruire ces variabilités climatiques (notamment hydrologique) à l'échelle saisonnière, annuelle ou décennale, en Nouvelle-Calédonie

(Wirrmann *et al.,* 2016, Wirrmann *et al.,* 2017). L'étude a été conduite sur des amas de guano, un nouveau type d'archive environnementale cavernicole à haute résolution temporelle et spatiale (Wirrmann *et al.,* 2017). D'une manière générale, le guano a pour origine l'accumulation des fèces de chiroptères ou d'oiseaux marins. Il est constitué de matériel riche en résidus de digestion (majoritairement des restes chitineux d'insectes pour les oiseaux et chiroptères insectivores) associés à de la matière inorganique (minéraux phosphatés et/ou carbonatés, silts, acide urique de protéines, oxalate d'ammonium, nitrate…) (Bird *et al.,* 2007). L'échantillonnage a été mené sur des échantillons de surface et des carottages réalisés dans des amas de guanos de Salanganes diurnes (*Collocallia spodopygia* famille des Apodidae) et de microchiroptères nocturnes (Famille des Miniopterus plusieurs espèces en fonction des sites). Les prélèvements ont été effectués dans différentes grottes localisées en Nouvelle-Calédonie sur la Grande Terre et Lifou (Île loyauté) (Fig.8 ; Tabl.1). Un travail exploratoire sur les composés organiques a été conduit en ciblant des analyses isotopiques moléculaires (carbone δ13C, azote δ15N, hydrogène δD et n-alcane C29), le rapport C/N et les analyses palynologiques. Le projet a permis de mettre en exergue la pertinence de l'étude, de caractériser la saisonnalité et donc la signature isotopique associée des composés organiques synthétisés par les végétaux et/ou les insectes et de comprendre la réponse des écosystèmes végétaux aux variations climatiques. De plus, la comparaison des résultats avec les données météorologiques a fait apparaître une bonne corrélation avec le signal climatique ENSO.

Le guano est composé à plus de 88 % de matière organique (Emerson et Roark, 2007), dont de très nombreux restes chitineux, formant la matière principale des insectes composant la diète des prédateurs. De nombreux restes entomologiques sont donc à prévoir. Deux facteurs peuvent rendre l'analyse chronophage et risquée. Premièrement, l'entomofaune néocalédonienne est caractérisée par un taux d'endémisme important et les caractéristiques écologiques sont peu connues. Deuxièmement, l'entomofaune néocalédonienne est largement influencée par les espèces invasives anciennes et récentes comme la fourmi électrique Wasmannia auropunctata (Jourdan, 1999).

L'étude paléo-entomologique des restes d'insectes du guano de Nouvelle-Calédonie, présentée dans le cadre de ce travail de Master 2 s'inscrit donc dans la continuité et la complémentarité du projet Guacamole-Caid. Par cette étude exploratoire et pionnière, nous chercherons à savoir si le « signal insecte du guano des grottes de Nouvelle-Calédonie » peut servir à enrichir les études multiproxies déjà réalisées pour caractériser les variations paléoenvironnementale et paléoclimatique. Dans un cadre plus large, nous verrons si une telle

étude permet de mieux comprendre la réponse des écosystèmes végétaux et entomologiques aux changements environnementaux ?

Ce travail se concentre sur des échantillons provenant de cinq sites localisés sur la Grande-Terre et Lifou (île Loyauté) étudiés dans le cadre du projet Guacamolé-Caid, ainsi qu'un site où les prélèvements ont été réalisés par Romain Garrouste (Fig.8 ; Tabl.1). Les différents sites ont été choisis afin d'obtenir une meilleure compréhension des variations temporelle et spatiale. La caractérisation de la diète des salanganes diurne et des Yangochiroptères nocturnes (ou encore Vespèretilioniformes précédemment appelés Microchiroptera, Prud'homme, 2013) pourrait permettre d'obtenir des informations riches en enseignements écologiques.

Pour aborder l'étude de ces restes en contexte paléoenvironnemental, nous avons conduit des identifications taxonomiques et granulométriques. Celles-ci ont été complétées par des analyses expérimentales conduites à partir d'analyse moléculaire ADNa et en spectroscopie infrarouge. Les résultats ont été analysés statistiquement, puis comparés aux données sédimentologiques, isotopiques et palynologiques. Ces méthodes sont encore peu, voire non utilisées dans le domaine de l'archéoentomologie et la paléoentomologie. Utilisées dans le cadre de ce projet, elles pourraient permettre de passer outre les difficultés liées au taux d'endémisme important qui caractérise la Nouvelle-Calédonie (ou les milieux insulaires des îles du Pacifique) et au déficit de connaissances associé et donc au challenge taxonomique que représente l'étude entomologique du guano. Nous espérons trouver des relations, peut-être non évidentes *a priori* entre variables. Ainsi, une telle étude pourrait fournir des informations écologiques, taxonomiques et moléculaires, aussi intéressantes qu'originales.

Notre étude se structure en quatre grandes parties. D'abord un état de l'art sur la paléoentomologie et la Nouvelle-Calédonie sera exposé. Il sera composé d'une mise en contexte géologique, climatique, écologique (flore et entomofaune), les caractéristiques écologiques des prédateurs (salanganes et Microchiroptera) et celles intrinsèques au guano. Les méthodes utilisées sont ensuite présentées. À la suite de cela, nous exposerons les résultats paléoenvironnementaux obtenus pour les sites étudiés. Enfin une interprétation et une discussion clôtureront ce travail.

# Partie 1 : Cadre de l'étude

## 1. État de l'art : Paléoentomologie et archéoentomologie.

La paléoentomologie quaternaire est une discipline qui est née il y'a plus d'une cinquantaine d'années en Angleterre (Ponel et Yvinec, 1997, Buckland et Coppe, 1991). Elle permet de recueillir des informations riches et variées tant sur les contextes archéologiques que paléoenvironnemtaux en se basant sur les mêmes principes qu'en palynologie ou en anthracologie (Bourquin-mignot *et al*, 1999). On pose tout d'abord le postulat d'actualisme qui semble se vérifier si l'on se limite aux cent derniers millénaires (Elias, 1994). Ce postulat considère que les insectes n'ont pas changé depuis le début du Quaternaire et se base sur la grande diversité spécifique et taxonomique des insectes ainsi que sur leurs exigences écologiques (bio-indicateurs). Dans cette perspective, certains insectes peuvent avoir des réponses indicatrices de l'environnement et des pressions subies (climatiques ou anthropiques). Toutefois, et tout comme en archéozoologie, une restriction s'impose au niveau de la conservation différentielle liée aux agents d'accumulation, la taphonomie et les méthodes de collecte. En général, les insectes dont la chitine est plus résistante présenteront une tendance à la surreprésentation dans les assemblages subfossiles (Lyman, 1994 ; Pécréaux, 2008 ; Pécréaux, 2007). Ainsi, l'ordre des Coleoptera domine les assemblages archéologiques, car ces derniers se caractérisent par un exosquelette chitineux souvent très épais qui permet une bonne conservation (Pécréaux, 2007). Toutefois, les Hétéroptères (punaises), Hyménoptères (abeilles, guêpes, fourmis), pupe de Diptères (mouches), Dermaptères (perce-oreilles), Siphonaptères (puces), larves de Trichoptères (phryganes) peuvent aussi être conservés (Ponel et Yvinec, 1997 ; Elias 1994).

En archéologie, cette discipline est habituellement utilisée dans l'étude de dépôts d'origines anthropogéniques afin de témoigner des paléoenvironnements et des activités humaines à travers les âges (Fig 1). Toutefois, elle sera ici mise à profit pour l'étude de dépôts d'origines non anthropiques et subactuelles, dans un contexte de reconstitutions paléoenvironnementale et paléoclimatique et permettra aussi d'identifier le potentiel de cette démarche pour des périodes plus anciennes. La même démarche est actuellement utilisée sur les contenus stomacaux ou fèces de différents prédateurs afin de répondre à des problématiques écologiques (Chapelin-Viscardi *et al.,* 2012). Cette confrontation des données sera d'autant plus justifiée que les informations rejoindront celles du pollen et des isotopes.

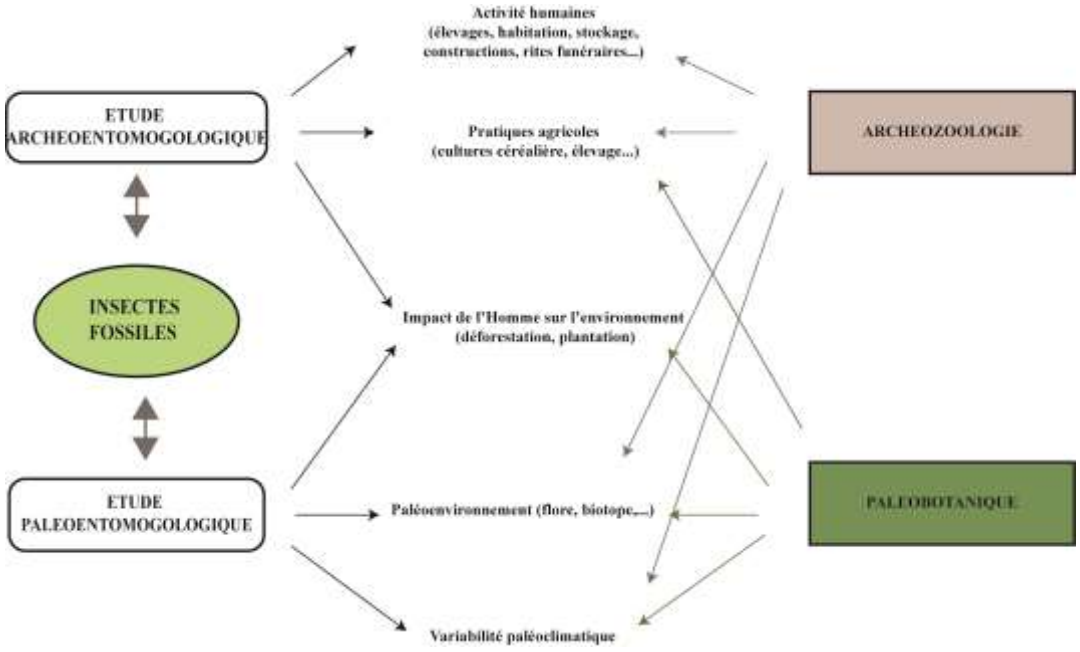



**Figure 1. Les apports de l'entomologie à l'étude des sites archéologiques, d'après Pécréaux, 2008.**

## 1.1 Objectifs des études archéoentomologiques : Rappels généraux.

À l'instar des études archéozoologiques concentrées sur les vertébrés, l'étude des insectes peut offrir de nombreuses informations sur les modes de vie de l'homme à travers le temps. La principale différence avec les études paléoenvironnementales va concerner la constitution de l'assemblage (Pécréaux, 2008). Le nombre de taxons sera souvent limité à quelques espèces synanthropes et leurs prédateurs attirés par les ressources alimentaires, les conditions d'obscurité et d'humidité. Les insectes permettront alors d'expliquer la nature des rejets dans les dépotoirs, les activités pratiquées à proximité, la nature des constructions (bois mis en évidence avec l'abondance de vrillette *Anobium punctatum* par P.Ponel (Ponel, 1997) sur le site de Châlain) ou l'utilisation d'un bâtiment de stockage (habitation, stabulation…).

Les pratiques agricoles et celles qui y sont liées peuvent parfois être mises en évidence par la présence d'insectes spécifiques (Yvinec, 1997). La présence de Bruche sur le site du lac du Bourget (Pécreaux, 2008), laisse penser que la zone d'où provient l'échantillon était un stockage de Fabaceae (Fèves, Pois…), celle de Demerstidae trahit la présence de viande séchée. De même, la présence de *Sitophilus granarius*, un Curculionidae aptère, permet de prouver la présence d'un stockage de céréales et de faire le point entre les échanges commerciaux céréaliers (Rollin, 2016).

Une autre branche de l'archéoentomologie est étroitement liée à l'entomologie médico-légale et concerne les restes d'insectes des tombeaux, momies, etc… Elle permet de mettre en avant des informations (les pratiques funéraires, les traditions d'inhumation, les délais avant l'enterrement) en déduisant les différents cortèges d'insectes identifiés dans les sépultures (Huchet, 1994 ; Huchet et Gallis, 1996).

Plus rarement, des éléments entomologiques trahissent la présence d'ectoparasite ou encore de malfaçon (ou placébo ?) dans les préparations médicamenteuses. Ainsi, des fragments d'élytres de la cantharide, *Lytta vesicatoria* L. (Coleoptera Meloidae), ont été découverts lors de fouilles sous-marines dans les ruines d'un voilier hollandais de la campagne des Indes, coulé près de Folkestone il y a plus de deux siècles. Ces fragments de cantharides proviennent très probablement d'une préparation « aphrodisiaque » basée sur les propriétés vésicantes de la cantharidine, un alcaloïde très puissant. Toutefois, le fabricant avait aussi introduit une simple cétoine dorée (*Cetonia aurata*), de la même couleur, plus grosse et inoffensive, probablement pour vendre en plus grosse quantité ou pour protéger les acheteurs des lésions du système digestif que peut provoquer la cantharidine (Moret, 1998).

### 1.2 La paléoentomologie environnementale : Définition et généralité.

En paléoentomologie Quaternaire, on admet généralement que les domaines de tolérance thermique et des espèces retrouvées correspondent à ce qu'ils étaient au moment du dépôt, ce qui est d'autant plus vérifiable dans le cas de cette étude, avec des dépôts de guanos récents âgés de 1988 à 2012. De plus, la composante géographique de certaines espèces semble contrôlée par la composante du climat, alors que l'aridité ne semble pas un facteur limitant. En fonction des études et des résultats, un MCR (Mutual Climatic Range mis en place par Atkinson *et al.* 1986 ; Atkinson *et al.* 1987) peut être proposé.

L'utilisation de bio-indicateurs chez les insectes s'avère efficace pour détecter de manière pertinente les perturbations des équilibres écologiques dues aux changements climatiques, environnementaux ou anthropiques. Nous pouvons distinguer quatre groupes de bio-indicateurs répartis en fonction des perturbations et de la nature de l'information fournie :

Les indicateurs environnementaux:

Dans ce groupe sont inclus les insectes inféodés à des niches écologiques étroites reposant soit sur des conditions physico-chimiques (température, humidité, obscurité, oxygénation indiquée par la présence de Dystiscidae, Gyrinidae) soit sur la disponibilité d'une ressource

alimentaire (Une place de choix est donnée aux phytophages à cause de leur lien étroit avec leurs plantes-hôtes : Curculionidae, Chrysomelidae, Scolytidae), ou encore sur le degré d'ouverture d'un milieu (Coope, 1986). Par exemple, les Coléoptères Caraboidea sont sensibles aux perturbations environnementales et représentent des indicateurs pertinents de l'influence des changements climatiques sur le fonctionnement des écosystèmes et sur l'ouverture du milieu (Koivula, 2011). Il est aussi possible de dégager une reconstitution du couvert végétal et de son état, car certaines espèces ne se développent que dans le bois mort, et les écorces déhiscentes.

Les indicateurs de biodiversité:

Cette catégorie inclura les espèces ou groupes d'espèces d'insectes dont la présence, la pullulation ou la diversité permettent d'évaluer la diversité de l'assemblage (Anso, 2016).

Les indicateurs écologiques

Ce groupe inclura toutes les espèces ou groupes d'espèces d'insectes qui se corrèlent à des perturbations écologiques précises (l'introduction d'espèces envahissantes, notamment les fourmis, qui peuvent donner des informations sur le degré d'anthropisation, l'état du paysage) ou le changement de conditions climatiques délimitées dans le temps et dans l'espace) avec des liens de cause à effet (Niemi et McDonald, 2004; Bouyer *et al.,* 2007; Gerlach *et al.,* 2013).

Les indicateurs trophiques:

Dans ce groupe seront pris en compte les insectes qui remplissent un certain nombre de rôles dans les écosystèmes, notamment la décomposition, la prédation, la formation des sols ou encore la pollinisation. Dans le cas où les pollinisateurs pourraient être identifiés à l'espèce, ils pourraient être porteurs d'informations dans notre étude. Ces insectes forment un vecteur intermédiaire entre les prédateurs (formant le guano étudié) et les plantes en floraison, ce qui infère deux niveaux de choix, la sélection des insectes par les prédateurs et la sélection des fleurs par les insectes. Pour ce travail, il est à noter que les insectes diurnes, donc capturés par les salanganes, vont butiner directement dans les fleurs. À l'inverse les insectes nocturnes sont essentiellement nectarivores et tout comme leurs prédateurs, ils piègent sur leur corps les particules aériennes, dont du pollen, bien qu'ils ne s'en nourrissent pas (Wirrman *et al.,* 2017). Cependant, Maher (2006) a montré que le guano de chiroptère constitue une bonne représentation du contenu pollinique de l'air dans lequel les insectes et les chiroptères évoluent (Wirrman *et al.,* 2017). S'il s'avère possible de reconstituer ces liens entre prédateurs, insectes, périodes de

floraison et milieu, il est potentiellement possible d'obtenir des informations climatique et environnementale à l'échelle saisonnière.

D'ordinaire, la principale difficulté des études paléoentomologiques et archéoentomologiques demeure la détermination des fragments d'insectes. Leurs identifications nécessitent une bonne connaissance taxonomique et une comparaison morphologique à partir d'une collection référence. L'analyse des fèces de prédateurs naturels devrait permettre un échantillonnage représentatif de l'entomofaune présente, car les prédateurs sont présents en continuité sur les sites. Ces analyses peuvent apporter des informations comportementales ou sur les sites d'alimentation préférentiels permettant ainsi la protection de sites sensibles. Cependant, les analyses pourraient permettre de déceler des spécimens non répertoriés ou peu documentés sur leurs écologies, car difficilement observables du fait de leur faible densité, de leurs localisations très spécialisées et/ou de leur comportement particulier. Cela pourrait représenter une difficulté supplémentaire. La présence de mastication chez les Chiroptères et d'un jabot chez les salanganes est une entrave complémentaire. En effet, elles participent à la fragmentation des résidus avant la digestion et l'excrétion.

## 2. Généralités, Géologie et Géomorphologie de la Nouvelle-Calédonie.

L'archipel de la Nouvelle-Calédonie est situé dans le sud-ouest de l'océan Pacifique, situé à quelques degrés au nord du Tropique du Capricorne entre les 18° et 22° de latitude Sud et les 163° et 168° de longitude Est. Elle est localisée à 1500 km de la côte Est australienne, à 1700 km de la Nouvelle-Zélande et à 800 km du Vanuatu, ce qui en fait l'un des archipels les plus isolés au monde.

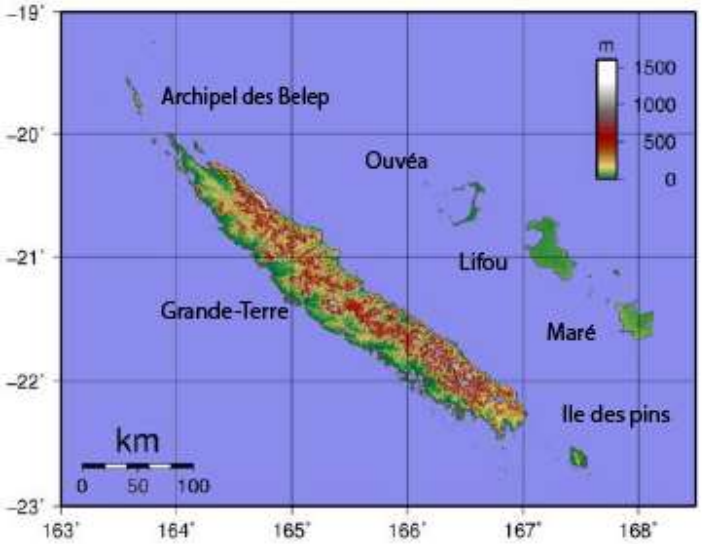



**Figure 2. Aperçu du relief général de la Nouvelle-Calédonie (source Atlas IRD, 1981)**

Elle est constituée de l'île principale, la Grande-Terre, des îles Loyauté et de l'île des Pins (Paris, 1891 ; Milles, 2010 ; source Atlas IRD, 1981). La "Grande Terre" est une île allongée orientée Nord-Ouest/ Sud-Est, meusant 400km de long sur 40 à 60km de large pour une superficie de 16400 km2. La Grande-Terre se prolonge au sud par l'île des Pins et au nord par l'archipel des Belep. Les Iles Loyauté (Lifou, Maré et Ouvéa) sont situées à 100 km au Nord-Est de la Grande Terre.

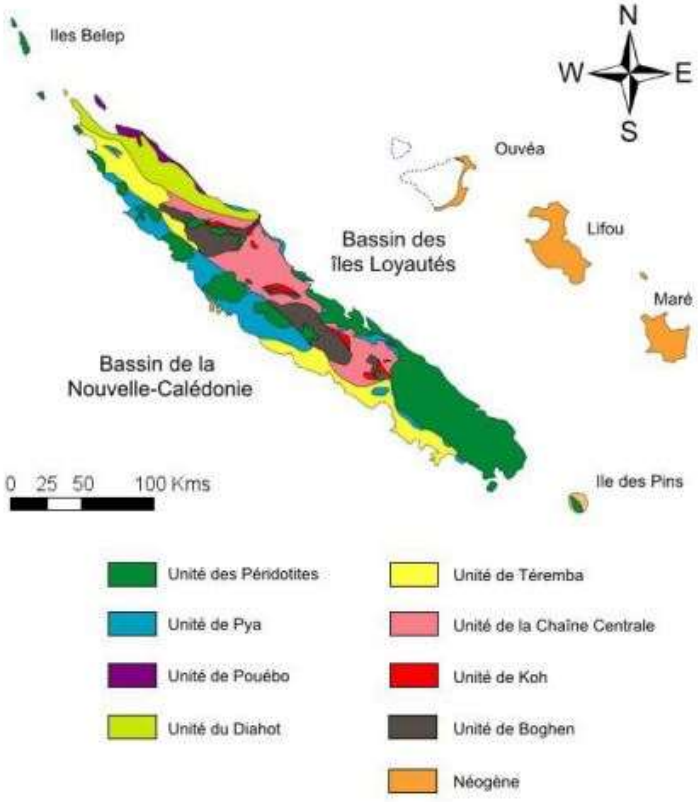



**Figure 3. Carte géologique simplifiée de la Nouvelle-Calédonie représentant les principales unités géologiques (source Atlas IRD, 1981)**

L'altitude de la Grande Terre est modérée et essentiellement constituée d'une chaîne centrale formée de plateaux de 800 à 1200m d'axe Sud-Est/Nord-Ouest caractérisée par des sommets arrondis et des versants abrupts, souvent érodés. Les plus hauts sommets sont le Mont Panié (1628 m) au Nord et le Mont Humboldt (1618 m) au Sud (Fig.2). Cette chaîne centrale est située principalement à l'Est, le versant ouest de l'île a donc un relief plus progressif, des plaines et une bande côtière plus large que son versant est.

Les processus tectoniques, sédimentaires, volcaniques et d'accrétions sont les principaux facteurs de sa géologie très complexe (Fig. 3). L'histoire géologique de la Nouvelle-Calédonie est composée de plusieurs étapes. La première phase Gondwanienne du Crétacé moyen à l'Éocène inférieur (-120 à -55 Ma) est marquée par la dislocation d'une partie du continent australien entre -88 et -83 Ma, qui constituera le noyau de la Nouvelle-Calédonie (Brothers & Lillie, 1988; Neall & Trewick, 2008). Elle sera suivie de plusieurs événements géologiques (expansions et extensions de la croûte océanique qui formeront plusieurs fragments de croûte continentale et trois bassins océaniques : celui de la mer de Tasmanie, de la Nouvelle-Calédonie et des Loyauté). Pendant la seconde phase (Éocène :-55 à -34 Ma), une convergence des marges

orientales Gondwaniennes fragmentées se produit et entraînera la mise en place d'une couche de lithosphère océanique sur l'axe néo-calédonien et la réémergence définitive de la Nouvelle-Calédonie. La troisième et dernière phase de (Oligocène -34 Ma à aujourd'hui) sera marquée par plusieurs épisodes géologiques : rééquilibrage isostatique post-obduction (Lagabrielle *et al.,* 2005), transgression marine, une pénéplanation, des mouvements de tectoniques « cassants », une subsidence et du volcanisme. L'érosion a provoqué la formation de couches de latérite. On y trouve du nickel, fer, cuivre, plomb, zinc, argent, manganèse et cobalt.

En ce qui concerne les îles loyauté, elles trouvent leur origine dans des formations volcaniques dont les dernières émissions se sont produites il y a 10 millions d'années environ. La subsidence qui a suivi la fin de l'activité volcanique est la cause de l'édification d'atolls. Les mouvements tectoniques de la plaque australienne ont par la suite provoqué un bombement de la plaque indo-australienne avant qu'elle ne plonge sous la plaque Pacifique au niveau de la fosse des Nouvelles-Hébrides une centaine de kilomètres plus à l'Est, entraînant un soulèvement des îles au Quaternaire. Les îles Loyauté actuelles sont donc d'anciens atolls soulevés inégalement, plats et surbaissés par le double effet des mouvements tectoniques et des régressions marines, et correspondent à ce qu'on appelle des makatéas (du nom de Makatea, une île des Tuamotu en Polynésie française) (Lormee *et al.,* 2011).

Lifou est un vaste plateau bordé de falaises et qui culmine à 104 m, elle est constituée de roches calcaires massives d'origine corallienne (karsts calcitiques et dolomitiques). L'île à la forme caractéristique d'un atoll, avec une pente externe, une barrière récifale et une cuvette lagunaire. Le long des falaises, exposées aux effets de la houle, les différents niveaux marins ont laissé leur signature sous forme d'encoches caractéristiques. Lifou, comme les autres îles constituant l'archipel des îles Loyauté offrent la particularité d'être constituée d'un terrain calcaire uniformément perméable. Il n'existe donc aucun réseau hydrographique de surface. L'eau de pluie pénètre en totalité dans le massif corallien jusqu'à rencontrer l'eau de mer qui est infiltrée latéralement et sur laquelle elle vient former une lentille d'eau douce. Cette circulation des eaux pluviales est à l'origine d'une importante érosion karstique responsable d'un très vaste réseau de cavernes, de gouffres et d'avens, occupés par des eaux douces ou, en bordure de falaise, par des eaux marines (grottes anchialines) (Source Atlas IRD, 1981).

## 3. Le climat et ses fluctuations en Nouvelle-Calédonie

### 3.1 Année neutre (sans le Mode ENSO)

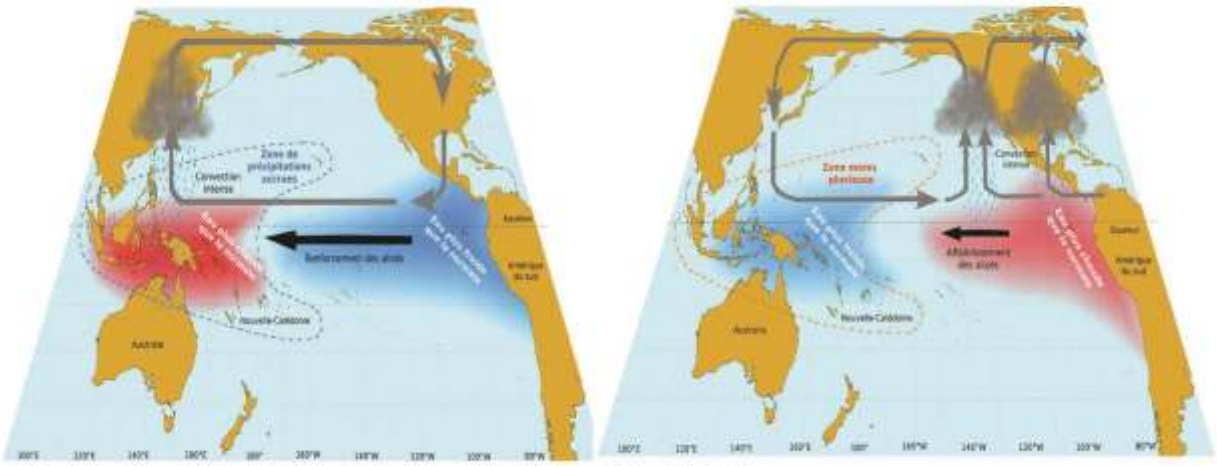



**Figure 4. Principales manifestations des évènements El Niño / La Niña (http://www.meteo.nc)**

Le climat qui caractérise la Nouvelle-Calédonie est contrôlé par différents éléments, notamment sa position géographique en plein dans le courant des alizés qui lui confère un climat tempéré, qualifié de « tropical océanique » (Fig.4). En temps normal, les variations interannuelles de la ceinture anticyclonique subtropicale au Sud, et de la Zone Intertropicale de Convergence (ZICT, en anglais ITCZ) au Nord, incitent à distinguer quatre saisons. Une saison chaude de mi-novembre à mi-avril, suivie par une saison de transition, de mi-avril à mi-mai, où les perturbations tropicales sont moins fréquentes et où la température de l'air décroît sensiblement et la pluviométrie diminue sur le territoire. La troisième saison, dite fraîche, dure de mi-mai à mi-septembre. La température de l'air passe par son minimum annuel et des perturbations provoquent des pluies fortes. La dernière saison de mi-septembre à mi-novembre est une saison de transition, la température augmente graduellement et la pluviométrie enregistrée est la plus basse de l'année (source Atlas IRD, 1981). Toutefois, il existe une différence de climat due à l'asymétrie de la chaîne de montagnes. Sur la Grande-Terre, le versant Est est au vent et l'Ouest sous le vent. Les relevés pluviométriques mettent en évidence une forte hétérogénéité du régime des pluies avec 3000 mm au nord de la côte Est, soit le triple de la moyenne observée sur la côte ouest.

### 3.2 Année touchée par le Mode ENSO

Lors des années « anormales », le Pacifique tropical est profondément touché par le mode ENSO (El Niño/Southern Oscillation, Philander, 1990), provoquant des périodes de sécheresse liée à l'effet climatique El Niño. L'ENSO contrôle la variabilité climatique interannuelle en maîtrisant le rythme du mouvement saisonnier latitudinal de la Zone de Convergence intertropicale, ainsi que l'élargissement de la Zone de Convergence Sud-Pacifique (ZCSP, en anglais SPCZ qui s'étend de la zone d'eaux chaudes du Pacifique Ouest jusqu'à la Polynésie française (Morlière et Rebert, 1986 ; Maitrepierre, 2000 ; Manton *et al.*, 2001).

#### 3.2.1 El Niño

Lors de la phase El Niño, les alizés s'affaiblissent au niveau de l'équateur remplaçant la langue d'eau froide équatoriale par des eaux de surface plus chaudes que la normale (Fig.4). Les températures de surface de la mer deviennent plus élevées que la normale (Southern Oscillation Index <0) dans le Pacifique central équatorial. En été, les bouleversements atmosphériques inférés par ce réchauffement provoquent un déplacement des fortes précipitations de l'Indonésie vers le centre du Pacifique tropical, une intensification et une migration vers l'équateur de la ZCIT, ainsi qu'un déplacement vers le nord-est de la ZCPS. Lors d'El Niño, on observe une importante sécheresse qui peut varier de 20 % à 50 %, dans l'Ouest du Pacifique (notamment en Nouvelle-Calédonie) là où les précipitations y sont habituellement observées (Leroy, 2006).

#### 3.2.2 La Niña

Lors de la phase La Niña (Southern Oscillation Index >0) les alizés s'intensifient le long de l'équateur, d'est en ouest(Fig.4). La remontée d'eau froide affecte la côte Est de l'océan Pacifique, tandis que des eaux plus chaudes que la normale sont observées à l'ouest du Pacifique. Les températures de surface de la mer sont plus basses que la normale. En été, ces bouleversements induisent une accentuation des précipitations. On constate généralement un affaiblissement et un retrait vers le nord de la ZCIT et un déplacement vers le sud-ouest de la ZCPS. Les effets de La Niña ne s'opposent pas toujours à ceux d'El Niño (Leroy, 2006).

## 4. Biodiversité de la Nouvelle-Calédonie

Le peuplement et la biodiversité de la Nouvelle-Calédonie ont pendant longtemps été liés au fait qu'il s'agissait d'un morceau de Gwondwana ayant été isolé pendant 80 millions d'année, ayant embarqué sa faune et sa flore. (Chazeau, 1993). Aujourd'hui la situation de l'archipel est plus complexe, car de nouvelles découvertes démontrent que la biodiversité locale est plus récente et est constituée de dispersion des espèces au-delà des océans, ainsi que d'évolution

locale depuis 37 millions d'années. Ces découvertes mettent d'autant plus en valeurs la diversité et l'originalité de l'île (Grandcolas, 2016 ; Grandcolas, 2017). Du monde végétal au monde animal, du terrestre au marin, la Nouvelle-Calédonie est un véritable Hotspot. La chaîne de montagnes qui sépare l'Est et l'Ouest de la Grande-Terre en formant un cloisonnement naturel et la nature du substrat très souvent constituée de roches ultrabasiques (roches ultramafiques) permettent le développement de biotopes particuliers. Cette conjonction de topographie et de géologie contribue fortement au taux d'endémisme élevé qui caractérise la biodiversité de la Nouvelle-Calédonie. La chaîne de montagnes est aussi une barrière climatique et constitue un obstacle aux vents dominants. La côte Est est ainsi plus exposée et donc plus humide avec une végétation dense. La côte Ouest est plus sèche et plutôt constituée de savane et de forêts dites sclérophyles. Lifou est un large plateau central correspondant au fond de l'ancien atoll, couvert de forêt tropicale dense humide sur sol calcaire (Atlas IRD, 1981 ; Hoff *et al.,* 1983 ; Jaffré *et al.,* 1987 ; Schmid, 1968 (a) Schmid, 1968 (b)), avec plus des zones de savane et de cultures vivrières à proximité des villages. L'archipel est ainsi classé parmi les zones de « méga diversité » de la planète, dont il est aussi un hotspot en matière de conservation de la biodiversité, compte tenu des menaces liées aux pressions anthropiques (Myers *et al.,* 2000).

## 4.1 La flore et les principales formations végétales

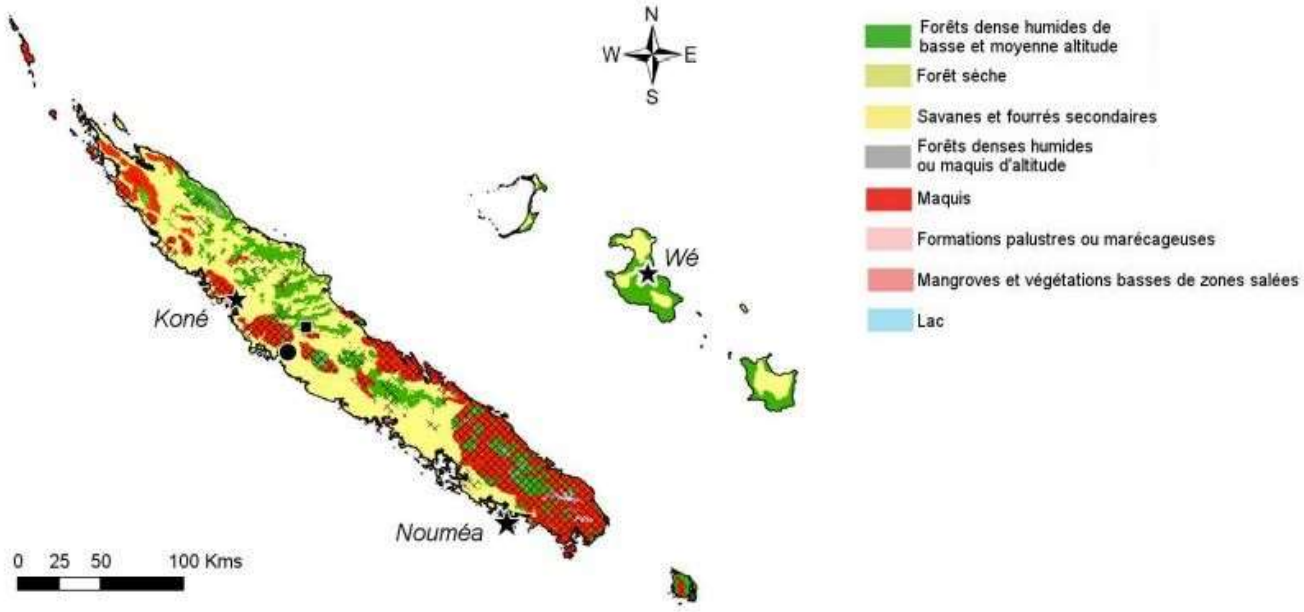



**Figure 5. Carte simplifiée des principales formations végétales de la Nouvelle-Calédonie et des Iles Loyauté, les zones hachurées représentent les roches ultramafiques. Anso 2016 modifié d'après Ibanez (2012).**

La Nouvelle-Calédonie a longtemps été considérée comme un îlot gondwanien isolé de l'Australie, ayant embarqué une partie de la flore de la fin du Crétacé, toutefois cette théorie est actuellement très contestée par les données géologiques et les études

biologiques(Grandcolas,2016). Il n'en reste pas moins que sa flore présente de nombreux groupes très anciens et endémiques. On inventorie à ce jour près de 3261 espèces de végétaux vasculaires, dont 76 % d'espèces endémiques.La végétation est spécifique à chaque région. Les types de végétation se distinguent en plusieurs catégories (Fig.5). La très grande variété d'habitats permet à l'archipel de receler une biodiversité remarquable, sur une superficie relativement faible (Richer de Forges et Pascal, 2008 ; Viratelle *et al.,* 2016).

- **La forêt sclérophylle** : Cette forêt se rencontre à une altitude inférieure à 300 m, dans des zones de faible pluviométrie (< 1100 mm/an). Elle se caractérise par une strate arborescente de moins de 15 m de hauteur, et une strate arbustive abondante, avec de nombreuses lianes. Elle ne recouvre aujourd'hui plus que 350 km², soit 1,8 % du territoire. Avant l'anthropisation récente de l'Homme (feux de brousse, défrichement, pâturage…), elle recouvrait l'essentiel des plaines de la côte Ouest, soit 4000 km² (Cordell *et al.,* 2002, Stratton *et al.,* 2000, Jaffré *et al.,* 1993, Bouchet *et al.,* 1995).
- **La forêt dense humide :** Cette forêt peut être très différente selon la nature du sol et l'altitude. La strate arborée atteint en moyenne 40 m de hauteur, voire 60 m pour les Araucaria. Il s'agit de la formation la plus diversifiée de l'archipel, avec 2011 espèces vasculaires, réparties en 132 familles, dont 1659 espèces endémiques (82,4 %) (Jaffré *et al.,* 2001). Elle recouvre près de 4000 km², soit 20 % de la surface de la Grande Terre et se trouve surtout à l'Est au-dessus de 300 m.
- **Le maquis minier :** Le maquis minier est une formation spécialisée (Jaffré et Veillon, 1994) qui couvre environ 4500 km², soit plus de 25 % de la surface de la Grande Terre. On y est recense 1142 espèces végétales dont 89,1 % d'endémisme pour les espèces et 18,2 % pour les genres. La strate arbustive se développe de 50 cm jusqu'à 6-8 m de hauteur, et est parfois couronnée d'une strate arborescente lâche de 10 m de hauteur (Araucaria, Agathis,...) (Morat *et al.,* 1986). La surface du maquis minier augmente avec l'augmentation des feux et des activités liées à l'exploitation minière, très importante en Nouvelle-Calédonie (Jaffré *et al.,* 1997).
- **Les formations transformées :** Ce terme désigne l'ensemble des formations secondaires appauvries, rencontrées entre 0 et 700 m d'altitude en dehors des substrats ultrabasiques : les savanes, fourrés et maquis sur roches acides. L'expansion de ces formations est due aux activités humaines, notamment feux, défrichages et pâtures (Jaffré *et al.,* 1997). La savane est la plus importante. Elle est composée d'une formation ouverte à strate herbacée continue, clairsemée d'arbres (*Melaleuca quinquenervia, Acacia Spirorbis*) et arbustes et de plantes introduites comme le faux mimosa *Acacia Spirorbis*.

- On observe ponctuellement d'autres formations végétales comme la mangrove, les formations des plages et les formations de forêts marécageuses et rivulaires.

Au cours du Quaternaire, la végétation est influencée par des variations climatiques importantes, notamment lors des transitions entre les périodes glaciaires/interglaciaires ou lorsque des événements El Niño/La Niña (ENSO) de fortes amplitudes se produisent fréquemment (Wirrmann *et al.,* 2011). Ces variations provoquent une fluctuation des précipitations et des températures constituant les principaux facteurs influençant la distribution de la végétation en Nouvelle-Calédonie. Ces phénomènes peuvent se manifester visuellement sur la végétation quand la forêt sclérophylle se développe sur la partie occidentale de la Grande Terre en prenant la place de la forêt tropicale humide qui subit un important déficit hydrique. Toutefois, ces deux formations peuvent être réunies en formant une forêt sclérophylle avec « une forêt-galerie tropicale » dans les vallées. Les données palynologiques montrent que la dynamique de la végétation est impactée par les variations climatiques, puis par l'anthropisation. Les travaux d'aménagement du territoire finissent par s'observer dans la végétation tropicale.

### 4.2 L'entomofaune

La richesse de la biodiversité animale est aussi la signature de la Nouvelle-Calédonie. La grande majorité des insectes est endémique, vivant uniquement dans l'archipel et nulle part ailleurs sur la planète, pour certains groupes d'insectes, varie de 90 % par exemple chez les Éphéméroptères, les Coléoptères Pselaphidae ou les Trichoptères, à 38 %, chez les Lépidoptères. Plus la capacité du groupe à se disperser est faible, plus le taux d'endémisme est élevé, signalant un isolement ancien et l'absence d'une colonisation récente par des groupes introduits (Chazeau, 1993). L'une des caractéristiques de l'île concerne principalement le phénomène de micro-endémisme. C'est-à-dire que de nombreuses espèces ne vivent que dans des biotopes ou régions très localisés. Dans son ensemble, la faune invertébrée reste encore mal connue de nos jours. On considère que l'endémisme de cette faune est sans doute sous-évalué. Il y a une vingtaine d'années, le nombre d'insectes recensés atteignait 3461 espèces (Chazeau, 1993). Ce chiffre n'a pas cessé d'être en constante augmentation, les coléoptères comptent aujourd'hui plus de 3000 espèces (Jolivet, 2008). De même, les Curculionoidea (charançons) sont extrêmement variés et nombreux en Nouvelle-Calédonie. Dans le cadre de notre étude, leurs identifications pourraient apporter de nombreuses informations, toutefois il est possible que nous ne puissions en tirer uniquement des informations générales. En effet, Karl M. Heller avait recensé au début du XXe

siècle 142 espèces (Heller, 1916). Kuschel (2008) estime que pour le moment, seulement 20 % des Curculionoidea ont été inventorié en Nouvelle-Calédonie.

Ainsi, alors que les inventaires demeurent largement incomplets, certains groupes taxonomiques n'ayant fait l'objet d'aucune recherche approfondie à ce jour présentent des originalités et des intérêts d'une exceptionnelle diversité pour la science. De plus, la plupart des espèces inventoriées ont été capturées au moyen de piège lors des expéditions scientifiques. L'inconvénient de ces méthodes est qu'elles ne permettent pas d'obtenir des informations sur les habitudes et l'écologie des spécimens en question.

En ce qui concerne la myrmécofaune la dernière mise à jour complète a été effectuée par Hervé Jourdan (Jourdan, 1999). Elle comptait à ce moment environ 130 espèces natives réparties en 45 genres, six sous-familles et 20 espèces introduites. Comparativement aux zones tropicales continentales, ce nombre parait pauvre (1275 espèces décrites réparties en 101 genres pour l'Australie par exemple (Shattuck, 1999) mais par rapport à la taille du territoire, la myrmécofaune néo-calédonienne est l'une des plus originales et diverses du monde. De plus, le micro endémisme touche aussi les populations de fourmis, notamment en forêts denses humides du Nord-Est et les forêts denses sur sol ultrabasique du Sud-Ouest, dont certaines espèces ne sont connues que dans une seule localité. D'une manière générale, les nombreuses espèces de fourmis exotiques invasives colonisent en général les zones d'habitation et les milieux dégradés alors que la plupart des fourmis natives de la Nouvelle-Calédonie sont cantonnées aux milieux naturels non dégradés. Quatre espèces invasives considérées comme destructrices sont présentes en Nouvelle-Calédonie (Holway et al, 2002). Il s'agit de la « fourmi folle » *Anoplolepis gracilipes*, la « fourmi à grosse tête » *Pheidole megacephala*, la « fourmi de feu tropicale » ou « fourmi gingembre » *Solenopsis geminata* et enfin la « petite fourmi de feu » ou « fourmi électrique » *Wasmannia auropunctata*. Ces quatre espèces n'entraînent pas les mêmes impacts et celle qui demeure la plus problématique est *Wasmannia auropuncata* introduite entre 1960 et 1970 (Lebreton *et al.,* 2003 ; Jourdan, 1999)

## 5. Écologie des prédateurs et du guano

Afin d'analyser les résultats qui vont suivre, il est nécessaire d'obtenir des données sur les habitudes et la biologie des prédateurs diurnes et nocturnes, ainsi que sur les processus d'accumulation.

## 5.1 Salanganes diurnes

Les salanganes sont des oiseaux diurnes de la famille des Apodidae qui regroupe aussi les martinets et les hirondelles. D'une manière générale les salanganes sont des oiseaux au plumage brun, aux longues ailes et à queue courte et carrée caractéristiques des régions indopacifiques. Elles nichent selon les espèces, en colonies le long des côtes rocheuses, dans l'entrée des cavités rocheuses ou s'enfoncent profondément sous terre. Comme les chauves-souris, elles se guident dans ces cavernes obscures grâce à l'écholocalisation. Elles restent toutefois diurnes et insectivores (Lips, 2008).

Dans le cas de cette étude, les guanos prélevés sur Lifou (grotte Hama) et la Grande-Terre (Montagne blanche et Yaté) proviennent de la salangane *Aerodramus spodiopygius* (Synonyme : *Collocalia spodiopygia* Peale, 1848) dont la taille varie aux alentours de 12 cm. Elle est présente aussi bien sur la Grande-Terre que sur les Iles Loyauté. Cette salangane est insectivore et chasse les insectes au vol au-dessus des arbres et des étendues d'eau, mais peut changer de secteur de chasse en fonction de la météo.

Les différentes études conduites afin d'avoir une meilleure connaissance de son alimentation ont permis d'établir un spectre général dont les proportions varient selon les études. Toutefois, le régime alimentaire est composé en grande partie d'Hemiptera (essentiellement des cicadelles), suivi par les Diptera et les Hymenoptera et en moindre proportion, de manière décroissante les Coleoptera, Isoptera, Heteroptera, Trichoptera, Thysanoptera, Megaloptera, Lepidoptera, Phasmoptera, Psocoptera, Ephemeroptera, Neuroptera et Aranae (Tarburton, 1986, 1993 ; Hespenheide, 1975 ; Lack et Owen, 1955).

Tarburton (1986 et 1993) a montré pour la même espèce de salangane à Fidji (1986) et en Australie (1993) que la longueur moyenne des proies était identique, soit 2,48 mm en moyenne avec un maximum de 11 mm répartie sur 167 espèces différentes.

L'intensification des activités de chasse des salanganes augmente en saison humide, corrélant ainsi les constatations de Hespenheide (1975) concernant l'augmentation en densité d'insectes volants, plus développée en saison humide, toutefois la taille moyenne des proies ne change pas en fonction des saisons.

Tarburton (1986) a démontré dans le cas des saisons humides, une préférence pour les essaimages d'hyménoptères (notamment les fourmis) et un délaissement des diptères (mouche) qui sont plus difficiles à attraper du fait de leur vol particulier. Il a également proposé que certains comportements, caractéristiques de chaque ordre d'insectes, rendent la taille moyenne de la proie

prise de chaque ordre d'insectes comme étant significativement différente. La taille moyenne des mouches, des insectes sociaux et des coléoptères était significativement plus grande que celle disponible.

La fragmentation des insectes ne se fait qu'une fois qu'ils ont été ingérés, à l'intérieur d'un estomac musculaire (le gésier). Il s'agit d'une poche présentant une musculature qui permet de triturer et brasser les aliments. Chez les salanganes, il sert aussi de filtre en isolant les éléments non digestes tels que la chitine. C'est la raison pour laquelle certains restes chitineux sont peu fragmentés.

### 5.2 Les chiroptères nocturnes

Le guano des chiroptères étudié dans le cadre de cette étude provient de 3 espèces appartenant au genre *Miniopterus*. Il s'agit du seul genre de la famille des Miniopteridae (sous ordre des Yangochiroptera) qui était auparavant placé dans sa propre sous-famille (Miniopterinae) dans la famille des Vespertilionidae (Microchiroptère). Le genre *Miniopterus* est principalement troglophile, mais certaines colonies peuvent être trouvées dans des fissures de roches, des conduits souterrains, les toits de bâtiments, ou encore des cavités d'arbres (Nowak, 1997).

De manière générale, *Miniopterus* emprunte à grande vitesse des routes de vol dans des couloirs forestiers ou des lisières, mais traverse parfois des milieux plus ouverts. Durant ces déplacements, il leur arrive d'effectuer de brusques déviations de trajectoire pour capturer une proie (Roué & Barataud, 1999). En raison de leurs forts aérodynamismes, les *Miniopterus* ont longtemps été considérés comme des espèces de haut vol, chassant au-dessus des arbres ou en milieu ouvert. Pourtant les Minioptères semblent s'adapter à plus d'environnements que ne le laisse penser leur morphologie (Kirsh *et al.,* 2002).

L'espèce présente sur Lifou est *Miniopterus robustior (*grotte Hama et Hnexup cave (Fig.9 ; Tabl.1)). Il s'agit du minioptère endémique aux îles Loyauté (Brescia, 2008, Kirsch *et al.,* 2002). Les colonies comptent en général 1000 à 1500 individus, notamment sur Hunexup (Million et Brescia, 2016) et se nourrissent principalement de Lépidoptères et de Diptères.

Les deux autres espèces (*M. australis et M. macrocneme*) sont présentes sur la Grande-Terre dans les mêmes grottes (Néami, Koumac et Montagne Blanche (Fig.9 ; Tabl.1). Cette synthropie est courante en Nouvelle-Calédonie (Sanborn et Nicholson 1950). Leurs présences avaient déjà été confirmées dans la grotte de Koumac lors du projet IRD/IAC GOPS (Brescia, 2013).

Le minioptère australasien, *Miniopterus australis* est une espèce qui présente une large aire de distribution, de l'est de l'Australie aux Philippines (Churchill, 2008 ; Flannery, 1995). En Nouvelle-Calédonie, cette espèce est présente sur la Grande-Terre et aux îles Loyauté (Kirsch et al. 2002). Parmi les 3 espèces décrites ici, il s'agit de celle dont l'écologie est la mieux connue. Il s'agit d'une espèce cavernicole qui niche dans des colonies qui comptent des milliers d'individus (5 000 au Vanuatu, 10 000 en Nouvelle-Guinée et 100 000 individus à Bornéo, Baker et Bird 1936, Kirsch *et al.,* 2002 ; Bonaccorso 1998). Leurs périodes d'activités commencent 20 minutes avant le coucher du soleil, ces Chiroptères commencent à quitter leurs cavités 10 minutes avant le coucher du soleil, pour une émergence qui dure environ 20 minutes (120 à 150 individus par minute), puis ressortent vers 2 heures du matin (Baker & Bird 1936, Kirsch *et al.,* 2002, Sanborn et Nicholson, 1950). Cette espèce aurait des préférences pour les habitats forestiers denses tels que les forêts humides et les forêts sclérophylles avec des arbres de 5 à 15 mètres ou encore les savanes arborées (Kirsch *et al.,* 2002). Une migration saisonnière est observée en Nouvelle-Guinée (Bonaccorso, 1998), il est probable que ces populations changent de grotte périodiquement. De son vol rapide et manœuvrable, cette espèce chasse sous la canopée et entre les buissons (Bonaccorso, 1998 ; Kirsch *et al.,* 2002). Elle se nourrit de papillons de nuit et de mouches (lépidoptères et diptères retrouvés dans 70 % des fèces récoltées, Gonsalves *et al.,* 2013), ainsi que de scarabées, fourmis, guêpes et tipules (Churchill, 2008 ; Kirsch *et al.,* 2002). Une quantité assez importante d'araignées est aussi ingérée (Churchill, 2008).

Le minioptère de Mélanésie, *Miniopterus macrocneme* se retrouve aux îles Salomon, au Vanuatu, en Indonésie, Nouvelle-Guinée et en Nouvelle-Calédonie (Grande-Terre, Lifou et Maré) (Bonaccorso, 1998 ; Flannery, 1995 ; Kirsch *et al.,* 2002). Cette espèce niche dans des grottes calcaires, les caniveaux et les arbres (Sanborn et Nicholson, 1950 ; Bonaccorso, 1998). Les habitats occupés par cette espèce sont des forêts de basse altitude et des prairies subalpines. Ce minioptère insectivore aérien est moins commun à basse altitude (en dessous de 1500 mètres) et se retrouve au-dessus de 2500 mètres (Bonaccorso, 1998).

Actuellement, la plupart des études effectuées dans les fèces de chiroptères sont conduites grâce aux nouvelles méthodes de 'metabarcoding'. En effet, à l'inverse des salanganes qui ne mâchent pas, la mastication et la digestion complètes des proies par les chauves-souris couplées à une faible disparité morphologique chez les arthropodes apparentés (notamment les Chalcidoidea) restreignent les identifications taxonomiques à l'ordre et n'offrent donc qu'une perspective limitée (Zeale, 2010 ; Gonsalves *et al.,* 2013).

### 5.3 Le guano : un écosystème à part entière

Le guano souterrain le plus répandu est celui produit par les chauves-souris, mais leurs habitudes alimentaires, très diversifiées entraînent autant de types de guano qu'il y a d'espèces (Gnaspini et Trajano, 2000). Les salanganes sont aussi de gros producteurs de guano en Nouvelle-Calédonie. D'une manière générale en Micronésie, les dépôts de guano sont aussi très variables et peuvent aller de dépôts isolés à des salles entièrement remplies de guano sur plusieurs mètres de profondeur et des centaines de mètres carrés de superficie (Jeannel, 1926).

Un lien étroit existe entre la composition faunistique du guano et les espèces à l'origine du guano (Horst, 1972; Poulson, 1972). La nourriture des espèces de chauves-souris ou des oiseaux influence la composition du guano et donc les communautés du guano associées (Gnaspini, 1992 ; Ferreira et Martins, 1999). Des guanos d'origines variables se retrouvent souvent dans les mêmes cavités (séparés, superposés ou mélangés). Les dépôts de guano sont donc extrêmement diversifiés et constituent ainsi de nombreux microhabitats. La température de l'air ou du guano lui-même, varie fortement. Moulds (2006) a démontré, dans une grotte australienne, que la présence d'un nombre important de chiroptères peut élever la température d'une salle de 10 °C. L'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, notamment en favorisant la reproduction des acariens (Moulds, 2006 ; Lips, 2008).

Le taux d'humidité du guano peut également être très variable. 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 et leur cycle de vie. Le guano frais est en général basique, mais devient acide avec l'âge et la profondeur. Aussi, le pH du guano peut varier avec la quantité d'urine posée.

Les écosystèmes du guano peuvent donc extrêmement varier, mais selon Gnaspini et Trajano (2000), ils contiennent en général :

- Des espèces strictement inféodées au guano (les guanobies : arthorpodes, champignons etc) : ce sont des animaux qui requièrent la présence de guano pour survivre. Ils y effectuent la totalité de leur cycle de vie et se nourrissent exclusivement sur le guano.

- Des espèces opportunistes du guano (les guanophiles) : Ce sont des espèces qui 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.

- Des espèces de passage dans ce milieu (les guanoxènes) : Ils exploitent les ressources du guano, mais ont besoin d'autres substrats pour accomplir leur cycle complet.

La base de ces écosystèmes du guano est le nombre important de champignons et de bactéries qui peuvent s'y développer (Moulds, 2004). Puis certains arthropodes, détritivores, nécrophages ou omnivores se nourrissent directement du guano. À leur tour ils servent de nourriture aux guanivores (les larves de Phoridae (Diptera), Anobiidae (Coleoptera), Tineidae (Lepidoptera), certains collemboles et acariens tels que *Gamasida, Actinedida, Oribatida* (Gnaspini et Trajano, 2000). Le haut de la chaîne est représenté par les prédateurs : Orthoptera, Coleoptera, araignées, amblypyges, pseudoscorpions, et opilions (Lips, 2008).

Dans le cadre d'une telle étude, il est donc probable de retrouver des espèces exogènes à l'alimentation des prédateurs. De plus, il est tout à fait possible que certaines espèces fouisseuses aient provoqué des bioturbations dans la stratigraphie, surtout à l'avant des grottes.

## 6. État de l'art: prélèvement et analyses multiproxies (Projet Guacamolé et CAID).

Les analyses effectuées sur les guanos prélevés dans le cadre des projets GUACAMOLÉ (« Guano, carbonates karstiques, n-alcanes, analyses moléculaires") et CAID ("Chiroptères : analyses isotopiques de leur diète") ont été menées dans les laboratoires du LOCEAN. Les différents guanos prélevés à l'occasion de ce projet ont été effectué en Nouvelle-Calédonie, sur la Grande-Terre et sur Lifou (île Loyauté). Au total, des carottages et des ramassages de surface ont été réalisés sur 5 sites de la Grande-Terre (dans la tribu Néami à Koné, à Touho, sur la rive gauche de la Koumac, dans la tribu de Gohapin, au niveau de la Montagne Blanche et à Touaourou) ainsi que 3 sites localisés sur Lifou: Etha (Mucaweng), Hnexup (Nathalo) et la grotte Hama (Cap de la Flotte) (Fig.8).

L'étude préliminaire a été conduite principalement sur les carottages effectués dans la grotte Hama (HAK), à l'extrême sud de l'île de Lifou (Ile Loyauté) (Wirrman *et.,al* 2017). La comparaison de guanos d'animaux insectivores, les salanganes diurnes (Aerodramus spodiopygius (syn : *Collocalia spodiopygia*) représenté par une colonie d'environ 1000 individus) et les microchiroptères nocturnes (*Micropterus robustior*) représentés par une centaine de couples , a permis de mettre en évidence une grande variabilité de proies elles-mêmes bio-indicatrices de leur interaction avec les composantes des écosystèmes, en particulier les plantes. Le contenu du guano est riche en composés organiques et en isotopes stables. Il a donc été possible de déterminer la composition isotopique (de C, N, et H) et d'en extraire les relations

trophiques (Hobson, 1999 ; Schimmelmann *et al.,* 1986), l'état nutritionnel et les variations temporelles et spatiales dans la diète des chiroptères ou des oiseaux (Herrera *et al.,* 2001 ; Sullivan *et al.,* 2006), ainsi que le type de végétation (Wirrman *et al.,* 2017).

Afin de remettre dans leurs contextes les études réalisées dans le cadre du projet de master 2, nous présenterons succinctement les données relatives à l'échantillon de guano de salangane (HAK 1 : Fig.8 ; Tabl.1), issues de Wirrman *et al.,* 2016 et Wirrman *et al.,* 2017.

Selon Wirrman *et al.,* (2017), pour obtenir la meilleure résolution temporelle, le sondage HAK1 (L95xl8) a été réalisé par enfoncement à la main d'une cornière aluminium en U au centre d'un monticule de guano en forme de dôme (≈ 1 m de haut x 2,5 m de diamètre), localisé en dessous des nids de salanganes. Ce sondage présentait une lithologie homogène, de texture poreuse plus ou moins friable et non compactée.

### 6.1 Chronologie du sondage

La chronologie du sondage HAK1 a été obtenue à partir du $^{210}$Pb et $^{137}$Cs. La chronologie du sondage a été mesurée sur des radioéléments par spectrométrie sur 4 à 5 g de guano sec prélevés à 6 niveaux dans le sondage. Il a ainsi été possible d'estimer les taux de sédimentation à l'échelle du siècle. Le modèle CF : CS (constant flux : constant sédimentation, Schmidt *et al.,* 2010) a été appliqué pour estimer une vitesse de sédimentation moyenne de l'ordre de 3,5 cm par année d'accumulation, valeur à partir de laquelle les âges des niveaux du dépôt ont été calculés. D'après cette chronologie, l'archive couvre une période de 25 ans allant de 1987 à 2012 avec cependant une grande incertitude chronologique (≥ ± 5 ans) à la base du sondage (Fig.7) (Wirrman *et al.,* 2017).

### 6.2 Données palynologiques

L'étude conduite par Anne-Marie Sémah (Wirrman *et al.,* 2017) dans le cadre du projet Guacamolé-CAID a été menée sur des carottes prélevées dans la grotte Hama. Les prélèvements correspondent aux déjections de *Miniopterus robustior* (Yangochiroptera nocturne) et de *Aerodramus spodiopygius* (salanganes diurnes syn : *Collocalia spodiopygia*). Cependant, ne seront présentées ici que les données palynologiques relatives au prélèvement de guano de salanganes (HAK1).

Actuellement, la végétation dominante de Lifou est représentée par une forêt tropicale dense humide sur sol calcaire (Source Atlas de IRD 1981; Hoff *et al.,* 1983 ; Jaffré *et al.,* 1987, 2012 ; Schmid, 1968 (b), 1969), avec plus particulièrement à proximité des villages des zones de savane et de cultures vivrières.

Les taxons floristiques majoritairement représentés sont globalement différents pour chacun des prédateurs, pour *Aerodramus spodiopygius* on notera (Fig.6) :

- Les Araliaceae : *Schefflera golip* est une composante de la forêt du plateau et *Polyscias pinnata*, plantées dans les villages.
- Les Anacardiaceae (*Euroschinus*) en forêt dense humide.
- Les Oleaceae (*Jasminum simplicifolium*).
- Les Clusiaceae (*Calophyllum inophyllum*) fréquemment sur le littoral.
- Les Sapotaceae (*Manilkara/Mimusops*) - colonisant les versants exposés au vent de mer des falaises sub-littorales.

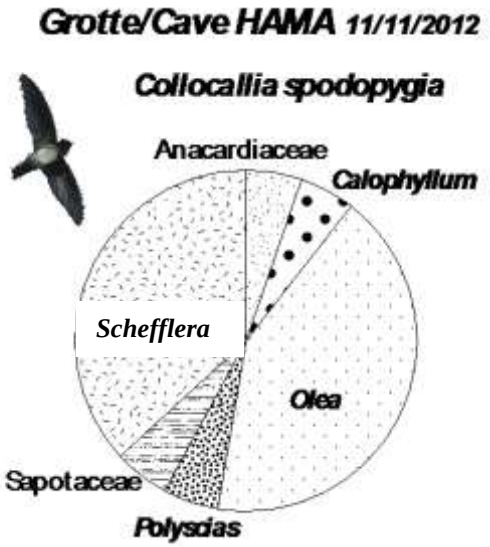



**Figure 6 Contenu pollinique synthétique des échantillons de surface du guano de salanganes de la grotte Hama (Lifou, Îles Loyauté Nouvelle-Calédonie). D'après Wirrman et al., 2017.**

Le diagramme permet de visualiser la prédominance de *Schefflera* et *Oléacées*, toutefois le contenu pollinique intraspécifique peut être différent d'une année à l'autre. Le premier niveau contenait d'abondants pollens de *Ficus*. Selon Anne-Marie Sémah (Wirrman *et al.,* 2016 ; Wirrman *et al.,* 2017), il s'agit probablement d'une réponse combinée à un changement de l'aire de nourrissage, et/ou un déplacement des périodes de floraison (avance ou retard par rapport à une valeur moyenne) et donc une variation climatique interannuelle. Le développement et la floraison des plantes sont liés à des conditions de température et d'humidité relativement strictes en fonction des espèces. Les associations polliniques avec les insectes retrouvées dans le guano sont alors un indicateur de ces conditions.

## 6.3 Données isotopiques

### *Analyse isotopique des alcanes n-C29*

Les alcanes sont des hydrocarbures saturés. Ils ne sont constitués que d'atomes de carbone (C) et d'hydrogène (H), liés entre eux par des liaisons simples. Dans le cas des alcanes, la fonction chimique, la structure linéaire ou ramifiée de la chaîne, le nombre d'insaturation et la modalité de leur distribution, sont autant d'informations sur la nature et l'origine de diverses matières organiques. Leurs analyses sont utilisées pour la reconstitution des paléoenvironnements, notamment à partir du guano en milieu tropical (Bird et al., 2007 ; Choa *et al.,* 2016 ; Wirrman *et al.,* 2017 ; Wurster *et al.,* 2010a ; Wurster *et al.,* 2010b ; Wurster *et al.,* 2017).

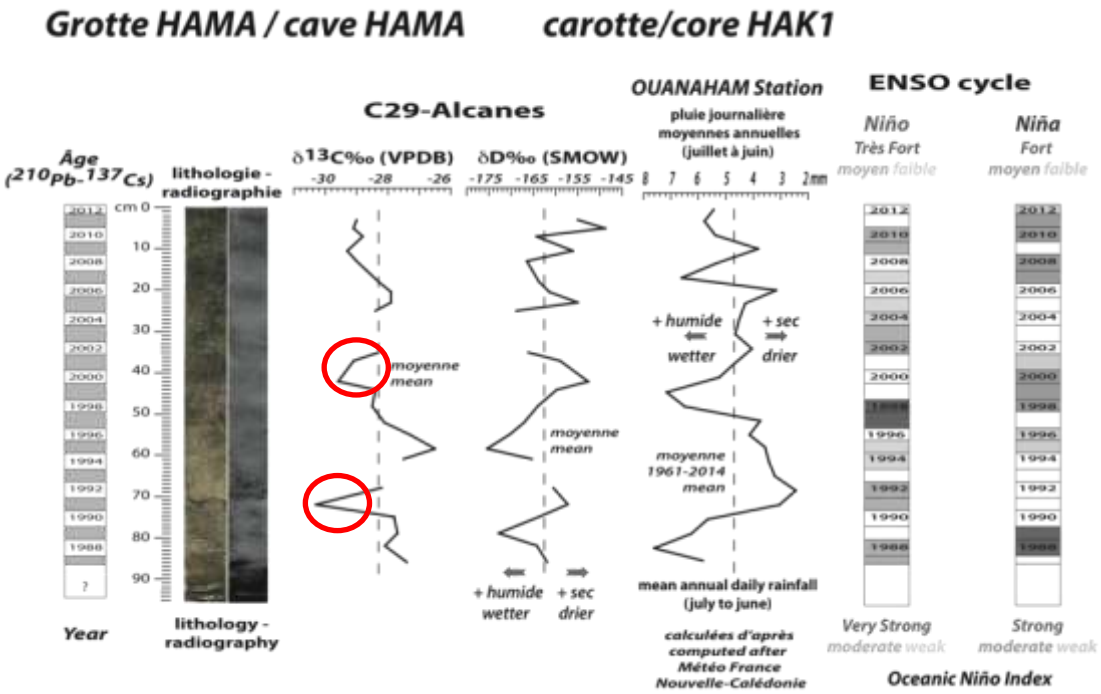



**Figure 7 Lithologie du sondage HAK1 et certains marqueurs (isotope δD et δC13). Comparaison avec la moyenne annuelle de précipitations journalières à la station d'Ouanaham (1961-2014) et l'intensité des évènements El Niño selon l'index océanique Niño (adapté d'après Null, 2017). D'après Wirrman *et al.*, 2017. Les pics negatifs de $\delta^{13}C$ sont entourés en rouge.**

### *La variabilité $\delta^{13}C$*

La composition en $\delta^{13}C$ de l'alcane *n*-C29 varie entre -30,3 et -26,5 ‰, pour une moyenne de -28,3 ‰. Tout au long du sondage, les variations sont distribuées autour de cette moyenne, toutefois, nous observons deux écarts de variations entre 41 et 43 cm et entre 71 et 73 cm, -30,3 ‰). Les deux pics $\delta^{13}C$ négatifs correspondent à des pics de pluviosité opposés. Le premier pic, entre 41 et 43 cm (entre l'année 1999 et 2000) pourrait traduire une période La Niña durant laquelle les végétaux ne sont pas en stress hydrique. Le second pic, entre 71 et 72 cm (année 1991) peut correspondre à une période El Niño. Ces phases sont à corréler avec un changement du régime alimentaire des insectes lié à des fluctuations annuelles ou plurianuelles qui modifient le fonctionnement de l'écosystème. Selon Wirrman *et al.* (2017), cette hypothèse est confortée par l'analyse palynologique qui indique une proportion plus importante de *Diosyiros macrocarpa* et *Ficus sp*. (grain de pollen uniquement transporté par les Chalcidoidea) dans le spectre pollinique du niveau correspondant à l'année 1991. (Fig.7). Toutefois, l'analyse de ces changements floristiques peut autant aussi résulter d'un changement dans les périodes de floraison, ou encore d'un changement de comportement des oiseaux (trajet parcouru, type de chasse…).

### *La variabilité δD* (signature isotopique du deutérium)

Tout au long de la séquence, le δD des n-alcanes C29 varient de -175,6 à -148,9 ‰.

Ces variations en δD restent faibles (de l'ordre 25 ‰). Excepté pour les niveaux 71-73 cm, les valeurs δD des n-alcanes C29 sont étroitement corrélées avec celles obtenues sur l'alcane n-C31 (non portées sur la figure 7), témoignant ainsi d'un facteur commun. Cette exception correspond à l'année 1991 et pourrait expliquer le fort pic négatif en δ13C enregistré à ce niveau par le n-alcane C29. Malgré les corrélations évidentes, la variabilité du δD n'est pas directement proportionnelle à l'intensité du phénomène ENSO.

Ces proxys sont donc informatifs mais donnent une image très filtrée des changements envionnemrntaux. Il était donc pertinent d'essayer de se rapprocher au plus près de l'information entomologique « signal insecte » contenus dans le guano, en utilisant plusieurs techniques à notre disposition, et en tentant d'innover pour pallier aux difficultés inherentes au materiau.

## Partie 2 : Matériels et méthodes.

### 1. Provenance du matériel et stratégies d'analyses

Les observations préliminaires et les études bibliographiques nous ont permis de déterminer trois méthodes d'analyse. La première, plus traditionnelle que les suivantes, consiste en un examen descriptif et taxonomique des restes échantillonnés. Il s'agit d'une méthode utilisée en contexte archéologique (Ponel et Yvinec, 1997 ; Pécréaux, 2007 ; Pécréaux, 2008). Les autres techniques sont plus exploratoires dans le cadre de l'étude du guano subfossile. La deuxième méthode est une analyse moléculaire, traditionnellement utilisée sur les fèces et les contenus stomacaux afin de caractériser les diètes en contexte écologique (Zeale *et al.,* 2010 ; Clare *et al* 2009). La troisième consiste en une analyse en proche infrarouge (SWIR). Les méthodes d'analyses ont différé en fonction des contraintes matérielles et de temps, ainsi que des résultats attendus pour chacun des sites. Elles seront décrites dans les sous-parties correspondantes.

Ces méthodes d'analyse ont été conduites sur un total de 23 échantillons de guano provenant 6 sites (Fig.8 ; Tabl.1). Les 5 premiers concernent des carottages ou de ramassage de surface étudiés dans le cadre des projets Guacamolé et CAID (Hama présenté en AnnCD A). Le dernier site (grotte de Yaté) a fait l'objet de 4 ramassages de surface par Romain Garrouste (mission Novembre/Décembre 2016). Les trois premiers notés YAT-S concernent des salanganes et ont fait l'objet de 3 prélèvements de surface à des endroits différents : YAT-S 1 dans la partie sèche en périphérie de l'amas de guano, et YAT-S 2 et YAT-S3 au centre dans la partie fraîche et humide. YAT-C concerne un amas de guano de chiroptère *(Miniopterus australis)* en surface, relativement humide, sous une colonie de plus de 1000 individus (AnnCD B).

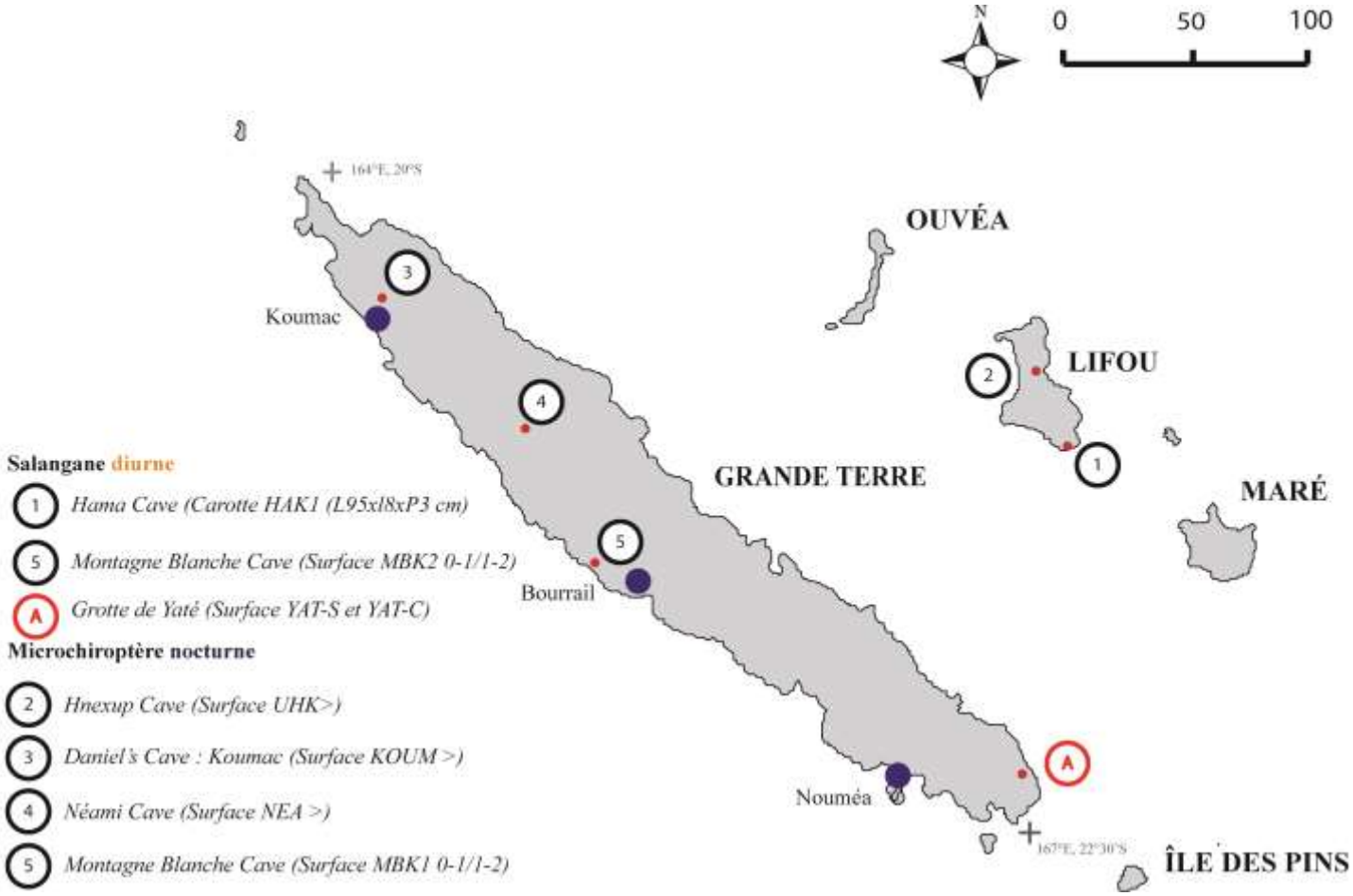



**Figure 8 La Nouvelle-Calédonie et la localisation des grottes échantillonnées. Les chiffres correspondent aux grottes échantillonnées par le LOCEAN dans le cadre des projets Guacamolé et CAID alors que la lettre A représente la grotte de Yaté échantillonné par Romain Garrouste.**

| Prélèvement IRD-LOCEAN dans le cadre des projets Guacamolé et CAID | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Nom du site | Localité | Label | Nombre échantillons | Prédateurs |
| Grotte Hama | Lifou / Cap de la flotte | HAK 1 | 10 | *Aerodramus spodiopygius* |
| Grotte Hama | Lifou / Cap de la flotte | HA 2 | 1 | *Miniopterus robustior* |
| Hnexup | Lifou / Nathalo | UHK | 1 | *Miniopterus robustior* |
| Montagne Blanche | Grande-Terre / Le Cap 21° 31,365 S - 165° 17,486 E | MBK 1 | 2 | *Miniopterus australis* *Miniopterus macrocneme* |
| Montagne Blanche | Grande-Terre / Le Cap 21° 31,938 S 165° 17,498 E | MBK 2 | *2* | *Aerodramus spodiopygius* |
| Koumac | Rive gauche de la Koumac | KOUM | *2* | *Miniopterus australis* *Miniopterus macrocneme* |
| Néami | Tribu de Koné / Touho | NEA | 1 | *Miniopterus australis* *Miniopterus macrocneme* |
| Prélèvement réalisé par Romain Garrouste | | | | |
| Yaté | 22° 11, 25.90°S 166 °58'41.08 E | YAT-S | 3 | *Aerodramus spodiopygius* |
| Yaté | 22° 11, 25.90°S 166 °58'41.08 E | YAT-C | 1 | *Miniopterus sp.* |

**Tableau 1. Tableau récapitulatif des prélèvements étudiés dans le cas de cette étude**

## 2. Traitement et extraction de la fraction entomologique

D'ordinaire, la méthode la plus utilisée et appliquée aux échantillons archéologiques consiste à réaliser la flottation au pétrole mis au point au Quaternary Laboratory de l'Université de Birmingham (Kenward, 1974 ; Kenward *et al.,* 1980 ; Coope, 1986 ; Pécréaux, 2008). Toutefois, pour les échantillons analysés au cours de ce stage de master 2, le guano ne devait subir aucun traitement chimique en raison des analyses biophysiques (Spectroscopie infrarouge SWIR) et biomoléculaires (métabarcoding) qu'il allait subir. Nous expliquerons donc la méthodologie traditionnellement utilisée, puis celle conduite pour notre étude.

La flottation au pétrole est un protocole consistant en deux grandes étapes. Premièrement, il faut séparer les restes d'insectes de l'ensemble du sédiment (étape inutile dans le cas du guano frais), avec au préalable une pesée des échantillons et sous-échantillons. En fonction du volume de sédiment, la désagrégation se fera dans une bassine à l'aide d'un jet doux d'eau pure. Il peut être nécessaire de le laisser tremper dans une solution de carbonate et d'hydroxyde de sodium à 5%. Une fois l'eau chargée de particules minérales ainsi que de débris végétaux et animaux, elle doit ensuite être délicatement transvasée dans un tamis calibré de 300 µm (Pécréaux 2008, Ponel et Yvinec 1997). La deuxième étape consiste à placer le refus de tamis (qui contient les fragments végétaux, d'insectes…) dans un autre récipient muni d'un bec verseur puis y verser doucement du pétrole désodorisé. Conjointement au pétrole, de l'eau est ajoutée en quantité suffisante pour permettre une décantation, séparant ainsi les différentes fractions. Au bout de quelques minutes, seule la fraction entomologique va flotter à la surface. Il suffit alors de verser les fragments d'insectes dans un tamis de 300 µm, d'enlever les résidus de pétrole en utilisant un détergent, puis d'effectuer un dernier tri manuel sous loupe binoculaire (Ponel et Yvinec 1997).

La technique utilisée dans notre étude a consisté à supprimer ce qui aurait pu nuire aux différentes analyses prévues pour chacun des échantillons. La préparation a comporté 5 étapes (Fig.9). En premier lieu, il a fallu échantillonner la moitié de chacun des échantillons à disposition (poids variable d'un échantillon à un autre). Cette étape a été suivie par un nettoyage délicat à l'eau distillée, puis un tamisage de l'ensemble des résidus dans un tamis de 250 µm. Les refus de tamis ont été séchés en étuve (étuve Thermo-scientific/ Heratherm oven OMS60) à 40° pendant 20 minutes. Enfin, chaque prélèvement a fait l'objet de sous-échantillonnages rigoureusement homogènes pour les différentes analyses, soit 0,03g pour les analyses taxonomiques, 0,03g pour les analyses infrarouges, et 1g pour les analyses moléculaires. L'eau chargée en sédiment après le tamisage a été conservée et centrifugée en raison du potentiel pollinique qu'elle contenait. Ce materiel est en cours d'étude.

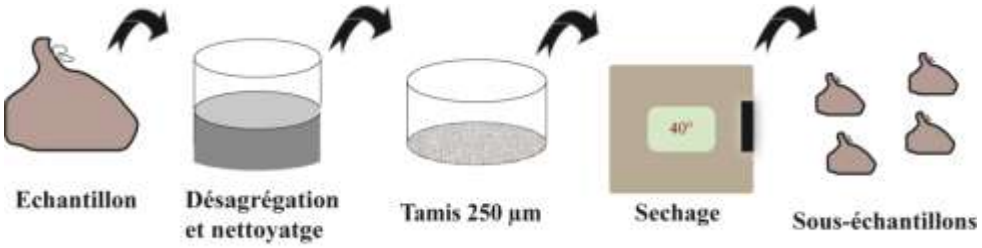



**Figure 9 Protocole d'extraction de la fraction entomologique.**

Comme mentionné en partie 1, la carotte HAK1 de grotte Hama (AnnCD A) est la plus documentée (Wirrman *et al.,* 2016, Wirrman *et al.,* 2017). Elle est constituée 96 unités stratigraphiques (*US*) définies de manière non lithologique, couvrant chacune 1 cm d'épaisseur. Les moyens matériels et de temps ne pouvant pas être suffisants pour analyser la totalité du matériel, la stratégie d'analyse à consisté à prélever 10 échantillons de 30mg tous les 10 cm environ (± 1 cm en fonction de la quantité de matériel disponible après analyses multiproxies) (Tabl.2). En raison du travail chronophage que représente l'analyse taxonomique, cette méthode n'a pas été réalisée sur d'autres prélèvements que HAK1. L'acidité du guano croît avec le temps (Lips, 2008). C'est pourquoi lorsque le test de rendement total d'ADN a donné 0,95 qubit/mg de guano (ng ADN) sur l'échantillon présent entre 62 et 63 cm dans la couche, nous avons choisi de faire les tests seulement sur les 6 premiers échantillons. Les analyses infrarouges (SWIR) ont été réalisées sur 4 des 5 dernières US de la couche (Tabl.2).

Les autres échantillons proviennent de 2 sites de la Montagne Blanche (4 prélèvements de surface entre 0 et 2 cm : MBK1 0-1 et 1-2 ; MBK2 0-1 et 1-2), Neami (1 prélèvement de surface : NEA), Koumac (1 prélèvement de surface : KOUM), d'une seconde salle de la grotte Hama (1 prélèvement de surface HA2), et de Hnexup (1 prélèvement de surface : UHK). Ils ont tous fait l'objet d'étude moléculaire et infrarouge. Quant aux prélèvements actuels effectués en surface dans la grotte de Yaté au sud de la Grande-Terre (4 prélèvements YAT-S 1, 2 et 3 et YAT-C 1) par Romain Garrouste, ils ont seulement fait l'objet d'analyses moléculaires (AnnCD B).

| Nom de l'échantillon | | HAK 1-2 | HAK 12-13 | HAK 22-23 | HAK 32-33 | HAK 42-43 | HAK 51-52 | HAK 62-63 | HAK 71-72 | HAK 82-83 | HAK 91-92 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Analyses | Taxonomique | 30mg | 30mg | 30mg | 30mg | 30mg | 30mg | 30mg | 30mg | 30mg | 30mg |
| | « SWIR » | | | | | | 30mg | 30mg | | 30mg | 30mg |
| | Moléculaire | | 34mg | 21mg | 25mg | 22mg | 32mg | | | | |

| Nom de l'échantillon | | MBK1 0-1 | MBK1 1-2 | MBK2 0-1 | MBK2 1-2 | NEA | KOUM | HA2 | UHK | YAT-C YAT-S |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Analyses | Taxonomique | | | | | | | | | |
| | « SWIR » | 30mg | 30mg | 30mg | 30mg | 30mg | 30mg | 30mg | 30mg | |
| | Moléculaire | 30mg | 30mg | 30mg | 30mg | 30mg | 30mg | 30mg | 30mg | 50mg |

**Tableau 2 Tableau présentant les différents échantillons, leurs poids et les analyses dont ils ont fait l'objet.**

# 3. Détermination des restes d'insectes

## 3.1 Systématique et taxonomie

### 3.1.1 Méthode de détermination

La détermination des restes d'insectes est l'étape la plus délicate et la plus longue de l'analyse. Lors de cette analyse, nous nous sommes heurtés à plusieurs difficultés : la grande variété des insectes susceptibles d'être présents ainsi que les problèmes d'identification à partir des seuls fragments dont on dispose puisque les clés de détermination utilisées en général utilisent souvent des critères comme le nombre ou la forme des articles des tarses et aux antennes, voire la morphologie des *genitalia* mâle qui est discriminante. Or aucun de ces critères n'est utilisable sur les restes subfossiles (Pécréaux, 2008). Seules des pièces isolées comme des élytres, *pronota* et capsule céphalique sont exploitables. En effet, malgré les nombreuses pattes et mandibules présentes, il serait très hasardeux de les associer à un taxon précis (Pécréaux, 2008). Pour cette étape, il est nécessaire de comparer les restes d'insectes à une collection de référence étendue à de nombreuses espèces présentes dans l'aire géographique concernée et validée par des taxonomistes. Les critères utilisés pour l'identification des restes d'insectes seront d'ordre morphologique (forme, taille…) et l'ornementation (stries, tubercules, ponctuations, réticulation, squamules, pilosité) (Pécréaux, 2007). La couleur n'est que partiellement prise en compte, car la coloration peut être variable entre des individus d'une même espèce et peut changer avec le type et le temps d'enfouissement, ainsi que l'activité enzymatique dans l'estomac des prédateurs. Toutefois, une empreinte des couleurs d'origine persiste parfois (Pécréaux, 2007).

Les déterminations ont été conduites au sein des collections du Muséum national d'histoire naturelle de Paris (Unité de Collections des Arthropodes). Durant cette étape de détermination, j'ai été aidé par des spécialistes pour la validation certaines déterminations, le plus souvent à la famille.

En archéoentomologie, il est fréquent de ne pas pouvoir mener l'identification jusqu'à l'espèce, car de nombreux taxons partagent des morphologies similaires. De nombreux insectes n'ont pas pu être déterminés à l'espèce pour deux raisons principales. Tout d'abord, les fragments isolés particulièrement proches pour de nombreuses espèces, parfois cryptiques ou jumelles ne permettent pas toujours l'identification des espèces. Puis, comme nous l'avons abordé dans la première partie de l'étude, la faune néo-calédonienne n'est que partiellement connue et les collections du MNHN n'en répertorient qu'une partie. Cette collection est répartie dans diverses collections (par ordre) et n'est pas toujours facile d'accès sans détermination préalable à un niveau superspécifique.

Afin d'avoir le maximum d'informations, nous avons pris en compte les parties anatomiques concernées, le taux de fragmentation ainsi que la taille générale des restes (de 0 à 500 µm ; de 500 µm à 1 mm ; de 1 mm à 1,5 mm ; de 1,5 mm à 2 mm ; 2 mm à 2,5 mm ; 2,5 mm à 3 mm ; 3 mm à 3,5 mm et tout ce qui est supérieur à 3,5 mm) afin d'obtenir une analyse granulométrique des entomorestes.

La méthode utilisée a consisté à fixer sur une paillette entomologique chaque reste potentiellement identifiable à l'aide d'une colle neutre soluble à l'eau. En dehors de l'échantillon HAK1 91-92 qui ne contenait que 23 restes potentiellement identifiables, la totalité des échantillons de 30 mg contenaient chacun au moins 100 restes d'insectes différents. L'échantillon HAK1 91-92 n'a pas été pris en compte, car il pouvait provoquer des erreurs lors des analyses statistiques. Chaque reste a fait l'objet d'une numérotation de 0001 à 1062 et a été rattaché aux informations intrinsèques le concernant (provenance, US, datation, prédateur, taille du reste, partie anatomique, entière ou fragmentée, ordre, famille, genre, espèce, habitat probable). À des fins de conservations, les paillettes ont été épinglées dans des boites entomologiques.

De très nombreux restes entomologiques ont fait l'objet de prises de vue au microscope optique, à la loupe binoculaire (Nikon SMZ25 et  Nikon SMZ 1000 avec le logiciel photo NIS-ELEMENT D.ink), au microscope électronique à balayage environnemental (TESCAN model

Vega II LSV avec le logiciel VegaTC) accompagné d'un spectromètre rayon X de dispersion d'énergie) et au microscope Hirox MXB 5000 REZ.

En dehors des méthodes d'imageries traditionnelles, le choix du MEB (vide partiel) est justifié, car il permet l'amélioration de la définition et de la profondeur de champ. Nous avons utilisé le MEB en mode environnemental afin de ne pas avoir à métalliser les échantillons. Le choix du microscope Hirox est justifié, car il permet l'imagerie 3D ainsi que la mesure précise de différentes parties des objets étudiés ainsi que la prise de vidéos pour de meilleures identifications (AnnCD.2). Ces méthodes sont donc analytiques et descriptives.

La richesse de la documentation sur les Hymenoptera Formicidae de Nouvelle-Calédonie a permis l'identification de la plupart des espèces. L'identification a été validée par Hervé Jourdan, specialiste des fourmis de Nouvelle-Calédonie. L'ordre des Coleoptera a été identifié à la famille, la sous-famille et parfois la tribu. Les Bruchinae ont été identifiés par Philippe Ponel (IMBE) et les Curculionidae ont été identifiés par Hélène Perrin (MNHN). J'ai déterminé certaines familles de Coleoptera (notamment Nitidulidae et Tenebrionidae), Thysanoptera, Termitoidea et Heteroptera puis l'équipe de Paléoentomologie du MNHN (André Nel, Romain Garrouste, Patricia Nel, Alexander Kirejtshuk) a validé ces déterminations. Les pupes de Diptera ont été déterminées par Jean Bernard Huchet (archéoentomologiste/ MNHN). En dépit du nombre de restes de microguêpe pouvant être important dans certaines unités stratigraphiques de HAK1, nous ne pouvons pas déterminer ces Hymenoptera à la famille, car la détermination est impossible sans antenne ni autre appendice complémentaire. Même si la plupart des restes peuvent être rapporté à la l'infra-ordre des Apocrites-Terébrantes et à la Superfamille des Chalcidoidea, il n'y a pas de caractère sur la seule capsule céphalique qui puisse être utilisée pour séparer des familles de chalcidiens (Claire Villemant comm.pers). Ainsi, pour l'Infra-ordre des Apocrites Térébrantes, il s'agira d'identification par défaut, le plus souvent en morpho espèces.

Malgré les déterminations qui se limitent souvent au rang de famille ou sous-famille, il est possible qu'il n'-y ait pas d'incidence sur les conclusions de l'étude, car les espèces constituant l'ensemble de certains groupes côtoient fréquemment des niches écologiques comparables ou confondues. Les espèces ne devrait pas porter d'informations écologiques individuellement ; par contre les assemblages et leur diversité (échelle de la communauté ou du peuplement) peut-être informative. De plus, l'étude sera comparée aux différentes données isotopiques et palynologiques afin de voir s'il y a corrélation entre les proxies. Nous pouvons également noter que certains fragments de coléoptères et hétéroptères n'ont pas pu être déterminés, soit en raison

de leur mauvais état de conservation, soit en raison du temps nécessaire, mais non disponible pour leurs identifications et surtout en raison du peu de données et de spécialistes en entomologie néo-calédonienne avec qui il était possible d'avoir un contact. Toutefois, nous ne pouvons pas exclure qu'il s'agît d'indicateurs écologiques ou de témoins d'activités humaines (anthropisation, climat). Les nomenclatures choisies correspondent à celles recommandées par le Code International de Nomenclature Zoologique. Lorsque, l'espèce n'était pas déterminable, mais laissait supposer l'appartenance à un genre elle a été noté *Genus* cf. *species* probable ou au niveau d'identifications par Ordre (-ptera), Sous-ordre (-Era), Infra-Ordre (-Morpha), Super famille (-oidea), famille (-idea) Sous-Famille (inae) et Tribu (-ini).

### 3.1.2 Quantification de la fraction entomologique.

Tout comme pour les analyses polliniques, les résultats sont présentés par prélèvement, en nombre de restes, nombre de reste déterminés (NRD) et nombre minimum d'individus (NMI), les espèces étant classées dans leurs ordres taxonomiques respectifs. Si la latéralisation d'un reste était impossible, il était comptabilisé comme « fragment ». Ce choix présente l'avantage de ne pas augmenter le NMI. Les pattes non déterminables n'ont pas été retenues. Le NMI pourra ainsi donner une approche de l'abondance des taxons dans le milieu au fil du temps, d'autant plus que nous disposons d'une série d'échantillons chronologiquement continus. Malgré la simplicité de ce traitement de données, il présente l'avantage de ne pas sur-représenter les taxons documentés par de très petits fragments même si cela risque de modifier l'image du spectre faunique. J'ai utilisé le NMI de fréquence pour ne faire intervenir aucune tentative d'appariement ou d'individualisation pour des raisons de taille et de couleur (Poplin, 1976, Pécréaux, 2008). Vouloir reconstituer les individus à partir des pièces anatomiques serait hasardeux, n'apporterait aucune information supplémentaire et ferait perdre du temps. Toutefois, lorsque des fragments étaient reliés ensemble j'ai maintenu la valeur 1 pour le NMI. À l'inverse, lorsqu'un taxon n'était représenté que par des restes fragmentés, j'ai fixé le NMI à 1. Ce choix a pour conséquence de sous-estimer l'abondance de l'espèce dans le milieu, mais tend à accentuer l'abondance des espèces rares et à minimiser les espèces les plus représentées (Poplin, 1976 ; Pécréaux, 2008). Le biais que le NMI induit ne semble pas fausser l'image des entomofaunes dans les milieux étudiés, ainsi c'est sur les tableaux de NMI que l'essentiel des analyses statistiques multivariable sera fondé. Etant donné que les échantillons statistiques sont petits (10 US), il est nécessaire de ne pas faire de conclusion trop générale. Les résultats feront donc l'objet d'analyses statistiques multivariables exploratoires et de tests de corrélation de Spearman. Il s'agit d'une mesure de dépendance statistique non paramétrique entre deux variables (Myers et Sirois, 2014).

## 3.2 Infrarouge

La chitine composant les arthropodes (insectes, crustacés, arachnides et myriapodes), est le deuxième biopolymère abondant après la cellulose. Chimiquement, c'est un dérivé de la cellulose avec seulement un remplacement du groupe acétamido en position C-2, c'est-à-dire le β -2-acétamido-2-désoxy-D-glucose. La chitine est classée en trois types selon les différentes orientations de ses microfibrilles : la α-chitine (chaîne antiparallèle), la β-chitine (chaînes parallèles) et la γ-chitine (la combinaison parallèles et antiparallèles) (Khor & Lim, 2003).

### 3.2.1 Choix de la méthode

Les techniques basées sur la spectroscopie au moyen infrarouge (FT-IT, pastille de bromure de potassium KBr) sont conventionnellement utilisées pour identifier la présence de chitine dans un assemblage, ou pour l'analyse de la chitine au niveau industriel et scientifique (Perason *et al.*, 1960 ; Shaofang Liu *et al.*, 2012 ; Badawy et Mohamed, 2015).

À l'encontre de ces méthodes, nous avons choisi de baser notre protocole sur l'utilisation de l'infrarouge à ondes courtes SWIR (Short-Wave Infrared). La principale raison à ce choix est que nous ne cherchions pas à caractériser la présence de chitine déjà attestée ni à identifier les restes d'insectes à la manière de Badawy et Mohamed (2015), mais à caractériser une différence dans les assemblages de guano en profondeur dans la stratigraphie et entre les différents sites. Cette caractérisation peut-être d'ordre granulométrique, de nature chimique (absorption et/ou réflexion de certaines longueurs d'onde) et donc influence fortement la signature spectrale d'un assemblage.

L'Infrarouge SWIR est défini comme étant le spectre lumineux se situant dans la gamme de longueurs d'onde 0,9 - 1,7 µm, mais pouvant être étendu de manière courante à la gamme 0,7 - 2,5 µm. Contrairement à l'infrarouge moyen (MWIR) et à l'infrarouge lointain (LWIR) qui sont émis par l'objet lui-même, les photons de l'infrarouge SWIR sont réfléchis ou absorbés par l'objet en question, le SWIR est donc semblable à la lumière du visible. Un grand nombre d'applications, difficiles à réaliser avec la lumière du visible, sont rendues possibles en utilisant cette technique d'imagerie (la différenciation des couleurs, le tri et l'identification…). Cette technique devient de plus en plus utilisée, notamment dans le cas de l'observation des parcelles agricoles par satellite. En effet, l'infrarouge SWIR permet d'observer et de caractériser la vigueur et la densité de la végétation tout au long des saisons grâce à l'indice de réflectance de la végétation qui varie en fonction de la chlorophylle et la concentration en anthocyanes et caroténoïdes. Les différentes longueurs d'onde se manifestent sur les spectres infrarouges et expliquent le changement des feuilles au fil des saisons (Xiao *et al.,* 2005). Le SWIR est aussi utilisé dans le tri et

l'identification des stocks de nourritures infestés par des insectes, notamment pour identifier la présence de charançon en agroalimentaire (Perez-Mendoza *et al.,* 2003 ; Flinn *et al.,* 2009). L'utilisation de cette technique est certes exploratoire, mais pourrait permettre de caractériser une différence dans les assemblages.

### 3.2.2 Équipements et paramètres.

L'enregistrement des spectres SWIR s'est fait à l'aide d'une caméra hyperspectrale de la marque Specim (model spectral camera SWIR, serial 4100066) avec deux objectifs. Un premier test a été effectué avec objectif « macro » permettant d'analyser à la manière d'un microscope des échantillons placés dans 1cm$^2$, à 10 cm de distance entre l'objectif et le plan de travail. Les résultats du test étant peu convaincants, nous avons choisi d'utiliser un objectif focal olex 56 + filtre. Cet objectif permet d'avoir un champ de vision plus large, sur 5,1 cm$^2$. L'objectif a été placé à 34 cm du plan de travail (30 cm minimum).L'exposition a été réglée sur 6ms et la vitesse sur 5,26 ms. Le focus a été réglé dans chacun des cas afin d'obtenir un résultat optimal lors de l'analyse. Un blanc et un noir ont été enregistrés afin de prendre en compte le bruit dû à la réflexion diffuse des contenants.

### 3.2.3 Matériel à analyser et préparation.

Nous cherchions à savoir s'il est possible de déceler des signaux différents selon les sites et les unités stratigraphiques, ou s'il y a au moins des différences entre les parties anatomiques et les différents ordres d'insectes. L'analyse a été faite en deux étapes :

- La première a été effectuée sur les 12 échantillons présentés dans le tableau (Tabl.2).
- La deuxième a consisté à analyser 5 spécimens de références préalablement séchés provenant d'une collection personnelle (Tabl.3).

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|---|---|---|---|---|
| Ordre/Famille | Blattodea Blaberidae | Heteroptera Gerridae | Coleoptera Curculionidae | Coleoptera Carabidae | Coleoptera Cetoniidae |
| Espèces | *Blaptica dubia* | *Gerris lacustris* | *Hylobius abietis* | *Carabus cancelatus* | *Cetonia aurata* |

**Tableau 3 Insectes actuels analysés par spectroscopie infrarouge**

Les échantillons ont été posés sur deux plaques de verre de 5 mm d'épaisseur dans des carrés de 1cm$^{2,}$ puis analysé à l'aide de la caméra hyperspectrale.

### 3.2.4 Traitement statistique des données infrarouges

Le traitement statistique a été réalisé avec le logiciel Envie Classic. Tout d'abord, il a fallu supprimer le bruit dû aux plaques de verre (paramètre à 0,35) et redimensionner l'image.

L'analyse a consisté à réaliser des analyser 7 des 256 bandes (Spectres infrarouges classés en fonction de l'importance en information) en composantes principales (PCA) afin de discriminer et catégoriser les informations utiles à notre étude.

## 3.3 Analyses moléculaires.

Toutes les analyses moléculaires ont été effectuées au Service de Systématique Moléculaire (UMS2700 MNHN/CNRS).

Étant donnés les potentiels problèmes d'identification qui pourraient survenir lors de l'étude taxonomique et infrarouge, nous avons mis en place une analyse génétique de type '*metabarcoding*' afin de maximiser les chances de résultats positifs pour notre étude. En effet, la diversité des proies chassées par les insectivores volants est considérable (plus d'une centaine d'espèces). Toutefois, la longue mastication et la digestion des proies, couplées à la faible diversité morphologique de certaines espèces dont il ne reste que certains fragments microscopiques, laissent des chances très limitées à l'étude taxonomique. Le principe consiste à extraire l'ADN d'un échantillon environnemental (eau, sol, fèces), puis à amplifier par PCR le fragment cible correspondant au code-barres à l'aide d'un couple d'amorces prédéfini. L'objectif est de pouvoir identifier les espèces présentes dans un milieu alors même que les individus ne sont pas facilement caractérisables. Les techniques moléculaires laissent donc entrevoir une technique alternative plus efficace que l'analyse taxonomique pour l'étude des proies chassées (Symondson, 2002 ; Zeale *et al.,* 2010).

L'identification d'ADN dégradé d'espèces indéterminées nécessite la réunion de deux conditions. Tout d'abord, la séquence doit avoir suffisamment de signatures génétiques pour délivrer une résolution spécifique, ensuite des séquences doivent être disponibles dans les bases de données de référence pour qu'une comparaison diagnostique puisse être établie. Les récentes études ADN sur les diètes (contenus stomacaux et fèces) permettent désormais d'arriver jusqu'à une détermination taxonomique (Herbet *et al.,* 2003 ; *Zeale et al.,* 2010) et sont étroitement liées aux développements des librairies de barcodes ADN (Barcode of Life Database (BOLD); Ratnasingham & Herbert 2007).

### 3.3.1 Test du pH pour analyse ADN.

La molécule d'ADN est résiliente et peut supporter des conditions physico-chimiques variées (dont la digestion par les prédateurs), pourvu que les conditions de pH ne soient ni trop basiques (dénaturation) ni trop acides (hydrolyse). La première étape a donc consisté à tester la

teneur du guano en ADN. Le guano frais est en général basique, cependant il a tendance à devenir acide avec l'âge, la profondeur et la quantité d'urine déposée (Lips, 2008). Les chances de retrouver de l'ADN en dessous d'un pH de 5 étant quasiment nulles, il a donc fallu tester le pH de certains échantillons de guano afin de s'assurer de la faisabilité de la démarche.

En fonction des quantités de guano non tamisé, non disponible et du temps à y consacrer, nous avons choisi de mesurer le pH des 4 échantillons suivants : MBK2 1-2, NEA, KOUM et HAK1 51-52 ; et d'adapter un protocole de mesure du pH du sol, au guano. Nous avons donc mis en solution 2 g de guano et 5 ml d'$H2O^{Distillée}$, puis utilisé des agitateurs aimantés pour remuer la solution pendant 1 h. La mesure du pH a été effectuée avec un pH-mètre HANN instrument HI 221 préalablement calibré avec des solutions tampons 4,1 et 7,1. Les résultats figurent dans le tableau ci-dessous (Tabl.4).

| Échantillons | MBK2 1-2 | NEA | KOUM | HAK 51-52 |
|---|---|---|---|---|
| pH | 7,19 | 5,51 | 7,14 | 5,96 |

**Tableau 4 pH des échantillons MBK, NEA, KOUM et HAK**

### 3.3.2 Choix du marqueur moléculaire et recherche d'amorces

Dans des matières fécales dégradées, les séquences ADN de 200 paires de bases (bp) ont une chance vraiment minime de survivre à la digestion. Cette situation rend l'amplification et le séquençage du barcode CO1 complet (658 bp du gène mitochondrial de la Cytochrome Oxidase 1) difficile et ce phénomène s'accentue avec la cinétique de la dégradation liée au temps (Deagle *et al.,* 2006). De courts fragments de 100 à 250 paires de bases peuvent subsister et permettent de délivrer 90 à 95 % des espèces présentes dans les échantillons dégradés (Hajibabaei, 2006 ; Meusnier *et al.,* 2008 ; Zeale *et al.,* 2010). C'est la raison pour laquelle nous avons opté pour une comparaison entre deux types d'amorces : les amorces barcode CO1 universelles (Folmer *et al.* 1994) et une paire universelle publiée pour un mini-barcode CO1 (Meusnier *et al.,* 2008). Clare *et al.,* 2009, précisent que leur choix d'utiliser un jeu d'amorce CO1 pour amplifier les séquences ADN provenant de fragment de proies individuellement isolées dans des fèces de chiroptères, a permis l'identification d'une grande variété d'espèces chassées, de bactéries, de champignons et des chiroptères eux-mêmes (représentant seulement 3 % de la séquence).

### 3.3.3 Protocole d'extraction

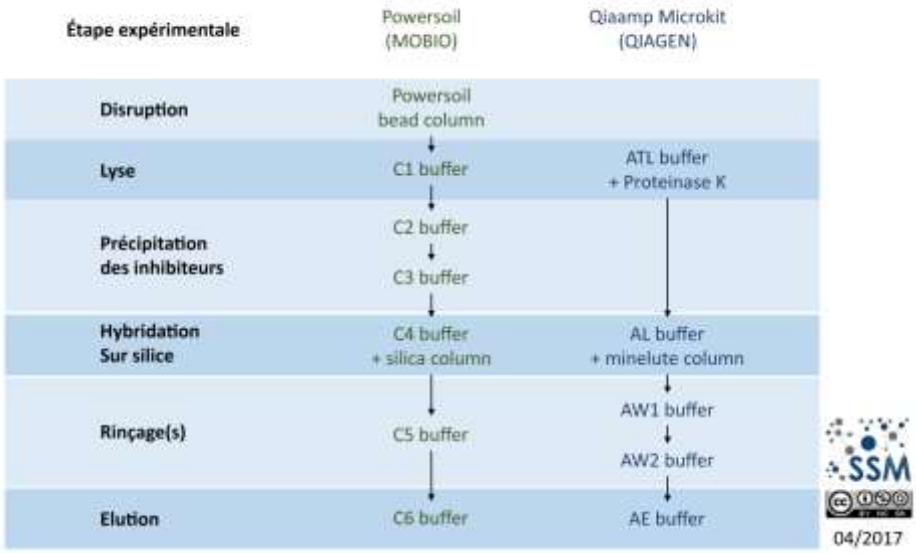



**Figure 10 Protocoles utilisés pour extraire l'ADN des différents échantillons. Powersoil (Mobio) pour les échantillons de Yaté et Qiaamp Microkit (QIAGEN pour les échantillons Guacamolé-CAID.**

La mise au point d'un protocole pour ce type d'analyse a nécessité la prise en compte de plusieurs facteurs, dont en premier lieu la nature du matériel. La plupart des inhibiteurs pouvant provoquer des biais lors d'analyses avaient été supprimés ou diminués lors du tamisage des échantillons provenant des projets Guacamolé-CAID, mais pas dans le cas des échantillons bruts YAT-S et YAT-C (Fig.8 ; Tabl.1). Nous avons choisi d'utiliser des protocoles différents pour visualiser les différences de rendement entre les échantillons tamisés et les échantillons bruts, ces derniers étant *a priori* plus favorables à la préservation de l'ADN, du fait de la réactivation des nucléases lors de l'hydratation des guanos au moment du tamisage.

Nous avons donc opté pour l'utilisation de deux Kits d'extraction (Fig.10). Pour les prélèvements de la grotte de Yaté, nous avons utilisé un Kit MO BIO PowerSoil DNA Isolation sur 50mg (±2 mg) de chaque échantillon, en suivant les instructions du fabricant, car ce kit permet l'extraction de l'ADN cellulaire et ambiant. Pour les échantillons tamisés provenant du projet Guacamolé-CAID nous avons choisi d'utiliser le kit Qiagen QiAamp DNA microkit 50. Ces deux protocoles utilisent une méthode d'extraction purification de l'ADN sur membrane silica largement éprouvée au SSM.

Nous avons suivi les instructions du fabricant en apportant quelques modifications. Nous avons utilisé un double volume (X2) pour les échantillons provenant de HAK1 (34 à 21 mg par échantillon) et un triple volume (X3) pour les autres échantillons (MBK, HA, NEA, KOUM et

UHK) dont le poids était de 30 mg par échantillon. Le choix de ce kit est justifié par un coût et un temps d'extraction moins important que le second kit et par le fait qu'il n'y a plus (ou peu) d'ADN ambiant dans le guano tamisé.

### 3.3.4 Quantification d'ADN total

Nous avons choisi d'effectuer un test de rendement total ADN afin de quantifier de façon non discriminante le matériel génomique présent. Nous avons utilisé un fluorochrome qui s'hybride spécifiquement à l'ADN double brin et émet un signal lumineux proportionnel à la quantité d'ADN présent (dsDNA qubit HS, Life Sciences). Le protocole a consisté à préparer une première solution où l'on a dilué 1 ml de fluorochrome dans 199 ml de buffer. La seconde préparation a consisté à diluer 1 µl d'échantillons d'ADN dans 199 µl. La quantification ADN a été mesurée avec un appareil Invitrogen Qubit 2.0 fluorometer calibré pour avoir une haute sensibilité (fenêtre de détection : 0,05 à 100 ng/ul).

Les résultats sont présentés dans le tableau ci-dessous (Tabl.5)

| Échantillons en provenance du carottage HAK1 (Hama, Lifou / projet Guacamolé-CAID) | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Label échantillon | HAK1 1-2 | HAK1 12-13 | HAK1 22-23 | HAK1 32-33 | HAK1 42-43 | | HAK1 51-52 | |
| Poids (mg) | 34 | 21 | 25 | 22 | 30 | | 32 | |
| Qubit (ng/mg) | 25,8 | 9 | 10,8 | 11,7 | 13,5 | | 10,5 | |
| **Autres échantillons Guacamolé-CAID** | | | | | | | | |
| Label échantillon | KOUM | NEA | HA2 | UHK | MBK2 1-2 | | MBK1 1-2 | |
| | | | | | 0-1 | 1-2 | 0-1 | 1-2 |
| Poids (mg) | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 |
| Qubit (ng/mg) | 34.4 | 8,40 | 33.8 | 18.9 | 26 | 19,2 | 21.6 | 5.48 |
| **Échantillon en provenance de Yaté (Romain Garrouste)** | | | | | | | | |
| Label échantillon | YAT1 | | YAT2 | | YAT3 | | YAT4 | |
| Poids (mg) | 50 | | 53 | | 52 | | 50 | |
| Qubit (ng/mg) | 26,2 | | 9,1 | | 25 | | 34,8 | |

**Tableau 5 Tableau présentant les différents échantillons analysés au SSM ainsi que leurs poids et la quantité d'ADN présente en Qubit (en ng d'ADN /mg de guano)**

### 3.3.5 Profil de dégradation.

La quantification absolue d'ADN ne nous informe pas précisément sur l'état de dégradation éventuel des molécules. Afin de mesurer de profil de dégradation des différents échantillons de guano, nous avons effectué une électrophorèse capillaire à l'aide d'une machine à Électrophorèse automatisée Bioanalyzer 2100 et d'une puce High sensitivity DNA Chip (Caliper-Agilent Technologies). Ce système permet de fournir un profil de taille de fragments en plus d'une

quantification d'ADN, tout en minimisant l'usage des extraits (1 ul par échantillon ; détection à partir de 50 pg d'ADN).

L'analyse a été effectuée sur HAK1 1-2 jusqu'à HAK1 62-63, MBK2 1-2, NEA, tous les échantillons de YAT-S et YAT-C. HAK1 62-63 a été choisi pour prendre connaissance du profil de dégradation depuis un pH supérieur à 5 à un pH probablement inférieur à 5, sachant que le test Qubit a donné pour résultats 1.02 ng/mg de guano. Les résultats des profils de dégradation sont présentés dans les annexes CD-ROM pour une meilleure visibilité (Ann.CD 4 et 5). Ces résultats, bien que discutables, ont permis de donner lieu à une purification ADN avant le séquençage. Le taux d'inhibition était trop élevé et la quantité d'ADN ne permettait pas un séquençage avec amorce CO1 complet.

### 3.3.6 Amplification PCR.

L'amplification PCR a été effectuée sur des échantillons bruts et dilués au 1/10$^{éme}$ (2 µl d'ADN pour 18 µl de buffer Tet : 0.1X de buffer TE supplémenté de 0,05% de Tween-20).

La solution utilisée pour la PCR a été préparée en deux étapes. Tout d'abord, nous avons dilué 220 µl de la solution SsoAdvance Universal SYBR Green Supermix de Bio-Rad avec 8,8 µl d'amorces Forward, 8,8 µl d'amorces Rivers et 180,4 µl d'eau. La préparation PCR a consisté à verser 19 µl de cette préparation sur 1 µl d'extrait ADN pour les échantillons bruts et 1 µl pour les échantillons dilués. Les conditions du cycle thermal PCR ont été les suivantes : 95 °C pendant 3 minutes, puis 40 cycles de 95 °C pendants 15 secondes, 48 °C pendant 15 secondes et 72 °C durant 40 secondes.

Les résultats PCR ont permis de visualiser un taux d'inhibition particulièrement élevé sur la plupart des échantillons.

### 3.3.7 Purification ADN

Pour la purification de l'ADN de l'ensemble des échantillons (excepté NEA YAT-S 2 et 3), nous avons utilisé des billes de purification paramagnétique NucleoMag NGS Clean-Up and Size select. Nous avons suivi les instructions du fabricant en adaptant le volume de microbilles en fonction du volume d'ADN. Nous avons utilisé une plaque magnétique afin de récupérer l'ADN, puis rincé 2 fois à l'alcool (96°) et enfin rajouté le buffer TET.

### 3.3.8 Séquençage d'ADN par NGS

Le propre de chaque produit de PCR amplifié sur nos échantillons par les amorces universelles employées est d'être métagénomique, c'est-à-dire de correspondre à des fragments de CO1 provenant non pas d'un mais de plusieurs organismes en mélange. Les moyens

de séquençage classique par méthode Sanger nécessitent un clonage moléculaire préalable pour séparer ces molécules. Cette approche coûteuse et laborieuse est aujourd'hui de plus en plus remplacée par le séquençage parallélisé en masse sur les séquenceurs d'ADN de nouvelle génération (Next Generation Sequencing, NGS), qui permet de réaliser le séquençage clonal de milliers de fragments d'ADN à partir d'une seule réaction de PCR. Le séquenceur employé pour ce travail est le PGM (Personal Genome Manager) de technologie Ion Torrent.

# Partie 3 : Résultats

## 1. Analyse granulométrique

L'échantillon de surface HAK1 1-2 et HAK1 91-92 fait apparaitre un spectre de restes dont la taille globale est comprises entre 0,5 et 1 mm alors que pour le reste des échantillons la taille est comprise entre 1 et 1,5 mm (Tabl.7 ; Fig.11, Fig.12). Toutefois, le comptage établi sur l'échantillon HAK1 91-92 ne fait apparaitre que 24 restes très fragmentés.

| | >500µm | 0.5 à 1mm | 1 à 1.5mm | 1.5 a 2mm | 2 à 2.5mm | 2.5 à 3mm | 3 à 3.5mm | Total NR |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| HAK1 1-2 | 10 | 76 | 10 | 1 | 1 | 1 | 1 | 100 |
| HAK1 12-13 | 5 | 46 | 57 | 7 | 2 | 0 | 1 | 118 |
| HAK1 22-23 | 4 | 17 | 79 | 7 | 2 | 0 | 1 | 110 |
| HAK1 32-33 | 5 | 20 | 52 | 20 | 2 | 0 | 1 | 100 |
| HAK1 42-43 | 0 | 24 | 73 | 17 | 2 | 0 | 2 | 118 |
| HAK1 51-52 | 1 | 29 | 84 | 14 | 3 | 0 | 0 | 131 |
| HAK1 62-63 | 0 | 22 | 92 | 4 | 0 | 0 | 0 | 118 |
| HAK1 71-72 | 1 | 23 | 86 | 6 | 1 | 0 | 0 | 117 |
| HAK1 82-83 | 11 | 37 | 74 | 4 | 0 | 0 | 0 | 126 |
| HAK1 91-92 | 5 | 12 | 6 | 1 | 0 | 0 | 0 | 24 |
| Total | 37 | 306 | 618 | 80 | 14 | 1 | 6 | 1062 |

**Tableau 6. Bilan des analyses granulométriques. En HAK1 91-92 en gris clair montre des restes de petites tailles pour un nombre de restes relativement bas.**

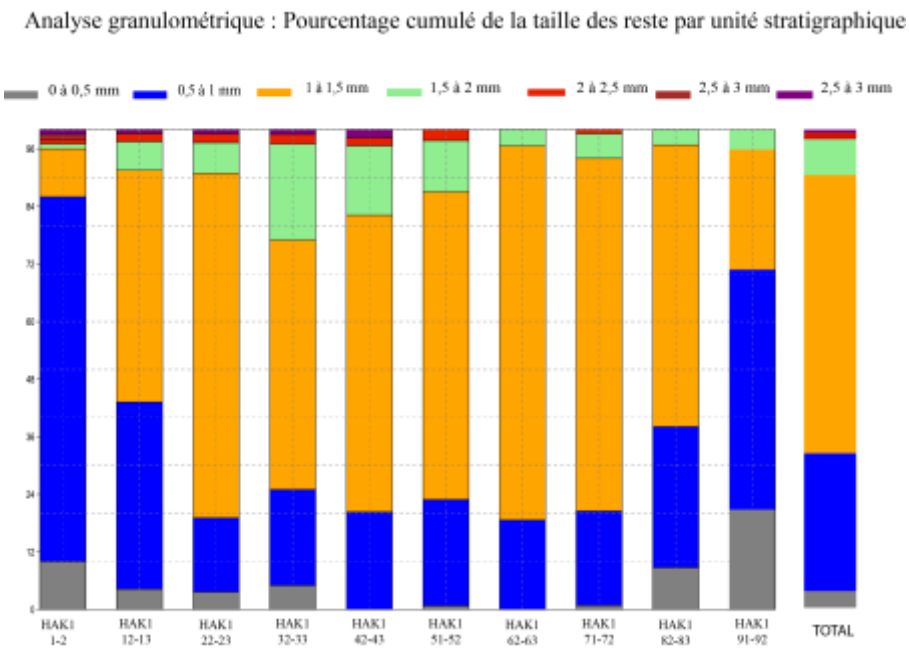



**Figure 11 Résultats de l'analyse granulométrique en pourcentage cumulé. Le graphique laisse apparaitre une taille des restes essentiellement comprise entre 1 et 1,5 mm.**

Les classes de taille contenant le plus de restes entomologiques déterminés sont celles allant de 0,5 à 1 mm et de 1 à 1,5 mm. Les variables ont fait l'objet de corrélation de Spearman afin de tester la significativité des classes de taille en fonction des niveaux de profondeurs (Tabl.8). Il semblerait qu'il existe une relation linéaire positive (Test de Spearman, rho = 0.24) entre les restes compris entre 1 et 1,5mm et la variable « profondeur ». Pour les autres variables, la relation montre une tendance inverse.

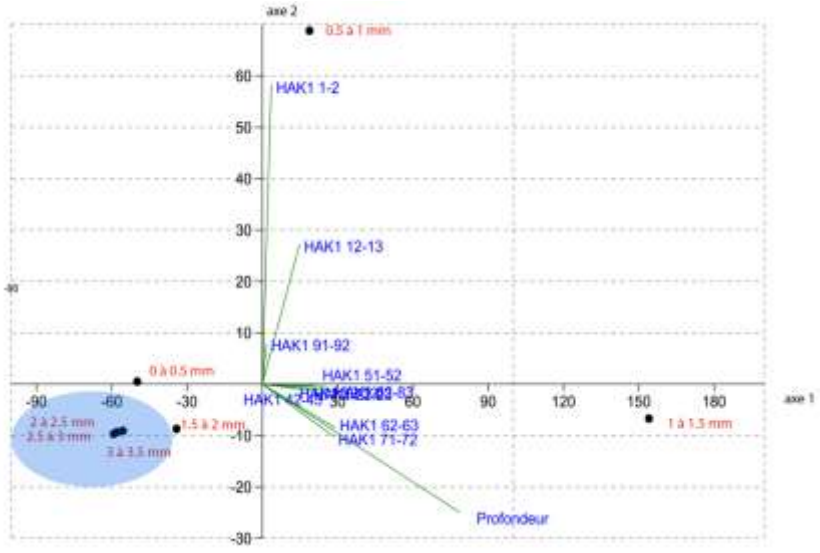



**Figure 12 ACP présentant les résultats de l'analyse granulométrique. Les classes de tailles présentes dans l'ellipse en bleu sont celles qui sont le moins présentes dans l'assemblage. Ces valeurs concernent essentiellement les insectes non rapportés par les salanganes, il s'agit d'essentiellement de pupe de Diptères. L'ellipse représente un regroupement de classe de taille.**

Les valeurs négatives traduisent une diminution de restes de grandes tailles en s'enfonçant dans la stratigraphie. Il est donc possible de se demander si certains facteurs entrant dans le processus d'accumulation ont pu jouer un rôle (présence de juveniles d'âge différents dans les nids? Présences de chiroptères et non de salanganes dans cette salle pendant une période ? La fréquence des restes de grande taille tend à diminuer et est peut-être simplement liée aux processus taphonomiques (bioturbation et dégradation). Quoi qu'il en soit, la taille des insectes capturés et les différents ordres semblent être similaires aux données préalablement acquises (Tarburton, 1986, 1993 ; Hespenheide, 1975 ; Lack et Owen, 1955).

| | >500 µm | 0.5 à 1mm | 1 à 1.5mm | 1.5 à 2mm | 2 à 2.5mm | 2.5 à 3mm | 3 à 3.5mm |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Corrélation de « Spearman » avec la profondeur | Rho = -0.12 | Rho= -0.42 | Rho = 0.24 | Rho = -0.30 | Rho = -0.57 | Rho = -0.52 | Rho = -0.77 |
| P.value | 0.75 | 0.23 | 0.51 | 0.40 | 0.08 | 0.12 | 0.01 |

**Tableau 7 Résultats des tests de corrélation de «Spearman » effectués sur la variable 1 « classe de taille » et la variable 2 « profondeur » afin de tester la significativité. Test effectué à l'aide du logiciel R.**

## 2. Taxonomie

### 2.1 Taxons en présence

L'analyse des 10 échantillons sur la colonne HAK1 a permis de comptabiliser 1062 restes. Hormis l'échantillon prélevé à la base de la séquence (HAK1 91-92) qui ne contenait que 24

restes très fragmentés, l'identification a permis de mettre en évidence entre 100 et 131 restes par unité stratigraphique (US), pour une moyenne de 115.3 par US. Étant donné que l'échantillon HAK1 91-92 risquait de biaiser les résultats, il n'a pas été pris en compte pour le reste des résultats qui suivent.

L'identification a permis de déterminer, au moins à l'ordre, un total de 889 fragments d'insectes sur 1038, tous échantillons confondus, correspondant à un NMI de fréquence de 515 (Tabl.9, Fig.13). Ils se répartissent au sein de 54 taxons (identifiés en morpho-espèces, espèces, genre, sous-familles, familles et parfois superfamilles). La composition générale de l'assemblage est divisée en trois ordres : Hymenoptera, Coleoptera et Heteroptera. L'ordre des Coleoptera domine l'assemblage et sont largement représentés par la super famille des Curculionoidea puis dans une moindre proportion les Nitidulidae, Tenebrionoidea et les Staphylinoidae. Les Hymenoptera sont représentés en grande majorité par onze espèces de Formicidae puis par douze espèces de Chalcidoidea. Les Heteroptera sont représentés par deux espèces de Lygaeoidae et deux de Cydnidae. D'autres ordres comme celui des Thysanoptera (Ann1.a), des Orthoptera (Ann1.b) ou des Isoptera (Ann1.c) ont été rencontrés plus ponctuellement. Le détail des pièces déterminées est présenté en annexe CD 1. De très nombreux fragments, dont des coléoptères n'ont pas pu être déterminés en raison de leurs mauvais états de conservation, de leurs petites tailles, ou du temps imparti. En effet, il a fallu faire un compromis entre niveau d'informations taxonomique et informativité pour répondre à la problématique du sujet.

La détermination spécifique de nombreux taxons s'est révélée impossible. En effet, les caractères discriminants comme la pilosité, les pièces buccales, les antennes, ou encore le nombre de sclérites étaient indisponibles ou inaccessibles. C'est le cas pour l'ensemble des Hymenoptera Chalcidoidea et des Heteroptera, ainsi qu'une grande partie des Coleoptera. C'est la raison pour laquelle j'ai choisi de mettre en place des morpho-espèces afin d'observer si certains taxons étaient des bio-indicateurs discriminants lors des analyses statistiques.

Alors que de nombreux taxons sont potentiellement porteurs d'informations environnementales, certains non pas ou peu été pris en compte lors des analyses. Les pupes de Diptera font partie de la faune du guano et ont pu être à l'origine de bioturbation dans la matière organique, mais elles n'ont en aucun cas été rapportées par les salanganes (toutefois les Tachinidae ont pu participer à l'apport de pollen dans le guano, et sont donc prises en compte dans les analyses statistiques multiproxies (Ann.CD1). De même, les espèces présentes ponctuellement n'ont pas été prises en compte dans les analyses statistiques en raison des biais

qu'ils pouvaient engendrer, mais elles figurent dans les données brutes (Ann.CD1) et les analyses symétriques de correspondance qui permettent de s'affranchir du problème des espèces rares dans les analyses multivariables floro-faunistiques.

| Prélèvements | Masse (mg) | Nombre de restes | Nombre de restes déterminés | NMI de fréquence | Nombre de taxons identifiés |
|---|---|---|---|---|---|
| HAK1 1-2 | 30mg | 100 | 70 | 32 | 13 |
| HAK1 12-13 | 30mg | 118 | 104 | 59 | 17 |
| HAK1 22-23 | 30mg | 110 | 89 | 56 | 21 |
| HAK1 32-33 | 30mg | 100 | 91 | 59 | 20 |
| HAK1 42-43 | 30mg | 118 | 99 | 59 | 19 |
| HAK1 51-52 | 30mg | 131 | 115 | 59 | 16 |
| HAK1 62-63 | 30mg | 118 | 106 | 74 | 23 |
| HAK1 71-72 | 30mg | 117 | 110 | 66 | 23 |
| HAK1 82-83 | 30mg | 126 | 105 | 51 | 18 |
| Total | 270 mg | 1038 | 889 | 515 | 170 |

**Tableau 8 Bilan des déterminations dans les différents prélèvements. Le nomber de restes concerne seulement les restes prélevés.**

## 2.2 Spectres taxonomiques globaux

La lecture des résultats a fait apparaitre des ressemblances et des différences sur les différents assemblages entomologiques de la grotte Hama, indiquant différentes un lien avec les événements ENSO. De plus, les résultats ont indiqué des conclusions annexes (Ann.9), traduisant une dynamique de la biodiversité probablement liée aux espèces invasives et à l'anthropisation. Les Hymenoptera Formicidae sont uniquement représentés par des reines, très probablement capturées lors d'essaimages. J'ai choisi d'analyser la biodiversité avec l'indice de Shannon (calculée avec le Logiciel R, package « Vegan »). Il s'agit d'un indice de type I, qui permet d'exprimer la diversité en prenant en compte le nombre d'espèces et l'abondance des individus au sein de chacune de ces espèces avec un nombre réel positif compris entre 0 (une espèce dominant très largement toutes les autres) et 5 (toutes les espèces ont même abondance) (Spellerberg et Fedor, 2003).Les résultats sont présentés (tableau et graphique) (Tbl.8, AnnCD.3).

### 2.2.1 HAK1 1-2

L'échantillon de surface renferme une diversité relativement faible ainsi que des restes très fragmentés répartie sur 100 restes. L'indice de Shannon est de 1.24. Les fourmis sont représentées par seulement 3 espèces, dont deux invasives. Il s'agit de la fourmi électrique *Wasmannia auropunctata*, de *Pheidole* sp.1 (*Pheidole fervens* probable) et de *Colobpsis* sp. (Ann.2a, c ; h). Les Hymenoptera Chalcidoidea sont représentés par les 3 morphoespèces A, I et L (Ann.3a;i ;l). En ce qui concerne les Coleoptera, ils sont attestés par 2 Curculionoidea (famille des Erirhininae Tribu Derelomini) et 1 Nitidulidae identifié à l'espèce probable *Epuraea (Haptoncus) ocularis* Faimaire, 1849 (Ann.4e ; f ;i). Les autres ordres sont représentés par une patte d'Orthoptera Ensifera et une capsule céphalique de l'Heteroptera Lygaoidea sp.1

### 2.2.2 HAK1 12-13

L'échantillon HAK1 12-13 contenait 118 restes. L'indice de Shannon est de 1,68. Nous y observons 5 espèces de formicidae : *Pheidole* sp.1 *(Pheidole fervens* probable*), Pheidole* sp.3 *(Pheidole megacephala* probable*),* Colobopsis sp, *Tetramorium* sp. *(tongatum ou caldarium* probable*)* et *Camponotus* sp. (*chloroticus* ou *camelus* probable), (Ann.2.b ;i;k).Les Chalcidoidea sp.A, sp.E et sp.I (Ann.3.e). Les Coleoptera Curculionoidea sont représentés par les Apionidae, les Scolytidae, les Nemonychidae, 2 espèces de Cossoninae et la tribu Derelomini (Ann.4.b;c;g ; o;n). Les autres Coleoptera sont attestés par la présence du *Nitidulidae Epuraea*. Nous pouvons aussi y observer la présence de l'Heteroptera Lygaeoideae sp1 (Ann.1h).

### 2.2.3 HAK1 22-23

L'échantillon HAK1 22-23 contenait 110 restes. L'indice de Shannon est de 1,69. La diversité des fourmis stagne, mais permet d'observer quelques fourmis endémiques, plus sensibles que les fourmis invasives. Ainsi, *Pheidole* sp.1 (*P.fervens*), *Colobopsis* sp; *Tetramorium (tongatum ou caldarium) probable), Pheidole* sp2 (potentiellement endémique), *Anochetus graffei, Monomorium* sp. (*floricola ?),* et *Prionopelta brocha (*Ann2.g; f;e*)*. La diversité des Chalcidoidea augmente avec 5 morpho-espèces (Chalcidoidea sp.A, sp.G, sp.I, sp.K et sp.L) (Ann.3.g ;k). Les Coleoptera Curculionidae sont représentés par les Apionidae sp, les Erichininae sp., 2 espèces de Cossoninae (sp.1 et sp.3), les Entiminae *(*Ann.4.h*)*, deux espèces non identifiées (Curculionidae sp.1 et sp.3 *(*Ann4.j ;k)). La présence du Nitidulidae *Epuraea*, est attestée.

### 2.2.4 HAK1 32-33

L'échantillon HAK1 32-33 contenait 100 restes. L'indice de Shannon est de 1,78. Nous y observons 4 espèces de fourmis, avec toujours la présence de Pheidole sp1 (*P.fervens* probable), *Colobopsis* sp. et *Pheidole* sp3 (*P.megacephala*) ainsi que *Tetramorium* sp. Les Chalcidoidea sont représentés par les 5 morphoespèces A, C, F, J et L (Ann.3.f) Pour Coleoptera, les Curculionoidea sont présents avec les Apionidae sp., Cryptorhynchinae sp2, Erirhininae sp., Cossoninae sp.2, Derelomini sp (Ann.4). Le Nititulidae *Epuraea* est présent et est accompagné du Tenebrionidae sp1, et du Staphilinoidea sp*2*. L'ordre des Heteroptera est représenté par les Lygaeoidea sp1 et sp2 (Ann.1.h). La présence d'une capsule céphalique de Thysanoptera Tubulifère est aussi à noter.

### 2.2.5 HAK1 42-43

L'échantillon HAK1 42-43 contenait 118 restes. L'indice de Shannon est de 1,79. Les Formicidae sont représentés par les 5 espèces *Pheidole* sp1. (*P.fervens probable*), *Pheidole* sp2 *et*

*Pheidole* sp3 *(P.megacephala), Colobopsis* sp., ainsi que *Tetramorium* sp. Nous pouvons y observer les Chalcidoidea sp.*A, C, F, G* et J. Les Coleoptera Curculionoidea sont attestés avec Apionidae sp, Nemonychidae sp, de nombreux Erirhinae sp., Deloromini sp., et Curculionoidae sp.2. Le Nititulidae *Epuraea* et le Tenebrionoidae sp1. (Ann.1.e) sont présents. Les Heteroptera sont représentés par les Lygaeoidae sp1 et sp2, et les Cydnidae *Macroscytus* sp *(*Ann.1.f*).*

### 2.2.6 HAK1 51-52

L'échantillon HAK1 51-52 contenait 131 restes. L'indice de Shannon est de 1,88. Les *Formicidae* sont exprimés par les espèces *Pheidole* sp.*1* (*P.fervens*) sp2 *et* sp.3 *(P.megacephala).* Nous y observons aussi *Camponotus* sp. et *Colobopsis* sp. Les Chalcidoidea sont représentés par les morphoespèces *A, H* et *K*. Au sein des Coleoptera *C*urculionoidea figurent Cryptorhynchidae sp., de nombreux Erirhinae sp., Derelomini sp., et Curculionidae sp2. Le *Nititulidae Epuraea* et le Tenebrionoidae sp1 sont toujours présents. Les Heteroptera sont représentés par les Lygaeoidae sp1, ainsi que par les Cydnidae *Macroscytus* sp.

### 2.2.7 HAK1 62-63

L'échantillon HAK1 62-63 contenait 118 restes. L'indice de Shannon est de 1,91. Les *Formicidae* sont abondantes et sont représentées par *Pheidole* sp.1, *Tetramorium* sp, *Camponotus* sp, *Colobopsis* sp. et *Prionopelta brocha*. Parmi les Chalcidoidea figurent les morpho-espèces A, E, F, J et K. Au sein des Coleoptera Curculionoidae nous retrouvons les Apionidae sp., les Cryptorhynchidae sp1 et sp2, les Erirhindae sp., les Cossoninae sp1 et sp2 et les Curculionidae sp4. Les autres Coleoptera sont seulement représentés par les Staphilinoidea sp1. Les Heteroptera commencent à devenir plus abondant avec la présence des Lygaeoidea sp1 et sp2 et les Cydnidae *Macroscytus sp* et *Adrisa sp*. La présence de reine Kalotermitidae *Cryptotermes* (*Cynocephalus* sp. ?) est à souligner et à corréler avec l'abondance de fourmis reines. Une chélicère provenant d'une Araneomorphe et une patte d'Orthoptera Ensifera (sous-ordre*)* ont aussi été retrouvé.

### 2.2.8 HAK1 71-72

L'échantillon HAK1 71-72 contenait 117 restes et présente des taxons ne figurant que dans cette unité stratigraphique. L'indice de Shannon est de 1,98. Les *Formicidae* sont abondantes. Il y figure de nombreuses *Pheidole* sp.1 (*Pheidole fervens*), ainsi que *Pheidole* sp.2, *Anochetus graffei, ponerinae* sp *(*Ann.2.j*)*, *Camponotus* sp., *Colobopsis* sp., *Monomorium* sp. et *Prionopelta brocha*. Les Chalcidoidea sp.A, sp.E, sp.F, sp.J et sp.L sont présentes. Les Coleoptera Curculionoidae présents sont Apionidae sp., Scolytidae sp., Crytorhynchinae sp.1, Erirhininae sp, les Cossoninae sp1, sp2 et sp3, Derelomini sp.,Entiminae sp. ainsi que le Curculionidae sp.4. Les autres Coleoptera figurant en HAK1 71-72 sont des Bruchinae, le

Nititulidae *Epuraea* ainsi que les Staphilinoidea sp.2. Les Heteroptera représentés ici sont les Lygaeoidea sp.1, ainsi que les Cydnidae Macroscytus sp. et *Adrisa* sp *(*Ann1.g).

### 2.2.9 HAK1 82-83

L'échantillon HAK1 82-83 contenait 126 restes. L'indice de Shanon est de 1,87. Les *Formicidae* représentés par *Pheidole sp.1* (*Pheidole fervens*), sp.2 et sp.3 *(P.megacephala), Tetramorium* sp, *Colobopsis* sp., *Anochetus graffei, Monomorium sp.,, Camponotus sp.* et *Prionopelta brocha*. Les Chalcidoidea sont représentés par les 3 morpho espèces A, C et L. Les Coleoptera Curculionoidea présents sont Apionidae sp., Cossoninae sp.1 et sp.2, Derelomini sp. et Curculionidae sp.2. Le Coleoptera Nitidulidae *Epuraea* est présent. Les Heteroptera figurant dans cette unité stratigraphique sont les Lygaeoidea sp1 et sp2 ainsi que les Cydnidae *Macroscytus* sp. et *Adrisa* sp.

### 2.2.10 HAK1 91-92

L'échantillon HAK1 91-92 contenait seulement 24 restes. Seuls deux d'entre eux ont pu être identifiés en raison du taux de fragmentation important. L'indice de Shannon n'a donc pas été calculé. Il s'agit de *Pheidole* sp.1 et la Chalcidoidea sp J. Toutefois, 12 restes semblent appartenir à l'ordre des Coleoptera.

## 2.3 Traitement des données

Avec un volume de 30 mg par échantillons, le nombre de taxons présents varie entre 14 et 27 par US pour un total de 54 taxons différents (Tabl.10). Étant donné que nous nous trouvons dans un milieu faiblement marqué par l'Homme, nous pouvons nous attendre à une diversité plus élevée. Le faible nombre de taxons déterminés dans chacun des échantillons est peut-être lié à la maigre quantité de matériel tamisé, les espèces envahissantes ou est tout simplement à corréler au possible phénomène insulaire présent sur Lifou. En effet, les caractéristiques insulaires induisent une diversité plus faible que la grande île, elle-même par ailleurs moins diversifiée que le continent. L'indice de Shannon calculé pour chacune des US (AnnCD.3) est sans doute à corréler avec ces deux dernières explications (les assemblages sont moyennement dominés par une ou plusieurs espèces / Indice entre 1.23 et 1,98). À titre de comparaison l'analyse conduite par Philippe Ponel (1995) sur des carottes prélevées dans la tourbière de la Grande Pile (Vosges, France) a permis la détermination de 394 taxons différents et l'analyse de David Pécréaux (2008) sur le site subaquatiques du Bronze final au lac du Bourget (Savoie, France) 131.

| Unité stratigraphique | HAK1 1-2 | HAK 12-13 | HAK 22-23 | HAK 32-33 | HAK 42-43 | HAK 51-52 | HAK 62-63 | HAK 71-72 | HAK 82-83 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Nombre de taxons | 14 | 18 | 21 | 22 | 22 | 18 | 27 | 26 | 21 |

**Tableau 9. Nombre de taxons par unité stratigraphique.**

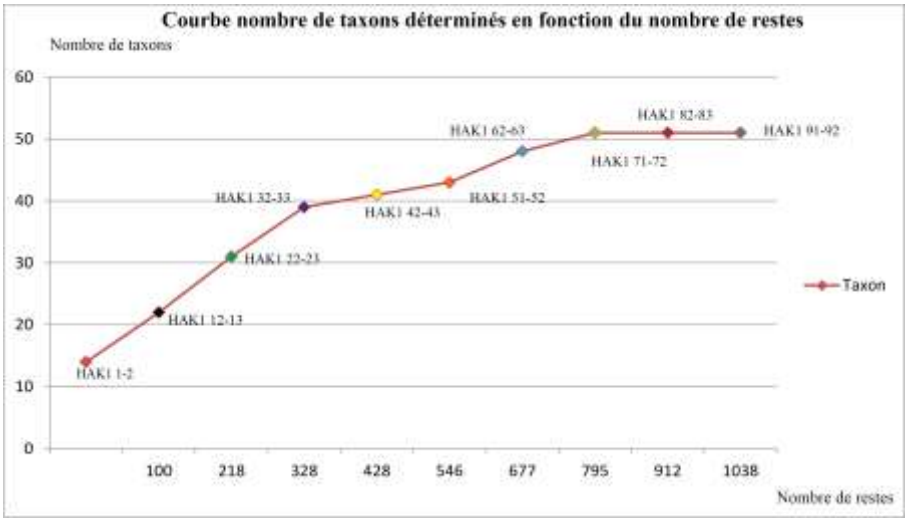



**Figure 13 Nombre de taxons déterminés en fonction du nombre de restes**

### 2.3.1 Traitements statistiques sur les assemblages entomologiques

Étant donné que les connaissances sur les préférences écologiques sont très liminaires sur de nombreux taxons néo-calédoniens présents dans l'assemblage, j'ai choisi dans un premier temps, de traiter des données entomologiques sur les Hymenoptera et Coleoptera de manière distincte afin de voir si certains taxons étaient plus sensibles aux fluctuations environnementales et climatiques que d'autres ou si l'assemblage d'espèce lui-même portait une information.

#### 2.3.1.1 Hymenoptera

##### 2.3.1.1.1 Formicidae

La détermination des restes de Formicidae a permis de d'identifier 10 taxons (Ann.2). Il s'agit uniquement de reines, aucun mâle, soldat, ou ouvrière n'a été déterminé. Il s'agit donc de fourmis ailées capturées au vol. En général, les climats chauds et humides sont favorables à la pullulation et à l'essaimage des fourmis.

Les 6 taxons identifiés à l'espèce sont : *Pheidole fervens, Pheidole megacephala, Anochetus graeffei, Wasmania auropunctata* et *Prionopelta brocha*. *Pheidole fervens* est la plus abondante. Il s'agit d'une espèce envahissante, peu agressive ubiquiste qui a colonisé plusieurs habitats différents, allant des forêts et des mangroves à la forêt tropicale perturbée et non perturbée dans de nombreux endroits. À l'inverse, *Pheidole megacephala* et *Wasmania auropunctata* (la fourmi électrique) font partie des 4 espèces les plus envahissantes de Nouvelle-Calédonie et tendent à être agressives envers les autres populations de fourmis. Elles peuvent donc potentiellement biaiser les signaux environnementaux donnés par les autres espèces de fourmis. Elles sont attestées à partir de l'US HAK1 1-2 pour *Wasmannia auropunctata* et HAK1 51-52 pour *P. megacephala*, toutefois leurs absences dans les autres couches ne veut rien dire en raison de leurs comportements particuliers. *W. auropunctata* est une espèce polygyne (plusieurs

reines cohabitent au sein de la même fourmilière), l'extension des colonies se fait couramment par« bouturage». Cette espèce à la particularité de pratiquer l'unicolonialité (toutes les fourmilières interagissent entre elles, peuvent s'échanger des reines et déplacer les colonies), les vols nuptiaux (essaimages) sont réduits voire supprimés (Jourdan, 1999). Le fait de n'avoir que 2 reines *W. auropunctata* au niveau HAK1 1-2 peut donc être significatif pour ce niveau (un facteur particulier a-t-il provoqué un essaimage ?), mais ne témoigne en aucun cas de l'arrivée de cette espèce dans cette unité stratigraphique. Cependant, l'étude de carotte de guano a un potentiel intéressant pour dater l'arrivée des fourmis envahissantes car elle atteste de leurs présences.

En ce qui concerne *P. megacephala*, la propagation des fourmilières est elle aussi couramment pratiquée par « bouturage ». En général, une nouvelle reine accompagnée d'un petit groupe d'ouvrières se place à environ 1 mètre de la colonie parentale (Holldobler et Wilson, 1990), tout comme *W. auropunctata*, il y'-a donc peu de vols nuptiaux. L'invasion de *Pheidole megacephal*a entraîne généralement le déclin des communautés natives de fourmis (Hoffmann *et al.*, 1999; Vanderwoude *et al.*, 2000; Hoffmann et Parr, 2008; Wetterer, 2007). *Anochetus graeffei* est une espèce largement distribuée dans les milieux tropicaux et forêts sclérophylles et nidifie sur le sol, le bois pourri, ou la litière forestière (Shattuck et Slipinska, 2012). *Perionopelta brocha* est la seule espèce de fourmis endémique, avec potentiellement *Pheidole* sp. À l'exception des notes sur les lieux de collectes, la biologie et le comportement de cette espèce ne sont pas connus. Il semblerait qu'elle soit présente en forêts tropicales humides et dans les forêts semi-décidues sèches sur la Grande-Terre.

Les 6 autres genres de fourmis n'ont pas pu être déterminés à l'espèce. J'ai donc choisi d'analyser les données avec un histogramme cumulant les effectifs (Fig. 14), ainsi qu'avec les méthodes statistiques permettant d'analyser des jeux de données multi variables et les corrélations entre les espèces, la profondeur et le taux d'humidité / aridité (R package Ade4). Le choix de présenter un histogramme cumulant les effectifs et non les pourcentages est justifié par le fait que le NMI de fourmis n'est pas satisfaisant pour comparer les US entre elles et que cette présentation rend compte de la diversité des fourmis, mais aussi de la quantité présente dans l'assemblage.

Nous pouvons ainsi observer que la diversité des fourmis tend à diminuer de manière significative dans le temps (de HAK1 82-83 jusqu'à la surface). La couche de surface HAK1 1-2 ne contient que 3 espèces de fourmis (dont deux envahissantes), alors que la couche HAK1 82-83 contient 9 espèces différentes (Fig.14). L'indice de Shannon calculé pour les fourmis permet

d'interpréter l'assemblage comme étant le plus de plus en plus dominé par certaines espèces (invasives ?) (Indice de Shannon = HAK1 1-2 : 0.7884642, HAK1 12-13 : 1.2805279, HAK1 22-23 : 1.2633840, HAK1 32-33 : 1.3595712, HAK1 42-43 : 1.2794217, HAK1 51-52 : 1.4581887, HAK1 62-63 : 1.3811549, HAK1 71-72 : 1.4171642, HAK1 82-83 : 1.4316255).

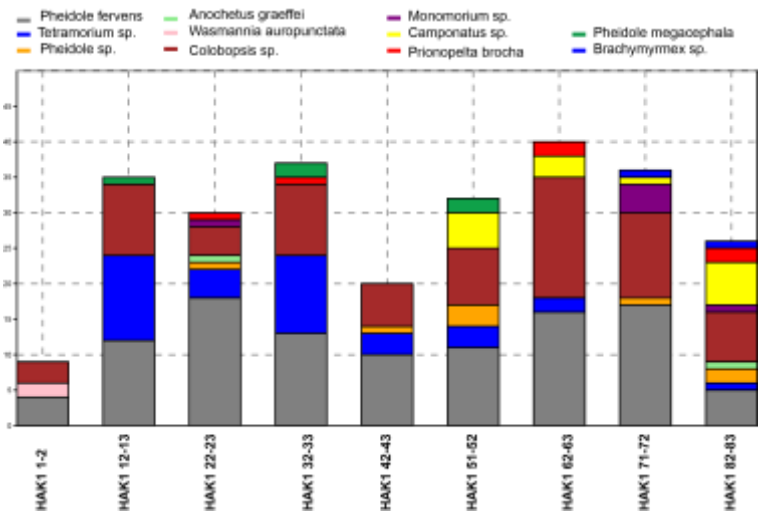



**Figure 14. Histogramme des effectifs cumulés présentant la diversité et la quantité de fourmis présente par unité stratigraphique**

L'AFC effectuée sur l'assemblage de fourmis a été réalisée à partir d'une matrice intégrant l'ensemble des données transformées (lissées) sur les fourmis présentes dans le tableau brut, ainsi que des données de profondeur, météorologiques et isotopiques extrapolées de données issues de Wirrmann *et al.*, 2017. L'inertie globale se répartit sur 6 des 7 axes potentiels, la structuration des données n'est donc manifestement pas régie par quelques facteurs prépondérants (Fig.15).

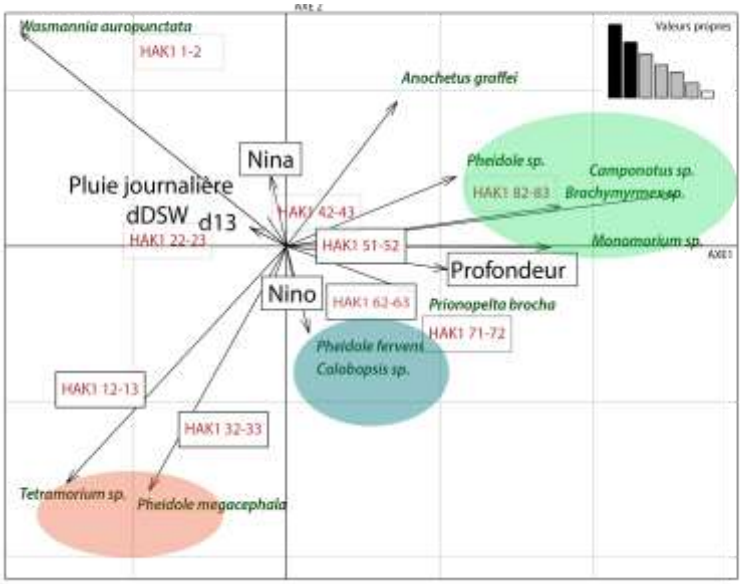



**Figure 15 Analyse en composante principale effectuée sur les restes de fourmis présentes sur l'assemblage, corrélé à la profondeur, aux analyses isotopiques δD (C29) et δC13, et au cycle ENSO (Niño, Niña, pluie journalière). Les ellipses représentent des regroupements d'espèces.**

L'analyse a permis de mettre en exergue 3 grands groupes. Le premier comprend *P. fervens* et *Colobopsis sp corrélés entre eux à 49% (*test de corrélation annexe CD 6*).* Ils sont fortement liés aux phases d'aridité El Niño. Le second comprend *P.megacephala* et *Tetramorium* sp. corrélés entre eux à 63%. Ce groupe est opposé au groupe comprenant la quasi-totalité du reste d'espèces. Il s'agit d'espèces se développant pendant les périodes non touchées par le Mode ENSO ou à la suite des périodes La Niña. *W. auropunctata* se trouve à l'opposé en raison des deux seuls restes retrouvés dans la seule couche de surface. Un test de corrélation de Spearman (calculé avec R, package « Ade4 ») a permis d'appuyer les données issues de l'ACP.

Les données de corrélation des fourmis au mode ENSO et à la pluviométrie (Tabl.11) mettent en évidence un lien fort entre le premier groupe (en bleu sur l'ACP) se développant positivement pendant les phases El Niño, et un net recul de ces espèces pendant les périodes La Niña. Le second groupe (en rouge sur l'ACP), désigne des espèces favorisées par la présence de période chaude, mais moins sensible que le premier groupe aux périodes La Niña. Le dernier groupe (en vert sur l'ACP) est réparti de manière plus sporadique. Il s'agit d'espèce moins sensible aux variations du mode ENSO mais présentant tout de même une tendance à refaire surface à la suite d'une période La Niña.

| Fourmis | Corrélation de Spearman | | |
|---|---|---|---|
| | El Nino | La Nina | Pluie |
| Pheidole fervens | 41% | -87% | -79% |
| Colobopsis sp. | 48% | -45% | -23% |
| Tetramorium sp. | 28% | -13% | 7% |
| Pheidole sp. | 42% | 37% | 36% |
| Anochetus graeffei | 12% | 17% | 0% |
| Monomorium sp | 16% | 16% | -40% |
| Camponotus sp. | 58% | 28% | 38% |
| Prionopelta brocha | 20% | -19% | -4% |
| Pheidole megacephala | 57% | 0% | 46% |
| Brachymyrmex sp | 12% | 17% | 0% |

**Tableau 10 Tableau présentant les différents niveaux de corrélation entre les fourmis et les facteurs environnementaux. Corrélation de Spearman effectuée avec le logiciel R. W.auropunctata n'a pas été testée en raison de sa rareté.**

Les fourmis ont fait l'objet d'une analyse en co-inertie(Fig.16) en couplant le tableau de données environnementales et le tableau d'abondance des fourmis (AnnCD.2). Les données présentent dans le tableau montre une bonne co-inertie entre les abondances de fourmis et les variables environnementales, ce qui permet d'observer les mêmes résultats précédemment cités et qui justifie d'autant plus les tests de corrélation.

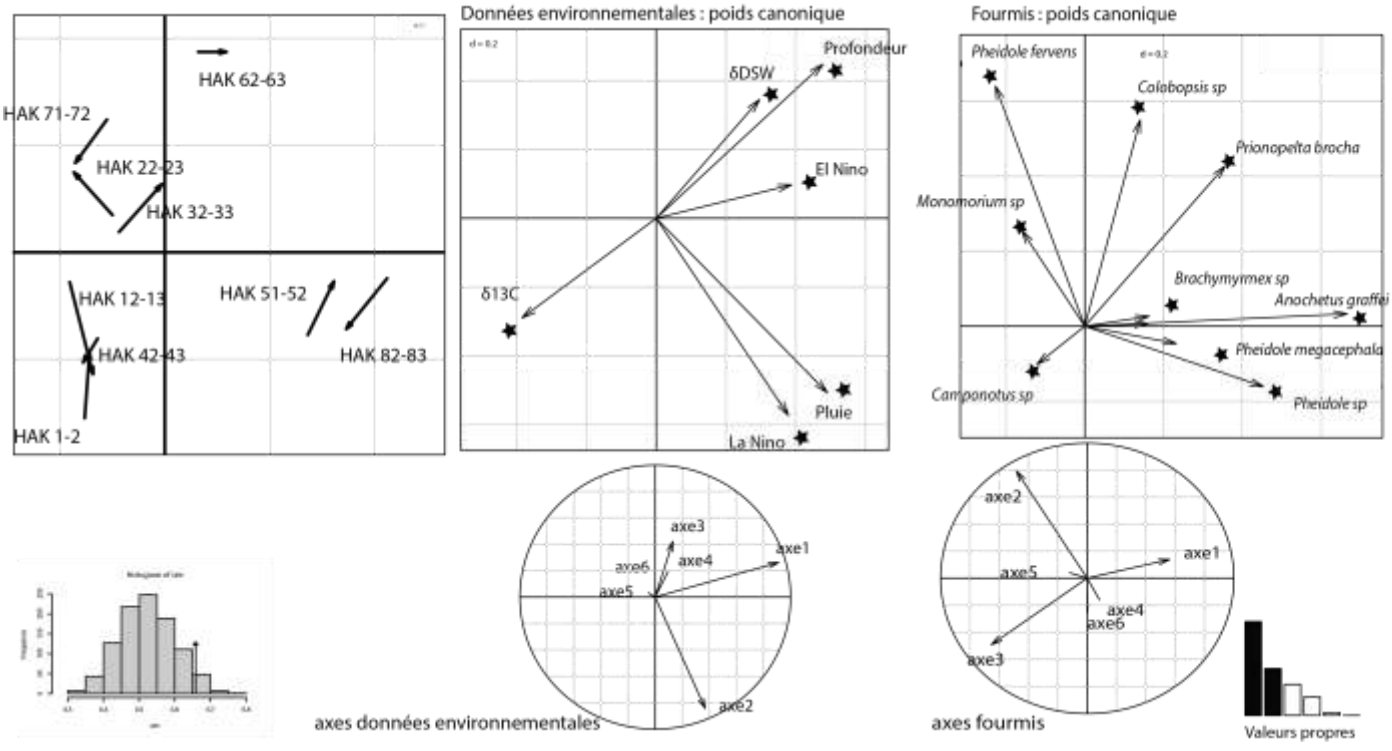



**Figure 16 Test de co-inertie réalisée sur les données environnementales et les données concernant l'abondance des fourmis.Les poids canoniques qualifient les variables des objets et permettent d'observer la corrélation entre les différentes inerties et montre les correspondances des taxons avec les événements ENSO.Il y'a une bonne corrélation entre les deux tablaeux, l'assemblage de fourmis « prédit » assez bien les données environnementales et inversement, ce qui est avérée par le test de permutation.**

#### 2.3.1.1.2 Chalcidoidae

La détermination des restes d'Hyménoptère Chalcidoidea a permis de déterminer 12 morphoespèces (Photos en annexe 3). Malgré le fait que certaines espèces font potentiellement partie de la famille des Pteromalidae (notamment le morphoespèce B), le choix de mettre en place des morphoespèces et de ne pas pousser les déterminations plus loin est dû au fait que les familles de Chalcidoidea sont très proches, les determinations ne peuent pas être concluante. Nous pouvons rajouter que même les analyses taxonomiques ne viennent pas toujours à bout des déterminations, en effet le développement des analyses moléculaires a permis de différencier, dans certaines analyses (Ak Khatib *et al.*, 2014 ; Lewis *et al.*, 2002), plus d'espèces qu'il y'avait de morphologies apparement différentes. De plus, en dehors des espèces d'intérêts agronomiques, peu sont documentées sur le plan de leur écologie. Il paraissait donc plus pertinent de conduire une analyse avec des morphoespèce et sans faire de distinction sur le plan écologique. Il s'agit ici d'un choix méthodologique.

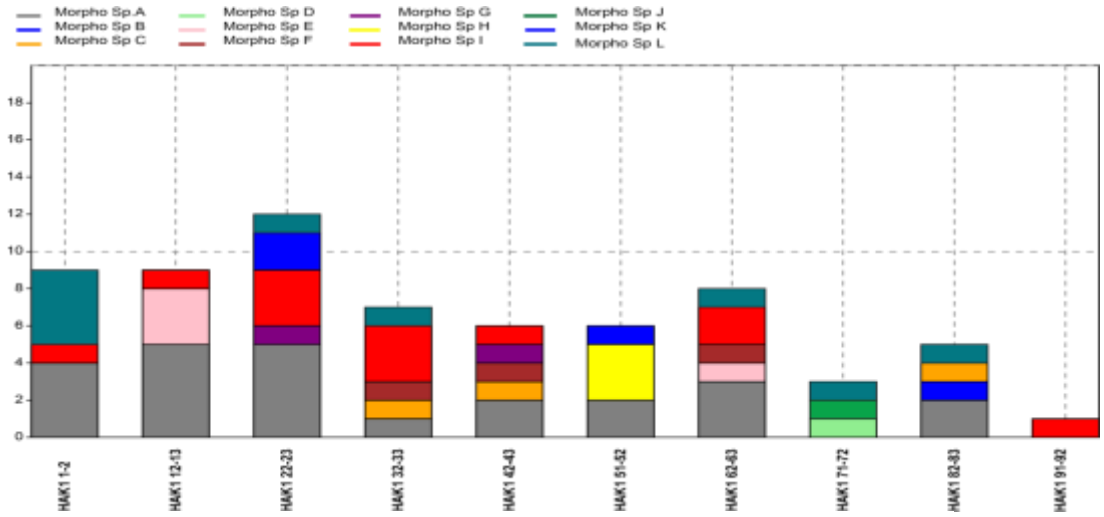



**Figure 17 Histogramme des effectifs cumulés présentant la diversité et la quantité d'hyménoptères Chalcidoideae présente par unité stratigraphique**

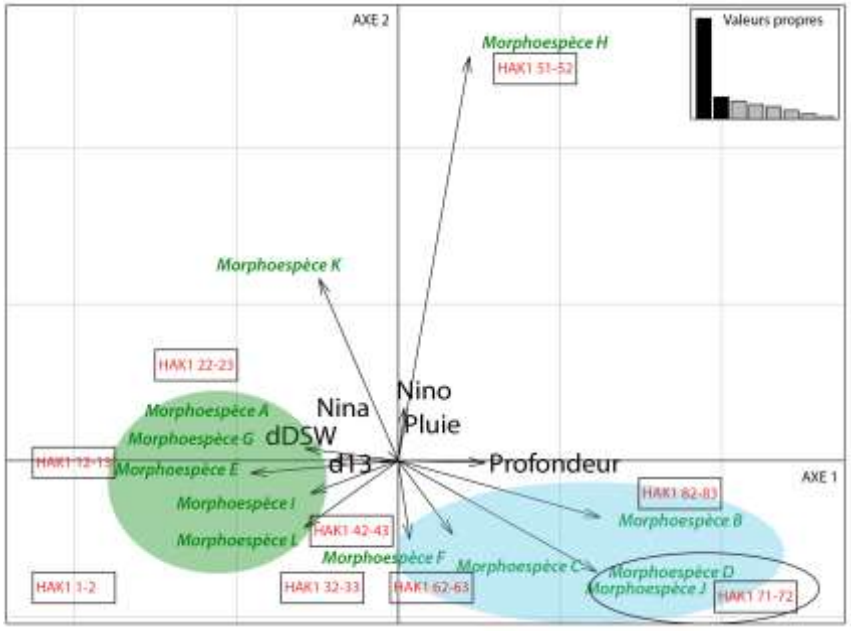



**Figure 18 Analyse en composantes principales (ACP) conduites sur les restes de Chalcidoidea présents sur l'assemblage, corrélés à la profondeur, aux analyses isotopiques δD (C29) et δC13, et au cycle ENSO (Niño, Niña, pluie journalière). Les ellipses représentent des regroupements d'espèces.**

Pour les mêmes raisons que l'analyse conduite sur les fourmis, j'ai choisi de présenter un histogramme cumulant les effectifs et non les pourcentages (Fig.17). Nous pouvons ainsi observer que la diversité des Chalcidoideae tend à diminuer de manière significative dans le temps et que certaines espèces ne sont présentes que dans des couches précises.

| Chalcidoidea | Corrélation de Spearman | | |
|---|---|---|---|
| | El Nino | La Nina | Pluie |
| Morpho espèce A | -15% | 14% | -12% |
| Morpho espèce B | 8% | 60% | 51% |
| Morpho espèce C | -27% | 30% | 43% |
| Morpho espèce D | 8% | -37% | -50% |
| Morpho espèce E | 12% | -6% | 13% |
| Morpho espèce F | -27% | -35% | -10% |
| Morpho espèce G | -37% | -11% | -33% |
| Morpho espèce H | 65% | 22% | 51% |
| Morpho espèce I | -22% | -60% | -46% |
| Morpho espèce J | 8% | -38% | -52% |
| Morpho espèce K | 50% | -16% | -8% |
| Morpho espèce L | -32% | -28% | -32% |

**Tableau 11. Résultats des tests de corrélation de Spearman avec les facteurs climatiques et les Chalcidoidea. Plus la valeur est positive, plus les facteurs climatiques jouent en faveur de l'insecte en question et inversement.**

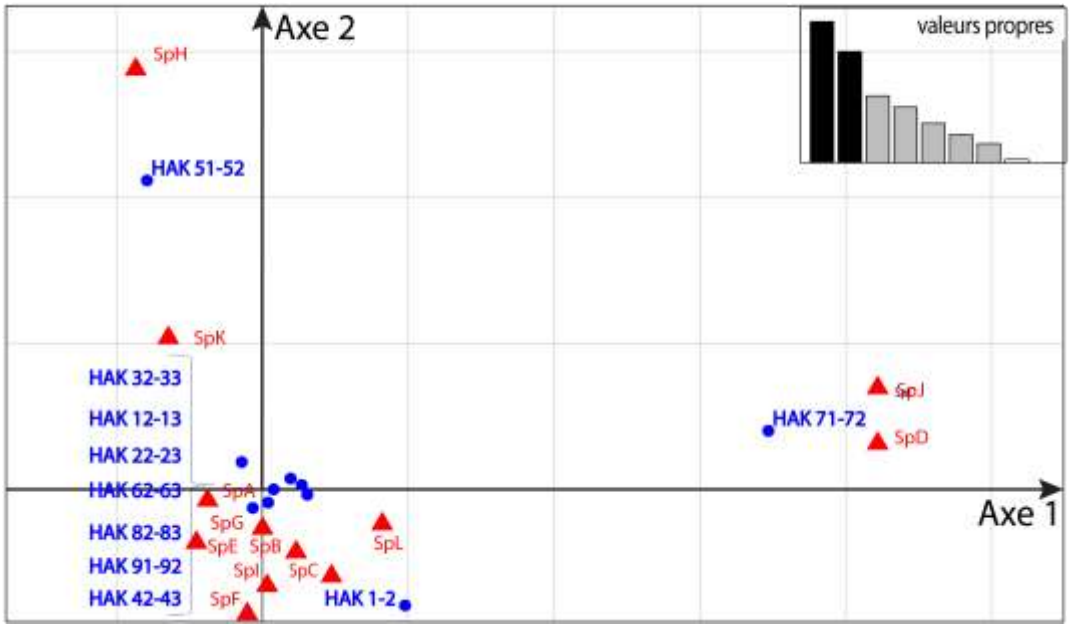



**Figure 19 Analyse factorielle de correspondance (AFC) conduite sur les restes de Chalcidoidea présents sur l'assemblage, corrélés à la profondeur, aux analyses isotopiques δD (n-alkanes C29) et δC13, et au cycle ENSO (Niño, Niña, pluie journalière).**

L'ACP et l'AFC conduites sur les Chalcidoidea ont été réalisés avec les mêmes critères que pour l'analyse des Formicidae. L'ACP (Fig.18) a permis de mettre en évidence 2 groupes principaux qui se répartissent dans la quasi-totalité des Unités stratigraphiques. Seulement deux morphoespèces (H et K rarement identifiés) se distinguent de ces deux groupes. Dans le groupe en bleu sur l'ACP (Fig.18) et en rouge sur l'AFC (Fig.19), nous pouvons discerner un sous-groupe former des morphoespèces D et J qui caractérisent la couche HAK1 71-72. La plupart des morphoespèces représentées sur l'AFC et l'ACP semble plus sensible à la Niña qu'à El Niño. Toutefois, l'espèce H et l'espèce K semblent quant à elles plus sensibles aux évènements El Niño.

Les corrélations(Tabl.11) montrent que El Niño est favorable à l'apparition des morphoespèces H et K et légèrement défavorable pour les espèces C, F, G et L. Quant à La Niña, elle est favorable pour les espèces B puis C et H et défavorable pour les espèces D, F, I, J, L

### 2.3.1.2 Coleoptera

La détermination des restes de Coléoptères a permis de déterminer 20 taxons, dont 15 Curculionoidea (Photos annexe 4). La plupart des coléoptères n'ont pas pu être déterminés, toutefois nous avons regroupé certains taxons dans des classes écologiques. En effet, les Coleoptera Cossoninae et Scolytidae sont en général xylophages. Les autres Curculionidae sont potentiellement tous phytophages, les Nitidulidae dont *Epura ocularis* floricole, les Tenebrionoidae sont en général détritivores et les Staphilinoidae sont prédateurs, ils se nourrissent notamment des cophrophages dans le guano. Ils peuvent donc potentiellement venir du guano (guanoxène) et ne peuvent donc pas être attribués à une classe écologique.

Le diagramme des effectifs cumulés est accompagné d'un graphique présentant les courbes de tendance des classes écologiques (Fig.20). Nous pouvons ainsi observer une diversité de Coleoptera plus prononcée à partir de HAK142-43, qui est maximum en HAK1 71-72. Cette diversité est surtout composée de coléoptères phytophages, mais les xylophages sont tout de même représentés de manière importante.

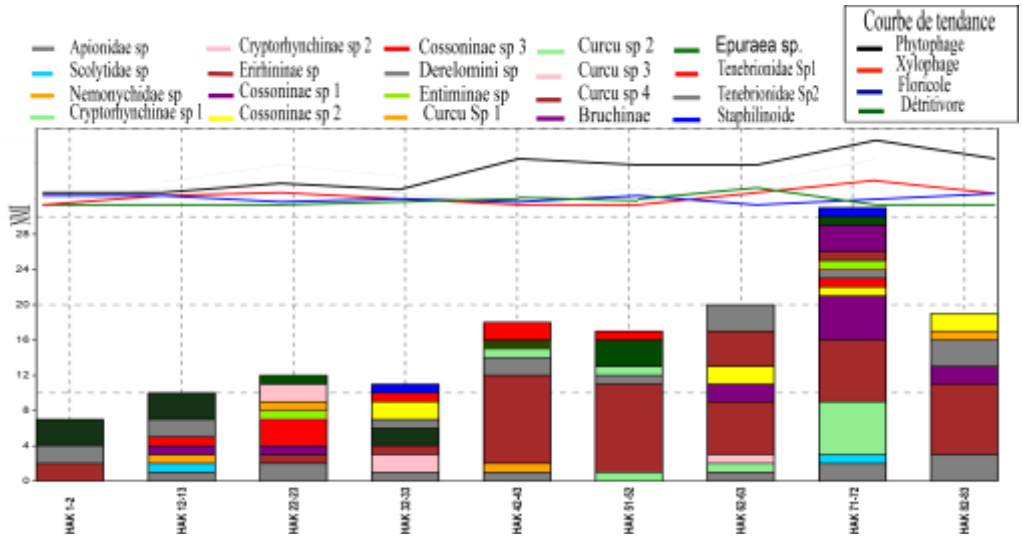



**Figure 20 Histogramme des effectifs cumulés et courbe de tendance générale pour l'assemblage de Coleoptera présent à HAK1.**

L'ACP conduit sur le corpus de coléoptères (Fig.21) a permis de discriminer 4 grands groupes.

.

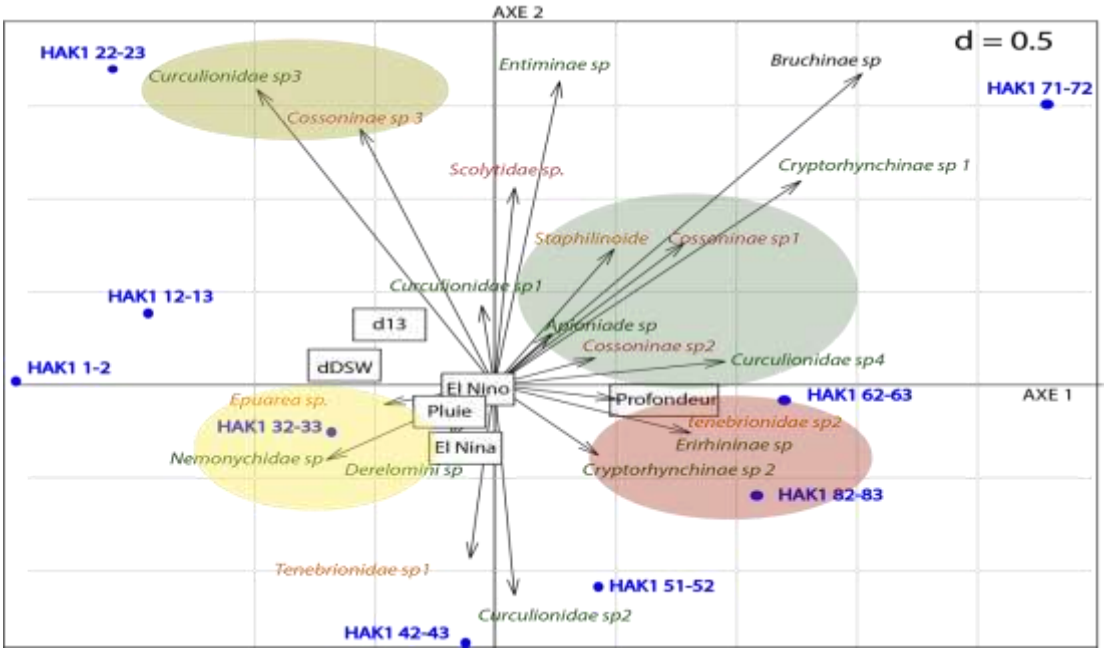



**Figure 21 Analyse en composante principale réalisée sur les corpus de coléoptères, les données météorologiques, isotopiques δD (n-alkanes C29) et δC13 et la profondeur. Les ellipses Les ellipses représentent des regroupements d'espèce et non des equiprobabilités. En rouge les Curculionoidea xylophages, en vert les Curculionoidea phytophage, en oranges les taxons détritivores ou carnivores et en jaune les floricoles.**

Les résultats présentés sont issus des analyses multi variables effectuées, et des tests de corrélations de Spearman (Tabl.13). Le premier groupe (en jaune sur la représentation graphique de l'ACP) est composé de taxons sensibles aux phases El Niño et présentant une capacité de résilience moyennement forte face aux périodes La Niña (Ils apparaissent quelques temps après El Niño). Le groupe en rouge sur l'ACP représente des taxons peu sensibles aux phases ENSO et donc s'adaptant rapidement aux périodes El Niño/La Niña. Le groupe en bleu ainsi que les taxons à proximité (Cryptorynchinae sp1, Bruchinae sp, Entiminae sp) peut être interprété comme particulièrement sensible aux phases La Niña et tout comme certains taxons de fourmis, n'apparaissant qu'après ces périodes. Ils ont tendance à se présenter aux débuts des périodes chaudes. Le groupe en marron sur l'ACP est particulièrement sensible aux périodes La Niña et peu résilient face aux périodes El Niño.

| Coléoptères | Corrélation de Spearman | | |
|---|---|---|---|
| | El Nino | La Nina | Pluie |
| Apionidae sp | 8% | -11% | -32% |
| Scotylidae sp | -11% | 12% | -33% |
| Nemonychidae sp | -37% | 34% | 11% |
| Cryptorhynchinae sp1 | 49% | -39% | -28% |
| Cryptorhynchinae sp2 | 12% | -56% | -13% |
| Erirhininae sp | 39% | 5% | 40% |
| Cossoninae sp1 | 24% | -23% | -45% |
| Cossoninae sp2 | 16% | -74% | -41% |
| Cossoninae sp3 | 16% | -39% | -66% |
| Derelomini sp | -87% | -40% | 65% |
| Entiminae sp | 12% | -57% | -76% |
| Curculionidae sp1 | 12% | 17% | 0% |
| Curculionidae sp2 | 62% | 37% | 44% |
| Curculionidae sp3 | 8% | -40% | -50% |
| Curculionidae sp4 | 12% | -56% | -57% |
| Bruchinaesp | 8% | -97% | -50% |
| Epuraea sp | 13% | 59% | 67% |
| Tenebrionidae sp1 | -3% | 9% | 40% |
| Tenebrionidae sp2 | 8% | -37% | -29% |
| Staphilinidoide sp | 12% | -57% | -33% |

**Tableau 12 Résultats des tests de corrélation de Spearman avec les facteurs climatiques et les Coléoptères.**

### 2.3.2 Comparaison avec l'ensemble des proxies environnementaux.

#### 2.3.2.1 Statistiques multivariées sur l'ensemble des données.

Les différentes analyses sur les Hymenoptera (Formicidae et Chalcidoideae) et Coleoptera ont, malgré les biais liés aux inconnus concernant les niches écologiques de nombreuses espèces,

et les échantillons statistiques peu nombeux, donnés des résultats en partie interprétables. En effet, comme nous l'avons vu, les résultats mettent en évidence des préférences écologiques, la vulnérabilité et le temps de résilience de certains taxons. Ces fluctuations peuvent être imputables à différentes phases du mode ENSO. La tendance générale montre que les hyménoptères sont sensibles aux périodes El Niño et certains coléoptères aux périodes La Niña ou peu vulnérables. Une autre analyse statistique (Ann.5), qui cette fois a été conduite sur la totalité des taxons intéressants pour notre étude a permis de caractériser le comportement de la totalité des taxons déterminés (excepté les pattes d'orthoptères potentiellement troglodytes, la chélicère d'Aranéomorphe et les fragments déterminés seulement à l'ordre (grand nombre d'élytres de Coleoptera fragmentés non identifiés pris toutefois en compte dans les analyses suivantes), car peu pertinents et biaisant les résultats dans les tests ). Les données ont été préalablement lissées par régression linéaire simple. La variance de la série lissée est donc strictement inférieure à la variance d'origine. Cette valeur, bien que discutable et purement empirique permet toutefois de limiter les biais, et élimine les erreurs liées au phénomène de taphonomie aléatoire tout en conservant les valeurs liées à l'écologie et aux conditions abiotiques du milieu. Une AFC (analyse symétrique) aurtait été intéressante mais cela necessitait des tableaux homogènes (même type de données). J'ai donc choisi l'ACP (réalisée sous R, package Ade4), car elle permet l'analyse des données quantitatives des individus et données environnementales en ligne, selon les unités stratigraphiques, en colonne. Cette ACP (Ann.5) porte donc sur 57 variables en lignes, portées sur les unités stratigraphiques allant de HAK1 1-2 à HAK1 82-83 en colonne. Il s'agit de 51 taxons, 3 variables climatiques (El Niño, La Niña, pluie, 1 variable concernant la profondeur, et les données isotopiques δD et δC13. Les données isotopiques sont représentées en δC13V-PDB V-PDB (Vienna Pee Dee Belemnite : eau de composition isotopique normalisée), et dDSNOW (Vienna Standard Mean Ocean Water : eau de composition normalisée) correspondant au n-alkanes C29. Les valeurs δ correspondent aux erreurs machine, c'est à dire à la déviation normalisée de l'ensemble des standards.

L'inertie du système de données se répartit sur les 8 axes potentiels, dont la contribution des deux premiers est plus significative (inertie dont la valeur propre est supérieure à 1). Malgré certains taxons dont la distribution des variables ne contribue pas à l'organisation de l'ACP, la plupart s'organisent en groupes que l'on peut directement corréler avec les coefficients de Spearman (Tabl.10, Tabl.11, Tabl.12), les phases climatiques et les couches stratigraphiques.

Si on regarde la distribution des variables correspondant aux unités stratigraphiques, les 3 US représentant La Niña sont en dessous de l'axe 1, et à gauche de l'axe 2. Ils sont accompagnés

des taxons dans l'ellipse bleu clair, positivement corrélés (corrélation de Spearman) à la présence de pluie et/ou à La Niña. Les 3 US représentant El Niño au-dessus de l'axe 1 et gauche de l'axe2 sont corrélés avec les taxons présents dans l'ellipse marron. Nous pouvons remarquer que plus les taxons sont positivement placés par rapport à l'axe 1, plus la corrélation de Spearman est positivement élevée, et inversement plus ils sont placés à proximité de l'axe 1, plus leur vulnérabilité est élevée face à La Niña. Les taxons présents dans l'ellipse bleu foncé sont, en dehors du Chalcidoide sp F, positivement corrélés avec La Niña et/ou la présence de pluie. Plus nous nous éloignons de l'axe 2 (ellipse jaune en dessous de l'axe 1), plus les valeurs des taxons tendent à devenir positives en période La Niña et El Niño. Toutefois, les taxons présents dans l'ellipse jaune au-dessus de l'axe 1 tendent à devenir négativement sensibles face à La Niña. Les taxons présents dans l'ellipse rouge tendent vers l'extrémité (petite ellipse rouge) à devenir de plus en plus négativement sensibles à La Niña, et moyennement sensibles à El Niño (seulement 8 % de corrélation avec El Niño). Il semblerait que la couche HAK1 71-72 correspondent à une fin d'année neutre (pas ou peu d'influence du mode ENSO) et à un début de phase El Niño. Il est probable que cette unité stratigraphique ait été favorable à l'apparition d'espèces sensibles aux fluctuations, ce qui pourrait expliquer le fait qu'elles n'aient été retrouvées que dans cette couche. L'indice de corrélation de Spearman appuie les résultas de l'ACP (Tabl.11 ; 12 ; 13 ; Ann.CD6).

Cette étude permet de visualiser le potentiel des analyses paléoentomologiques en du guano de salanganes de Nouvelle-Calédonie. Malgré le manque de d'information sur la plupart des taxons, la présence d'espèces envahissantes modifiant une partie de la biodiversité tout au long de l'assemblage et les artefacts, l'information contenue dans le du jeu de données permet de dégager des corrélations environnementales significatives pour de nombreux taxons. Pour des périodes non documentées sur les différents cycles du mode ENSO, il serait difficile de faire un parallèle et de cibler des phases climatiques avec des insectes dont l'écologie n'est pas connue. Il serait donc intéressant de mieux documenter l'écologie et poursuivre les inventaires sur les insectes de Nouvelle-Calédonie. Toutefois nous pouvons observer que les tendances générales sont pertinentes pour l'analyse environnementale et climatique à partir d'assemblage d'insectes.

#### 2.3.2.2 Synthèse de l'information biologique.

Afin de tester l'indépendance des partitions observées sur les résultats taxonomiques, j'ai choisi de conduire, en premier temps, une ACP (Ann.6 / AnnCD.7). L'ACP a été conduite sur les indices de Shannon et de Simpson qui permettent à eux deux, de quantifier simultanément la richesse taxonomique et la répartition des taxons d'une communauté ainsi que l'abondance et le

nombre des groupes taxonomique et l'abondance et le nombre total de taxons. L'axe 1 de l'ACP concentre beaucoup d'inertie, explicable par les corrélations entre variables. Afin d'expliquer ces corrélations, j'ai choisi dans un deuxième temps de classer les unités stratigraphiques en fonction des évènements ENSO correspondants, en utilisant la fonction s.class sous Ade4 (AnnCD.8), puis de classer l'ensemble de la diversité biologique présente dans les US correspondants en fonction de l'intensité des différents événements ENSO (AnnCD.9 et AnnCD.10).

La premiere ACP (AnnCD.8) a été réalisée avec 3 classes d'unité stratigraphique (HAK 1-2 à 32-33 ; HAK1 42-43 à 62-63 et HAK1 71-72 à 82-83) corrélé avec les données environnementales (couleurs rouges : El Niño, bleu : La Niña). La méthode est arbitraire, mais la partition permet de discriminer les indices de diversité (Nombre total, abondance totale, profondeur et climat) et correspond à ce que l'on a pu préalablement observé. La seconde classification a permis de mettre en exergue la principale cause de la structure de la biodiversité selon la profondeur : El Niño. En effet, les taxons correspondant à La Niña sont répartie de manière plus sporadique, El Niño est la principale constituante de l'inertie présenté sur l'ACP (AnnCD.9 et AnnCD.10). Afin de tester la partition, deux tests de permutation avec une ANOSIM (analyse des similarités) avec deux distances différentes (indices de dissimilarités). Premièrement, la distance euclidienne (distance géométrique dans un espace multidimensionnel qui permet de mesurer l'inertie) calculée à partir des données brutes, et non à partir des données centrées réduites a donné un résultat de R : 0.5615 avec une significativité de 0.011. Deuxièmement, la distance de Gower (indice de dissimilarité qui calcul la somme des valeurs absolues des distances dans un espace à deux dimensions et donc ne majore de pondération de la part des artefacts ou des valeurs extrêmes) a donné un résultat de R : 0.4615 avec une significativité de 0.013. Ces calculs justifient la partition qui apparaît dans l'analyse de manière significative, car les valeurs R sont différentes de 0, donc la variance entre ces groupes est supérieure à la variance intragroupe. Toutefois, afin de confirmer la classification, un dernier test a été conduit. Il s'agit d'un test Adonis qui répartit les matrices de distance en ajustant les sources de variation et les modèles linéaires et permet ainsi de calculer la variance multivariée. Le résultat est de R : 0.045. Ces différents tests permettent de confirmer la classification des taxons présents dans les us, en fonction des événements ENSO, les relations entre variables, évidentes ou non citées dans les parties précédentes (ACP et indice de Shannon). En dépit que les tests aient été réalisés sur les données brutes et non les données calculées, il faut rester prudent face aux interprétations. En effet, cela tient à l'ACP qui est susceptible d'étirer les gradients, déformer l'espace en créant une forme artéfactuelle, mais ces tests sont sur les données brutes (pas sur les

données calculées). Ces statistiques exploratoires permettent de définirent une organisation spatiale suggérant des tendances générales entre les taxons présents et évènements climatiques, notament El Niño.

#### 2.3.2.3Matrice de données paléoenvironnementales : comparaison des proxies.

À partir de la totalité des informations disponibles, j'ai représenté 7 matrices de données concernant les restes entomologiques, directement comparées aux données préexistantes (10 matrices concernant la Météo : Niño/Niña, la pluie, les n-alcanes…). Il s'agit donc d'une représentation comparant 17 matrices de proxies environnementaux (Ann.6 et pour une meilleure visibilité AnnCD.11). La première concerne le nombre de restes étudiés par US. La seconde concerne l'abondance générale de fourmis (toutes confondues) par couche, puis en troisième l'abondance générale des Chalcidoidea. La quatrième concerne l'abondance générale de coléoptères dans les couches (tout reste de coléoptères non identifiés au-delà de l'Ordre). La cinquième matrice représente les Coleoptera identifiés et répartis selon 4 catégories (phytophages, xylophages, floricoles et détritivores). La sixième indique l'abondance des pupes de Diptera retrouvés dans les échantillons, les Tachinidae adultes butinent les fleurs et pondent dans le guano. Ils ont probablement rapporté le pollen analysé dans Wirrman *et al.*, 2017. La dernière matrice représente l'abondance des Heteroptera par unité stratigraphique.

Nous pouvons observer que dans HAK1 42-43 (El Niño fort), le nombre de restes augmente, mais le NMI d'Hymenoptera (Formicidae et Chalcidoidae) et des hétéroptères diminue. L'analyse des n-alcanes tend à corréler de manière concrète cette tendance. À l'inverse, les Coleoptera (notamment xylophage et phytophage) augmentent pendant les événeents El Niño, ce qui traduirait pour ces taxons une préférence pour les périodes chaudes pour leurs vols. Les données présentes pour la couche HAK1 71-72 confirment les résultats des ACP. Les Diptera sont abondants pendant les événements ENSO.

## 3. Données de spectroscopie infrarouge (SWIR)

Compte tenu du nombre d'informations exploitables suite aux analyses taxonomiques et statistiques, j'ai conduit les analyses statistiques d'une manière similaire (ACP sur les différents spectres). Les résultats de la cartographie infrarouge SWIR (Fig.22) ont permis de mettre en évidence des différences de rayonnement invisible de l'UV et du comportement des molécules entre les prélèvements et spécimens de référence. Les spectres infrarouges des différents échantillons (Tabl.2 et Tabl.3) ont été mesurés à l'aide du logiciel Envi Freelook 4.3, comparés entre eux et enfin analysés à l'aide d'ACP (Logiciel Envi Classic associé à la caméra SWIR).

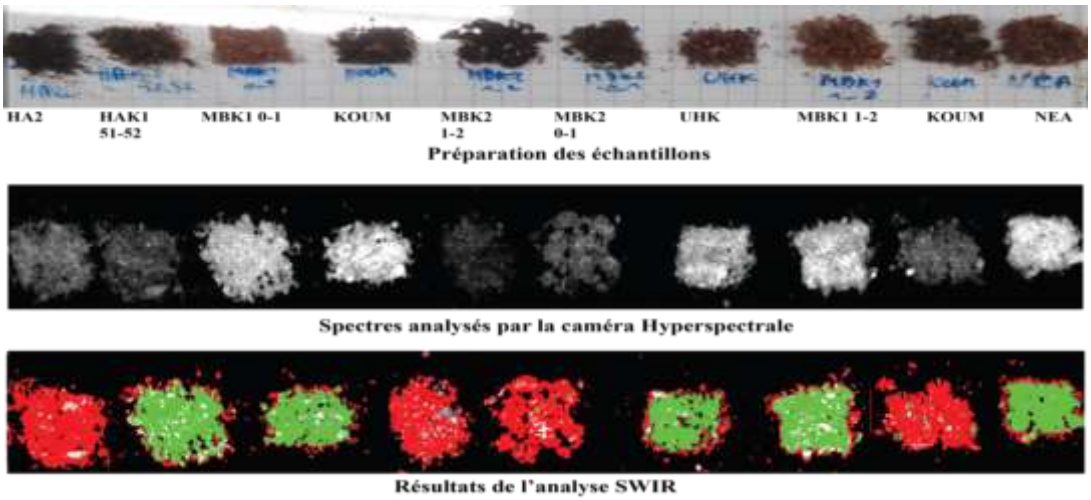



**Figure 22 Exemples de quelques échantillons analysés à l'aide de la caméra hyperspectrale SWIR. Les différences de couleurs ne peuvent pas être caractérisées pour le moment.**

Les résultats (Fig.22) montrent que les différences ne sont pas forcément corrélées à la couleur de l'insecte ou des échantillons. Il y 'a donc une différence d'ordre chimique, qui n'est toutefois pas caractérisable pour le moment. Les spectres résultants de l'analyse sur les insectes actuels (Ann.8) démontrent que la chitine se comporte différemment sur chaque espèce et pour chaque partie anatomique. Il est donc compliqué de caractériser un insecte ou un environnement à partir de l'analyse entomologique seule en SWIR. En dehors de *Gerris lacustris* (Ann.8.k et 8.l) qui présente des spectres différents, probablement liés aux poils hydrophobes placés sur une grande partie de son corps (notamment les pattes), les échantillons montrent tout de même des signaux similaires à ceux émis par les protéines en infrarouge. Nous pouvons observer sur les spectres analysés depuis les échantillons de guano (Ann.9), que la plupart présentent le même signal caractéristique. En dépit du fait que les spectres présentés peuvent provenir de n'importe quelle partie anatomique et de n'importe quel insecte (plus de 256 bandes infrarouges en moyenne par échantillon) et qu'il n'existe pas de banque de données infrarouges suffisamment conséquente pour les comparer à notre analyse, nous pouvons observer que le signal de la chitine est très différent selon les échantillons. Toutefois, cette analyse n'aide pas à répondre à la problématique de notre étude. Il y'a des différences minimes sur les spectres enregistrés, mais elles restent subjectives, car les spectres sont très proches les uns des autres. Les spectres sont souvent identiques, seuls certaines valeurs et le départ de la courbe changent.

Nous pouvons tout de même noter que le signal caractéristique des protéines tend à décliner tout au long de la séquence HAK (Ann.9.a, 9.b, 9.c, 9.d). Ce résultat est potentiellement lié au pH inférieur à 5 à partir de HAK1 62-63. Les profils de dégradation ADN testés sur HAK1 62-63 pendant la préparation des analyses moléculaires ont montré le même profil de dégradation, à partir du même échantillon (Tabl.4, AnnCD.4 &5). S'agit-il d'un phénomène dû à la taphonomie ? Est-ce dû à une signature chimique présente dans les fèces ? S'agit-il tout

simplement d'un artefact graphique ? Ou est-ce bien lié à des différences environnementales (caractérisation chimique des isotopes ?) En dehors des analyses isotopiques, l'analyse protéomique pourrait s'avérer être intéressante dans le cas de cette étude.

La suite de l'étude a consisté à effectuer deux ACP sur tous les spectres provenant des échantillons de guano, constituant un « cube de données » conséquent. Tout d'abord nous avons choisi de recalculer les axes pour maximiser la variance et ainsi combiner le plus d'information possible dans un format en deux dimensions. L'inertie du système de données se répartit sur les 7 premières des 256 bandes infrarouges. Ce choix a été réalisé en fonction de l'importance en information (Critère de Kaiser), afin d'expliquer le plus grand pourcentage de l'inertie totale et d'éviter les erreurs liées au « bruit » ayant potentiellement été enregistré par la caméra hyperspectrale. Afin de minimiser le principal biais que constitue ce « bruit », nous avons calculé un algorithme, pour les 7 bandes, en deux étapes. La première avec la cartographie MNF (Maximum Minimum Fraction) et la seconde avec SAM (Spectral Angle Mapper). La méthode du SAM est une approche de classification supervisée, développée par Kruse *et al.*, (1993). Elle considère toutes les bandes spectrales de l'image dans un espace spectral à « N dimensions » et les compare à des données étalonnées et standardisées. Elle mesure la similarité ou l'écart angulaire entre le spectre de chaque pixel de l'image et les spectres de références.

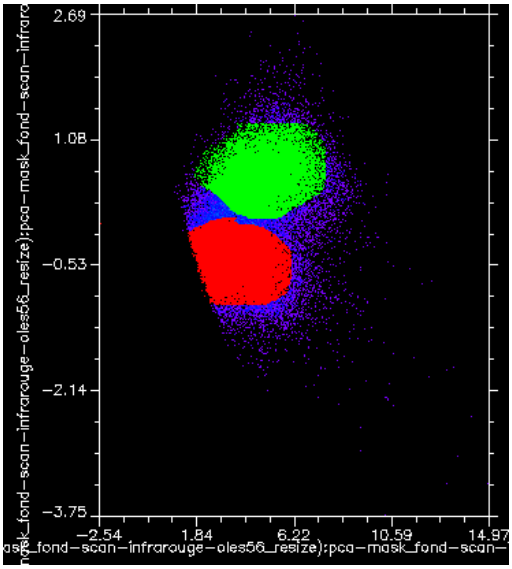



**Figure 23 ACP conduite sur les échantillons de guano provenant de MBK, HA, NEA, KOUM et UHK.**

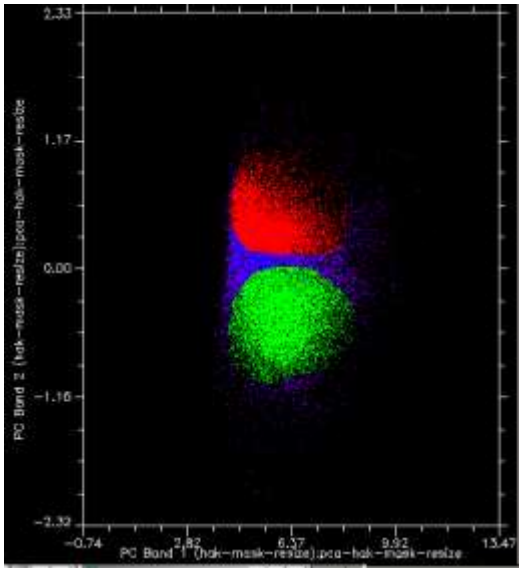



**Figure 24 ACP conduite sur HAK1 51-52, HAK1 62-63, HAK1 82-83 et HAK1 91-92**

La première ACP (Fig.23) met en évidence 2 zones. Il peut s'agir de différence chimique, mais nous ne pouvons nous prononcer sur la caractérisation de cette différence sans avoir réalisé

les expérimentations supplémentaires. Il y'a bien une différence statistique (2 nuages et compositions différentes) mais il faudrait pousser les analyses plus loin pour voir si ce n'est pas un artefact de géométrie ou de couleurs car elles ne sont pas probantes. La seconde ACP (Fig.24) fait aussi apparaitre 2 zones. Toutefois, les références au Spectral Angle Maper (SAM) ne sont pas cohérentes sur tous les échantillons, mais il se peut que ce soit lié à la quantité de matière ou à l'aspect granulométrique. Il serait préférable de réduire le guano en poudre afin de voir si la composition granulométrique change quelque chose.

Malgré un potentiel intéressant, ce type d'analyse n'a pas permis de donner suite aux interprétations espérées.C'est cependant une porte ouverte sur un domaine tout à fait nouveau à explorer car potentiellement intéressant. Il serait judicieux de pousser les expérimentations sur ce type de matériaux afin de voir s'il est possible d'utiliser cette méthode comme un outil à part entière sur les restes entomologiques, dans ce type de contexte. Notamment sur le guano de chauve-souris, extremement fragmenté et beaucoup plus fréquent en contexte carvernicole et donc archéologique. D'autres outils physico-chimiques pourraient s'avérer intéressants, notamment l'analyse avec la fluorescence de rayon X et être combinés pour mettre aux points des « proxies » entomologiques.

### 4. Résultats des analyses moléculaires.

Les analyses moléculaires conduites sur les différents échantillons, du fait de problémes techniques au SSM, les résultats feront potentiellement l'objet de publication et/ou de présentation orale prochainement. De plus, l'analyse effectuée sur NEA présente de nombreuses contaminations avec des champignons, des algues et  des gastéropodes ce qui remet en cause les séquençages seuls deux taxons ont été identifié sur l'échantillon NEA dont une araignée qui présente 85.5% de similarité avec des Hypochilus ou des salticidés, mais qui n'est pas documenté, ainsi qu'un Pteromalidae identifié comme étant *Toxeumorpha nigra*.

## Partie 4 : Interprétations et discussions

### 1. Influence des évènements naturels et anthropiques sur les cortèges d'insectes

### 1.1 Réponses des insectes aux phases du Mode ENSO.

Afin de faciliter la lecture du diagramme présentant la comparaison des résultats isotopiques, climatiques et entomologiques, les données (ann.6) sont présentées sous forme d'annexe CD (AnnCD.11). Plusieurs changements notables de la diversité entomologique à chaque niveau laissant entrevoir une sensibilité différente, selon les taxons en présence dans les unités stratigraphiques, ont pu être décrits. D'une manière générale, le cortège des Hymenoptera

(Formicidae et Chalcidoidea) recule nettement pendant les phases El Niño. Les faits sont particulièrement visibles dans la couche correspondant à HAK1 42-43 (El Niño, année 2008), HAK1 22-23 (El Niño, année 2006), et HAK1 82-83 (El Niño, année 1988). Pour les Formicidae, les taxons qui dominent l'assemblage sont dans l'ordre : *Pheidole fervens*, *Colobopsis* sp et *Tetramorium* sp. Ces espèces sont moins sensibles, que les autres aux événements ENSO. Toutefois, *Colobopsis* sp. est essentiellement présent dans le fond de la carotte (à partir de HAK1 51-52). Ces faits sont très probablement corrélés avec la présence d'espèce envahissante, notamment *P.megacephala* et *W. auropunctata* dont nous ne pouvons pas quantifier la présence en raison de leurs mœurs particulières, mais dont la présence est attestée par H.Jourdan (Comm.pers) à partir de ce niveau. Les autres espèces, *Camponotus* sp., *Brachymyrmex* sp., *Monomorium* sp., *Prionopelta brocha*, *Pheidole* sp. et *Anochetus graffei* sont quant à elles, beaucoup plus sensible aux phases El Niño et présentent un temps de résilience plus élevé que les 3 premiers taxons cités. Il en est de même pour les Heteroptera qui diminuent de manière significative pendant les périodes El Niño et qui sont quasiment absents pendant la première moitié de la carotte HAK1.

À l'inverse certains Coleoptera (Curculionoidea et Tenebriomorpha) sont plus abondants en périodes El Niño. Les Nitidulidae sont présents tout au long de la séquence, mais tendent à être moins nombreux pendant les périodes El Niño. Les Diptera sont quant à eux (malgré le peu de pupes présent dans les échantillons en raison de leurs tailles) plus présents pendant les périodes El Niño et La Niña. Les périodes chaudes et/ou humides sont très probablement propices au développement de ces taxons.

En raison du manque de documentation portant sur l'écologie des insectes de Nouvelle-Calédonie, nous ne pouvons établir que peu d'interprétations environnementales. Toutefois, il est possible d'obtenir des informations sur les grandes tendances climatiques. Le cas des fourmis est particulièrement intéressant, car il s'agit uniquement de reines et il est avéré que les différentes espèces de fourmis ont des préférences pour essaimer durant des périodes où l'éclairage, la température, humidité, temps lourd et orageux joue un rôle primordial (Plateaux, 1978 ; Brian, 1983). En ayant connaissance des différents facteurs favorisant l'essaimage des différentes espèces, il serait possible de mieux caractériser les phases du mode ENSO à partir du guano. Cette étude (Ann.6 / AnnCD.11) tend à démontrer que l'essaimage des fourmis est favorisé à la fin de périodes El Niño et/ou en début de période La Niña.

## 1.2 Réponses des insectes face aux périodes de floraison et aux changements anthropiques.

Dans notre cas, l'impact des modifications environnementales anthropogènes sur les insectes ne peut pas être observé, en raison des déterminations taxonomiques souvent incomplètes. Toutefois la présence de taxons particuliers dans certaines couches laisse entrevoir des cas particuliers liés soit à des périodes de floraison (corréler avec les analyses palynologiques cf : Wirrman et *al.,* 2017) ou à la présence d'agriculture et/ou sylviculture. Il faut ajouter que la diversité des fourmis diminuant significativement au cours du temps (observation corrélée aux indices de Shannon calculés dans chacune des unités stratigraphiques) peut être, malgré l'aspect naturel du lieu (Cap de la flotte) d'origine anthropique. En effet, les fourmis invasives sont souvent présentes dans les milieux présentant une forte anthropisation. Elles deviennent prédominantes (ce n'est pas toujours le cas) sur les autres espèces dans les milieux touchés par l'Homme et/ou dégradés (Holway *et al*, 2002, Anso 2016).

La présence de pollen de *Ficus* attestée dans les premiers niveaux de la couche de surface de HAK1 est probablement à corréler avec la présence d'Hymenoptera Chalcidoidea (com.pers avec A.-M Sémah). En effet, la fécondation des fleurs femelles est assurée par une minuscule guêpe (le plus souvent *Blastophaga psenes* de la famille des Agaonidae). Le figuier et l'insecte pollinisateur sont totalement dépendants l'un de l'autre pour se reproduire (Kjellberg *et al., 2001*). Cependant la communauté associée dans le monde, est plus grande et à ce jour 113 espèces d'insectes des figues ont été recensées, dont six familles d'insectes Agaonidae, Pteromalidae, Torymidae, Eurytomidae (Hymenoptera), Drosophilidae (Diptera) et Curculionidae (Coleoptera) (Rasplus *et al.,* 2003). Aucun Blastophaga n'a été identifié dans l'assemblage, mais sachant que la présence de nombreux Chalcidoidea (dont des Pteromalidae attestées par les analyses moléculaires) et Curculionidae ont été identifiés, il serait intéressant de poursuivre les analyses dans cette voie. En effet, ces insectes sont les seuls qui ont pu apporter le pollen de *ficus* dans le guano. La corrélation entre les analyses palynologiques et entomologiques s'avère incontournable et pourrait permettre de mieux caractériser les périodes de floraison.

La couche HAK1 71-72 contenait des espèces qui n'ont pas été identifiées ailleurs dont 3 individus de Bruchinae sp. (inféodé aux légumineuses), la Chalcidoidea J, plus de *Monomorium* sp. (potentiellement *M.floricola)* que dans les autres couches ainsi que des Cydnidae (punaises fouisseuses qui peuvent potentiellement causer des dégâts aux cultures). Nous pouvons donc nous demander si entre 1990 et 1992 il n'y avait pas la présence de cultures particulières à proximité, où les salanganes seraient venues se nourrir.

La présence d'agriculture et/ou de sylviculture a-t-elle été abandonnée ou déplacée suite à des périodes El Niño très fortes ou trop régulières, puis a-t-elle laissé place à un milieu favorisant les espèces invasives ?

De telles affirmations nécessitent des identifications taxonomiques plus abouties. Même si l'information n'est que qualitative, l'analyse moléculaire présente donc un intérêt de choix pour ce type de suggestion. Les deux types d'analyses (taxonomique et moléculaire) doivent être corrélées afin d'obtenir le maximum d'informations possibles.

## 2. Des restes d'insectes dans le guano fossile ? Potentiel de la paléoentomologie en contexte karstique tropical au Quaternaire. Exemple de la grotte Tabon (Palawan, Philippines).

Aux Philippines, l'île de Palawan située entre les archipels philippin et indonésien, est au cœur des problématiques concernant les migrations humaines en Asie du Sud-Est insulaire.

La grotte karstique de Tabon localisée sur Lipuun Point à Palawan, dans le sud-ouest des Philippines a permis de mettre au jour une occupation humaine au cours du Pléistocène supérieur et de l'Holocène (Ann.10a et b). Les *Homo sapiens* fossiles les plus anciens de l'archipel y ont été recensés. Leurs datations correspondent à une période de 50 à 16,5 ka BP (Fox, 1970; Dizon *et al.,* 2002; Détroit *et al.,* 2004; Corny et Détroit, 2010; Choa *et al.,* 2016).

La grotte de Tabon abrite actuellement une colonie de chiroptères et de Salanganes dans des diverticules distincts ; du guano actuel a donc pu être retrouvé à l'intérieur de la grotte. Des dépôts similaires, observés dans les séquences stratigraphiques des 3 zones fouillées (zone nord-ouest (S3–S4, W4–W5) ; zone centrale (S7–S8–S9, W1–W2–W3) ; et la zone sud (S15, W2)), ont fait l'objet d'analyses en spectroscopie infrarouge (FTIR-ATR) afin de caractériser la nature du sédiment. L'analyse a consisté à comparer les différents spectres infrarouges provenant de diverses couches stratigraphiques, d'insectes actuels et d'insectes fossiles (coléoptère fournit par J.-B Huchet). Les résultats ont permis de mettre en évidence la présence de chitine et donc de couches de guano fossile dans la stratigraphie de la grotte (Choa *et al.,* 2016). Certains de ces gisements présentent des altérations typiques des minéraux de phosphate. Des carottages ont été effectués dans la partie avant et arrière. Les carottes 1 et 2 ont été recueillies dans le carrée S6E2 près de l'entrée, alors que la carotte 3 a été prélevée dans la tranchée sud située dans une partie concave au fond de la grotte (Shahack-Gross *et al.,* 2004, Choa *et al.,* 2016 ). En dépit des faciès d'altération évidents présents sur le sédiment, une observation entomologique a été effectuée afin de mettre en évidence la présence de restes d'insectes dans ce guano fossile. L'observation a porté sur l'échantillon F de la couche 3 de la carotte 3 effectuée dans la tranchée sud qui

correspond à une profondeur de 142 cm (Ann.10c). Cette couche a été datée par $^{14}C$ de 38 (±1, 2) Ka *(pers. Comm* avec O.Choa*)*. Il s'agit plus précisément de 500 mg de guano fossile.

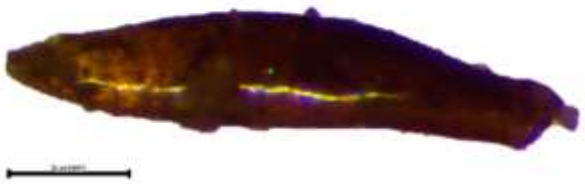


**Figure 25. Fémur d'insecte datant de 38 Ka extrait du sédiment de la couche F, carotte 3 de la grotte de Tabon, (Palawan, Philippines).**

J'ai réalisé cette observation préliminaire. Elle a permis de montrer le potentiel du guano pour la reconstitution des paléoenvironnements à partir de corpus paléoentomologique en contexte tropical. En effet 2 fragments de pattes (Fig.25), 1 fragment de pronotum, 1 fragment d'élytre et 1 fragment de chitine non identifié, correspondant à un total de 5 entomorestes ont été découverts (*unpublished*).

Les vestiges paléoentomologiques sont plus couramment retrouvés sur des sites holocènes, que pléistocènes. Le guano, archive paléoenvironnementale, présente donc un nouvel intérêt pour la conservation de ce type de reste. Dans ce contexte, l'apport de la paléoentomologie pourrait s'avérer intéressant pour compléter l'arsenal des disciplines paléoenvironnementales déjà utilisées et ainsi apporter de nouvelles informations sur les paléoenvironnements.

## Conclusion et perspectives.

Pour cette étude, la première méthode (taxonomie) consistant à travailler avec 1062 restes d'insectes provenant de 10 échantillons de guano de HAK1 (Hama Lifou) a été la plus longue puisqu'elle a pris à elle seule 3 mois. Toutefois, il s'agit de la méthode qui a permis d'obtenir le plus de résultats. L'utilisation jusque là inédite dans ce contexte, de la spectroscopie infrarouge est prometteuse, mais pousser les expérimentations est nécessaire afin de mettre en place une méthode pertinente pour répondre à ce genre de problématique. Il serait intéressant, dans de tels contextes, de coordonner étude taxonomique et étude moléculaire afin d'obtenir une information complète, tant sur le plan qualitatif que quantitatif.

En dépit d'un échantillon apparement réduit, les taxons semblent témoigner des fluctuations climatiques observées et d'un environnement qui semble avoir connu plusieurs phases. Insectes et végétaux s'accordent pour attester de la présence d'un milieu modifié qui a potentiellement été exploité par l'Homme à un moment donné. La quasi-totalité des individus déterminés a fourni, grâce aux études statistiquess des liens avec les informations climatiques. Les Hymenoptera sont en général plus sensibles et donc se font plus discrets face aux périodes El Niño. À l'inverse les Coleoptera sont en partie plus présents pendant les périodes El Niño.

Il sera intéressant de pousser les expérimentations et les observations sur des échantillons plus conséquents, afin de voir s'il n'y a aucun biais statistique ou si ces changements ne sont pas simplement liés à des changements d'aires de nourrissage, à des préférences alimentaires ou encore à une adaptation de la diète face à l'impact des espèces invasives en ayant une technique de chasse opportuniste, se nourrissant d'une diversité de taxons moindre et en plus grande proportions. Toutefois, malgré les identifications parfois incomplètes et le résultat des analyses moléculaires toujours en attente, les données entomologiques concordent parfaitement avec les données météorologiques, isotopiques et palynologiques. Même si très peu d'informations écologiques sont portées individuellement par les taxons, leur diversité (échelle de la communauté ou du peuplement) permet de caractériser les grandes phases climatiques. Les tests de corrélation de Spearman permettent de donner une tendance statistique significative.

Cette étude paléoentomologique, pionnière pour des gisements de guano de salanganes en contexte tropical, montre que ce contexte particulier offre des conditions propices à la conservation des entomorestes, tout comme la carbonisation, les contextes funéraires ou encore les tourbières. Eu égard à la grande diversité des arthropodes de Nouvelle-Calédonie, cette étude met aussi en avant l'intérêt des inventaires et des observations entomologiques sur cet archipel caractérisée par son endémicité particulière et riche qui peuvent être complétés par ce type de méthode. Ces dernières doivent continuer pour permettre l'obtention d'une documentation plus abondante, qui pourra mettre en lumière la richesse des informations propices à la connaissance des pratiques humaines et de leurs interactions avec l'environnement et le climat dans le Pacifique. Cette discipline est susceptible d'apporter des réponses aux problématiques paléoenvironnementales et aux questionnements actuels sur les relations futures que l'Homme est susceptible d'entretenir avec son environnement et le climat. De telles études ne révèlent leur potentiel maximum que lorsqu'une démarche pluridisciplinaire est mise en place et qu'elle permet un diagnostic approfondi. Une analyse entomologique d'une colonne stratigraphique inconnue, pourrait, avec ces méthodes, donner des informations sur le climat. Toutefois nous n'avons pas testé la reproductibilité dans d'autres grottes ou en grande terre ? Ceci devrait constituer la prochaine d'étape de cette étude.

L'utilisation de cette discipline est largement susceptible de faire ses preuves pour répondre à des problématiques de recherche comme celle de Guacamolé-CAID. Elle permet à la fois de caractériser la diète des animaux en question et d'observer leurs réponses aux fluctuations climatiques. Sa dissémination, notamment en milieu tropical, laisse entrevoir des perspectives prometteuses dans le panel des disciplines paléoenvironnementales.

# Bibliographie


- **Al Khatib F., Fusu, L., Cruaud, A., Gibson G., Borowiec N., Rasplus JY., Ris N., Delvard G. 2014 -** "*An integrative approach to species discrimination in the Eupelmus urozonus complex (Hymenoptera, Eupelmidae), with the description of 11 new species from the Western Palaearctic*". Systematic Entomology, 39, 806–862
- **Anso J. 2016 -** *"Maintien à long terme des communautés d'insectes forestiers dans un contexte de changement global : Réponses écologiques des communautés d'Orthoptères dans une succession forestière et face à la progression d'espèces invasives". Unpublished* Doctoral Thesis. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France.
- **Atkinson TC., Briffa KR., Coope RG., Joachim MJ., Perry DW. 1986 -** *"Climatic calibration of coleopteran data".* B.E. Berglund (ed) Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology. Wiley & Sons, Chichester, p. 851-858.
- **Atkinson TC., Briffa KR., Coope RG., 1987** - "*Seasonnal Temperatures in Britain during the past 22,000 years, reconstructed using bettle remains*". Nature, 352, p. 587-592.
- **Badawy, R., Mohamed, H. 2015** - "*Chitin extration, composition of different six insect species and their comparable characteristics with that of the shrimp*". Journal of American Science, 11, 127–134.
- **Bird M.I., Boobyer EM., Bryant C., Lewis HA., Paz V., Stephens WE. 2007** - "*A long record of environmental change from bat guano deposits in Makangit Cave, Palawan, Philippines*". Earth Environ. Sci. Trans. R. Soc. Edinb. 98, 59–69
- **Baker JR., Bird TF. 1936** - "*The seasons in a tropical rain-forest (New Hebrides) – Part 4.Insectivorous bats (Vespertilionidae and Rhinolophidae) ".* Journal of the Linnean Society, London – Zoology. 40: 143-161.
- **Bonaccorso FJ. 1998** - "*Bats of Papua New Guinea".* Conservation International, Tropical Field Guide Series. No.2. CI, USA. 498p.
- **Bouchet P, Jaffré T, Veillon JM. 1995** - "*Plant extinction in New Caledonia protection of sclerophyll forests urgently needed".* Biodiversity and Conservation 4:415-428
- **Bourquin-Mignot C., Brochier J., Chabal L. 1999** – "*La botanique".* Ed Errance, Paris. 207 p.
- **Bouyer J., Sana Y., Samandoulgou Y., Cesar J., Guerrini L., Kabore-Zoungrana C., and Dulieu D. 2007** - "*Identification of ecological indicators for monitoring ecosystem health in the transboundary W Regional park : a pilot study".* Biological Conservation 138:73-88.
- **Brescia, F. 2008** - "*Miniopterus robustior".* The IUCN Red List of Threatened Species 2008. e.T13570A4186308. Downloaded on 26 January 2016
- **Brescia, F. 2013** - "*Compte-rendu d'observation de grottes aux Iles Loyautés dans le cadre du projet GOPS CAID (IRD LOCEAN / IAC / ACCS)".*
- **Brian MV. 1983** - "*Social insects: ecology and behavioural biology".* Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- **Brothers R., Lillie A. 1988** - "*Regional geology of New Caledonia".* Pages 325-374 in Nairn, Alan, Stehli, Francis, and Uyeda, Seiyda, editors. The ocean basins and margins. Plenum Press, New-York.
- **Buckland PC., Coope GR. 1991** – *"A Bibliography and Literature Review of Quaternary Entomology. J.R".* Collis Publications, University of Sheffield, 85 p.
- **Chapelin-Viscardi JD., Ponel P., Renet J., Tatin L. 2012** - "*Le Lézard ocellé Timon lepidus (Daudin 1802), un agent inattendu pour la détection d'insectes cryptiques dans la plaine de la Crau (Coleoptera ; Hymenoptera ; Formicidae)".* Nature de Provence, 1 : 49-57

- **Chazeau J. 1993** - "*Research on New Caledonian terrestrial fauna: achievements and prospects"*. Biodiversity letters 1:123-129
- **Choa O., Lebon M., Gallet X., Dizon E., Ronquillo W., Jago-on SC., Semah F., 2016** - "*Stable isotopes in guano: potential contributions towards palaeoenvironmental reconstruction in Tabon Cave, Palawan, Philippines*". Quaternaire Int. 10.1016.
- Churchill S. 2008 - "*Australian Bats Second Edition"*. Allen and Unwin, Australia. 255 p.
- **Clare EL, Fraser EE, Braid HE, Fenton MB, Hebert PDN. 2009** - "*Species on the menu of a generalist predator, the eastern red bat (Lasiurus borealis): using a molecular approach to detect arthropod prey"*. Molecular Ecology, 18, 2532–2542.
- **Coope GR. 1986** - "*Coleoptera analysis".* In : B.E. Berglunld (ed), Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology : 7 03-7 13. Chichester, Wiley & Sons.
- **Cordell S, Cabin RJ, Hadway LJ.** 2002 - "*Physiological Ecology of Native and Alien Dry Forest Shrubs in Hawaii"*. Biol. Conser. 4:387-396
- **Corny J., Détroit F. 2010** - "*Les ossements humains de la grotte de Tabon (Palawan, Philippines): Répartition spatiale et étude d'une collection d'ossements inédite"*.In: Annali dell'Université a di Ferrara: Museologia Scientifica e Naturalistica, vol.6, pp. 77 e 84.
- **Deagle, BE., Eveson JP., Jarman SN. 2006** - "*Quantification of damage in DNA recovered from highly degraded samples– a case study onDNA in faeces"*.Front. Zool. 3, 11
- **Détroit F., Dizon EZ., Falguières C., Hameau S., Ronquillo W., Sémah F. 2004** - *"Upper Pleistocene Homo sapiens from the Tabon Cave (Palawan, the Philippines): description and dating of new discoveries"*. Comptes Rendus Palevol 3, 705 e 712.
- **Dizon EZ., Détroit F., Sémah, F., Falguières C., Hameau S., Ronquillo W., Cabanis E. 2002** - "*Notes on the morphology and age of the Tabon Cave fossil Homo sapiens"*. Current Anthropology 43 (4), 660 e 666.
- **Elias SA. 1994** - "*Quaternary Insects and Their Environments*", Smithsonian Institution Press, Washington.
- **Emerson JK., Roark AM. 2007** - "*Composition of guano produced by frugivorous, sanguivorous, and insectivorous bats*". Acta Chiropterologica 9,261-267.
- **Ferreira RL., Martins RP. 1999** - "*Trophic structure and natural history of bat guano invertebrate communities, with special reference to Brazilian caves*". Tropical Zoology 1, 231-252.
- **Firth C., Handley H., Cronin S., Turner S. 2014** - "*The eruptive history and chemical stratigraphy of a post-caldera, steady-state volcano: Yasur, Vanuatu*". Bulletin of Volcanology 76, 837.
- **Flannery A. 1995** - "*Mammals of the south-west pacific and Moluccan islands"*. Australian Museum / Red books. 464pp.
- **Flinn PW., Opit GP., Throne JE. 2009** - "*Predicting Stored Grain Insect Population Densities Using an Electronic Probe Trap*". J Econ Entomol 102 (4), 1696-1704. 8 2009.
- **Fox RB. 1970** - *"The Tabon Caves: Archaeological Explorations and Excavations on Palawan Island, Philippines".* National Museum of the Philippines, Manila.
- **Gerlach J., Samways M., Pryke J. 2013** - "*Terrestrial invertebrates as bioindicators: an overview of available taxonomic groups"*. Journal of Insect Conservation 17:831-850.
- **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).

- **Gonsalves L., Bicknell B., Law B., Webb C., Monamy V.** 2013 - "*Mosquito consumption by insectivorous bats: does size matter? "*. PloS One, 8(10).
- **Grandcolas P. 2016** - "*Ten false ideas about New Caledonia biogeography"*. Cladistics. 1–7. Early view
- **Grandcolas P. 2017** - "*En direct des espèces : une blatte réécrit l'histoire de la Nouvelle-Calédonie"*. The conversation. Disponible sur https://theconversation.com/en-direct-des-especes-une-blatte-reecrit-lhistoire-de-la-nouvelle-caledonie-74908[Consulté le 25/04/2017].
- **Hajibabaei M. 2006** - "*DNA barcodes distinguish species of tropical Lepidoptera"*. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA. 2006;103:968–971
- **Heller KM. 1916** -"*Die Käfer von Neu-Caledonien und den benachbarten Inselgruppen"*. In F. Sarasin und J. Roux. Nova Caledonia, Zoologie. Wies-baden. 2 (3) : 365 pp.
- **Herrera LGM., Hobson KA., Manzo AA., Estrada DB., Sánchez-Cordero V., Méndez G. 2001** - "*The role of fruits and insects in the nutrition of frugivorous bats: Evaluating the use of stable isotope models"*. Biotropica, 33 (3), 520-528.
- **Hespenheide HA. 1975** - "*Selective predation by two swifts and a swallow in Central America"*. Ibis 117:82–99. CrossRef
- Hebert PDN., Cywinska A., Ball S.-L, DeWaard J.-R. 2003 - "*Biological identifications through DNA barcodes"*. Proc R Soc Lond B Biol Sci 270: 313–321.
- **Hobson KA. 1999** - "*Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes"*. a review. Oecologia, 120 (3), 314-326.
- **Holldobler B., Wilson EO. 1990** – "*The Ants"*. Harvard University Press, Cambridge, MA, xii, 732p.
- **Hoff M., Brisse H. & Grandjouan G., 1983** - "*La végétation rudérale et anthropique de la Nouvelle Calédonie et des îles Loyauté (Pacifique sud) "*. Colloques phytosociologiques XII, Végétations nitrophiles, Bailleul, 179-248.
- **Hoffmann BD., Andersen, AN., and Hill, GJE. 1999** - "*Impact of an introduced ant on native rain forest invertebrates: Pheidole megacephala in monsoonal Australia*". Oecologia 120:595-604.
- **Hoffmann BD., Parr CLP. 2008** - *"An invasion revisited: the African big-headed ant (Pheidole megacephala) in northern Australia"*. Biol Invasions 10:1171-1181
- **Holway D, Lach L, Suarez AV, Tsutui ND, Case T. 2002** - "*The Causes and Consequences of Ant Invasions*". Ann. Rev. Ecol. Syst. 33. 181-233
- Horard-Herbin M.-P., Vigne J.-D. 2006 - "*Animaux, Environnement et Sociétés*", Editions Errance, Paris, 192 p.
- **Horst R. 1972** - "*Bats as primary producers in an ecosystem*". Bulletin of the National Speleological Society, 34, 49-54.
- **Huchet JB. 1994** - "*Entomologie taphonomie et pratiques funéraires"*. D.E.A. d'Anthropologie, Bordeaux, 66 p.
- **Huchet JB., Gallis R. 1996** - "*Des insectes pour un cadavre"*. In : Le comte de l'An Mil (Aquitania, supplément 8), Bordeaux, 1996, p.68-73
- **Ibanez, T. 2012** - "*Dynamiques des forêts denses humides et des savanes en réponse aux incendies en Nouvelle-Calédonie"*. Université Paul Cezanne Aix-Marseille III, Marseille.
- **Jaffré T, Morat P, Veillon JM, MacKee HS. 1987** - "*Changements dans la végétation de la Nouvelle-Calédonie au cours du Tertiaire : la végétation et la flore des roches ultrabasiques"*. Adansonia 4, 365-391.
- **Jaffré T., Veillon JM., 1987** - "*Étude des jachères et premiers aperçus sur la succession secondaire à Lifou (Iles Loyauté – Nouvelle-Calédonie)"*. Rapport scientifiques et techniques, Sciences de la vie, Botanique, 1, 33 p.

- **Jaffré T, Morat P, Veillon JM .1993** - "*Etude floristique et phytogéographique de la forêt sclérophylle de Nouvelle-Calédonie"*. Bull. Mus. natl. 15:107-146
- **Jaffré T, Veillon JM. 1994** -"*Les principales formations végétales autochtones en Nouvelle-Calédonie : caractéristiques, vulnérabilité, mesures de sauvegarde"*. In. ORSTOM, Nouméa, pp 12
- **Jaffré T, Veillon JM, Rigault F, Dagostini G. 1997 -** "*Impact des feux de brousse sur la flore et les groupements végétaux"*. In: "Impact des feux de brousse sur le milieu naturel en Nouvelle-Calédonie". Rapport Cordet-ORSTOM, Nouméa, pp 1-47
- **Jaffré T, Morat P, Veillon J-M, Rigault F, Dagostini G.** 2001 - "*Composition et caractéristiques de la flore de la Nouvelle-Calédonie"*. In. IRD, Nouméa, pp 121
- **Jaffré T., Rigault F., Munzinger J. 2012** - "*Planche 16, Atlas de Nouvelle-Calédonie"*, Collection Atlas et Cartes, IRD Marseille, Nouméa, Congrès de la Nouvelle Calédonie.
- **Jeannel R. 1926** - "*Faune Cavernicole de la France, avec une Étude des Conditions d'Existence dans le Domaine Souterrain*". Paris. Lechevalier.
- **Jolivet P. 2008** - "*La faune entomologique en Nouvelle-Calédonie"*, Le Coléoptériste , 2008, vol. 11 (pg. 35-47)
- **Jourdan H. 1999** -" *Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste Wasmannia auropunctata(Roger). 1883(Hymenoptera : Formicidae) ". Doctoral Thesis. Université Paul Sabatier. Toulouse*
- **Kenward HK. 1974** -"*Method for palaeo-entomology on site and in the laboratory",* Science and Archaeology, 13, p. 16-24.
- **Kenward HK, Hall AR, Jones AKG. 1980** - "*A tested set of techniques for the extraction of plant and animal macrofossils from waterlogged archaeological deposit"*, Science and Archaeology, 22, p. 3-15.
- **Khor E., Lim LY. 2003 -** "*Implantable applications of chitin and chitosan"*, Biomaterials, Volume 24, Issue 13, Pages 2339-2349.
- **Kirsh R., Tupinier Y., Beuneux G., Rainho. 2002** - "*Contributions à l'inventaire chiroptérologique de Nouvelle-Calédonie : Chiroptera Pacifica, Missions 2000 et 2001, Rapport final et recommandations*". Novembre 2002. SFEPM .129 p.
- **Kjelleberg F., Jousselin E., Bronstein J., Patel A., Yokoyama J., Rasplus JY. 2001** - *"Pollination mode in figs wasps: predictive power of correlated traits*". Proceedings of the Royal Entomological Society of London (B) 268: 1113-1121.
- **Kruse FA., Lefkoff AB., Boardman JB., Heidebrecht KB., Shapiro AT., Barloon P J., and Goetz AFH. 1993** - "*The Spectral Image Processing System (SIPS) – Interactive Visualization and Analysis of Imaging Spectrometer Data: Remote Sensing of Environment, Special issue on AVIRIS"*, May-June 1993, v. 44, p. 145 - 163.
- **Koivula MJ. 2011** - "*Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions"*. ZooKeys 100: 287–317.
- **Kuschel G. 2008** - "*Curculionoidea (weevils) of New Caledonia and Vanuatu: basal families and some Curculionidae"*. Zoologica Neocaledonica 6: 99–249
- **Lack D., DF Owen. 1955** - "*The food of the swift*". Journal of Animal Ecology 24:120–136.
- **Nowak RM.1997** - "*Walker's Mammals of the World Online*", The Johns Hopkins University Press. London.
- **Lagabrielle Y., Maurizot P., Lafoy Y., Cabioch G., Pelletier B., Régnier M., Wabete I., Calmant S. 2005** - "*Post-Eocene extensional tectonics in Southern New Caledonia (SW Pacific): Insights from onshore fault analysis and offshore seismic data"*. Tectonophysics 403. 1-28.

- **Le Breton J, Chazeau J, Jourdan H. 2003** - "*Immediate impacts of invasion by Wasmannia auropunctata (Hymenoptera: Formicidae) on native litter ant fauna in a New Caledonian rainforest*". Austral Ecology 28:204-209
- **Leroy A. 2006** - "*Utilisation des prévisions saisonnières en Nouvelle-Calédonie"*. Note de la DP n° 6, Météo-France, DP/DCLIM
- **Lewis OT., Memmott J., Lasalle J., Lyal CHC, Whitefoord C., Godfray CJ. 2002** - *"Structure of a diverse tropical forest insect–parasitoid community"*. J. Anim. Ecol. 71, 855–873.
- **Lips, J. 2008** - "*Biodiversité des écosystèmes du guano souterrain de l'île de Santo (Vanuatu)* ". Université Claude Bernard - Lyon I. 50 pp
- **Lormee N., Cabalion P., Hnawia E.** 2011 - "*Hommes et plantes de Maré, Îles Loyauté, Nouvelle-Calédonie"* ; IRD Éditions - Collection : Guides illustrés, Marseille, 362.
- **Lyman, RL. 1994** - "*Vertebrate Taphonomy"*. Cambridge University Press, Cambridge.524p
- **Maher L. J. 2006** - "*Environmental information from guano palynology of insectivorous bats of the central part of the United States of America"*. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 237, 19 –31.
- **Maitrepierre L., 2000** - "*Climate variability and trend in New Caledonia"*, APN Workshop on Climate Variability and Trends in Oceania, Auckland, Australia, 1-23.
- **Manton M J., Della-Marta PM., Haylock MR., Hennessy KJ., Nicholls N., Chambers LE., Collins DA., Daw G., Finet A., Gunawan D., Inape K., Isobe H., Kestin TS., Lefale P., Leyu CH., Lwin T., Maitrepierre L., Ouprasitwong N., Page C., Pahalad J., Plummer N., Salinger M. J., Suppiah R., Tran VL., Trewin B., Tibig I., Yee D. 2001** - "*Trends in extreme daily rainfall and temperature in Southeast Asia and the South Pacific 1961-1998"*.International Journal of Climatology, 21, 269-284.
- **Meusnier I., Singer GAC., Landry JF., Hickey DA., Hebert PDN., Hajibabaei M.** 2008 - "*A universal DNA mini-barcode for biodiversity analysis"*. BMC Genomics 9, 214
- **Mille C. 2010** - *Les mouches des fruits de Nouvelle-Calédonie: (Diptera, Tephritidae) : systématique, comportement, dynamique et gestion des populations"*. Thèse de Doctorat, Université de la Nouvelle-Calédonie, Nouvelle-Calédonie, 349.
- **Millon L., Brescia F. 2016** - "*Les chauves-souris insectivores de la Nouvelle-Calédonie. Etat de l'art et comparaison avec les espèces du Pacifique"*. Rapport de synthèse bibliographique, 82p.
- **Morat P, Jaffré T, Veillon JM, MacKee HS. 1986** - "*Affinités floristiques et considérations sur l'origine des maquis miniers de la Nouvelle-Calédonie"*. Adansonia 8:133-182
- **Moret, P. 1998** - "*L'archéo-entomologie, ou les insectes au service de l'histoire"*, Rev. méd. vêt, vol. 149, no. 11, pp. 995-998.
- **Morlière A., Rebert JP., 1986** - "*Rainfall Shortage and El Niño–Southern Oscillation in New Caledonia, Southwestern Pacific.*" Monthly Weather Review, 114, 1131–1137.
- **Moulds TA. 2004** - "*Review of Australian Cave Guano Ecosystems with a Checklist of Guano Invertebrates*". Proceedings of the Linnean Society of New South Wales 125, 1-4.
- **Moulds TA. 2006** - "*The seasonality, diversity and ecology of cavernicolous guano dependent arthropod ecosystems in southern Australia*". PhD Thesis. University of Adelaide, Australia.
- **Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GAB, Kent J. 2000** - "*Biodiversity hotspots for conservation priorities"*. Nature 403, 853-858.
- **Myers L., Sirois MJ. 2006** - "*Spearman Correlation Coefficients, Differences between"*. Encyclopedia of Statistical Sciences. John Wiley and Sons, Inc.

- **Neall VE., Trewick SA. 2008** - "*The age and origin of the Pacific islands: a geological overview"*. Philosophical Transactions of the Royal Society : Biological Sciences 363. 3293-3308.
- **Niemi GJ., McDonald ME. 2004** - "*Application of ecological indicators"*. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics : 89-111.
- **Null J. 2017** - *"El Niño and La Niña years and intensities based on Oceanic Niño Index (ONI) "*. online available from: http://www.ggweather.com/enso/oni.htm.
- **Paris JP. 1981** - "*Géologie de la Nouvelle-Calédonie. Un essai de synthèse"*. BRGM, Orléans
- **Partin JW., Cobb KM., Adkins JF., Clark B., Fernandez DP., 2007** - "*Millennial-scale trends in west Pacific warm pool hydrology since the Last Glacial Maximum*". Nature 449, 452-455.
- **Pearson, FG., Marchessault, RH., Liang, CY. 1960** - "*Infrared spectra of crystalline polysaccharides. V. Chitin*". Journal of Polymer Science, 43.141
- **Pécréaux D. 2007** – "*Les insectes au service de l'archéologie et de la paléoécologie : l'archéoentomologie et la paléoentomologie*", Rutilans, 10, p. 86-96
- **Pecreaux, D. 2008** - "*Potentialités de l'entomologie appliquée aux sites archéologiques subaquatiques : L'exemple du Bronze final du la du Bourget (Savoie, France)* ". *Unpublished* Doctoral Thesis. Muséum national d'histoire naturelle, Paris, France.
- **Perez-Mendoza J, Throne JE, Dowell FE, Baker JE.** 2003 - "*Detection of insect fragments in wheat flower by nearinfrared spectroscopy*". J. Stored Prod. Res. 39:305–12
- **Philander SGH. 1990** - "*El-Niño, La Niña, and the Southern Oscillation"*. Academic Press, 293 p.
- **Plateaux L. 1978** - "*L'essaimage de quelques fourmis Leptothorax: rôles de l'éclairement et de divers autres facteurs. Effet sur l'isolement reproductif et la répartition géographique"*. 1re partie, I à VI, Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim, 20. 129–164.
- **Ponel P. 1995** - "*Rissian, Eemian and Würmian Coleoptera assemblages from la Grande Pile. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*", 114 : 1-41.
- **Ponel P. 1997** - "*Succession des assemblages de Coléoptères à Chalain 3"*. In. P. Pétrequin (Ed.), Les sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-Lacs et de Chalain (Jura), III, Chalain station 3, 3200-2900 av. J.-C., volume 1, Editions de la Maison des Sciences de l'Homme, Paris, p. 113-118.
- **Ponel P., Yvinec JH. 1997** - "*L'archéoentomologie en France*". Les Nouvelles de l'Archéologie, 31-44. 68.
- **POPLIN F., 1976** - "*À propos du nombre de restes et du nombre d'individus dans les échantillons d'ossements*". Cah. Cent. Rech. Préhist., 5, 61-74, 1 fig., Univ. Paris I.
- **Poulson TL. 1972** - "*Bat guano ecosystems*". Bulletin of the National Speleological Society, 34, 55-59.
- **Prud'homme F. 2013** - "*Les chauves-souris ont-elles peur de la lumière ? 100 clés pour comprendre les chauves-souris*". Éditions Quaæ, 207 p.
- **Ratnasingham S., Hebert PDN. 2007** - "*BOLD: the barcode of life data system (www.barcodinglife.org)* ". Mol. Ecol. Notes 7, 355–364.
- **Rasplus JY., Harry M., Perrin H., Chassagnard MT., Lachaise D 2003** -" *Les Ficus (Moraceae) et l'entomofaune des figues (Hym. Agaonidae, Pteromalidae, Torymidae, Eurytomidae ; Dipt. Drosophilidae ; Col. Curculionidae) du mont Nimba en Guinée*". in LAMOTTE M. & ROY R. (eds), Le peuplement animal du mont Nimba (Guinée, Côte d'Ivoire, Liberia). Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle 190 : 107-182. Paris ISBN : 2-85653-554-2.

- **Renssen H., Goosse H., Fichefet T., Masson-Delmotte V., Koç N.,** 2005 - "*Holocene climate evolution in the high-latitude Southern Hemisphere simulated by a coupled atmosphere-sea ice-ocean-vegetation model*". The Holocene, 15, 951-964.
- **Richer de Forges B., Pascal N.** 2008 - "*La Nouvelle-Calédonie, un ''point chaud'' de la biodiversité mondiale gravement menacé par l'exploitation minière"*. Journal de la Société des Océanistes 126–127, 95–111.
- **Rollin J. 2016** - "*Distinction des dommages causés sur les caryopses de céréales par la carbonisation et le charançon du blé (Sitophilus granarius) : Expérimentation sur caryopses de seigle (Secale cereale) et le blé tendre (Triticum aestivum) & applications aux assemblages carpologiques", Unpuplished* Mémoire de Master 1, Muséum national d'histoire naturelle.
- **Roue SY. & Barataud M.** 1999 - "*Habitats et activités de chasse des chiroptères menacés en Europe : synthèse des connaissances actuelles en vue d'une gestion conservatrice*". Le Rhinolophe. Vol. Spec. No. 2. 136p.
- **Sanborn CC, Nicholson AJ. 1950** - "*Bats from New Caledonia, the Solomon Islands, and New Hebrides"*. Fieldiana Zoology 31. No. 36. 313-338.
- **Sautter C (coord.). 1981** - "*Atlas de La Nouvelle-Calédonie et Dépendances"*. ORSTOM, Paris.
- **Shahack-Gross R., Berna F., Karkanas P., Weiner S. 2004** - *"Bat guano and preservation of archaeological remains in cave sites"*. Journal of Archaeological Science 31, 1259 e 1272.
- **Shaofang L., Sun J., Yu L., Zhang C., Bi J., Zhu F, Qu M., Jiang C., Yang Q. 2012** - "*Extraction and Characterization of Chitin from the Beetle Holotrichia parallela Motschulsky*". Shandong Peanut Research Institute, No. 126 Fushan Road, Qingdao 266100, China
- **Shattuck SO. 1999** - "*Australian ants: their biology and identification",* vol 3. CSIRO, Collingwood, Vic.
- **Schmid M. 1968 (a)** - "*La végétation et les conditions édaphiques dans Pédologie et développement"*. Ronéo, O.R.S.T.O.M., Nouméa : 139-172.
- **Schmid M. 1968 (b)** - "*Flore de Lifou"*. Centre ORSTOM de Nouméa, 107 p.
- **Schmid M. 1969** - "*Note sur la végétation des îles Loyauté"*. Centre ORSTOM de Nouméa, 21 p.
- **Schimmelmann A., DeNiro MJ., Poulicek M., Voss-Foucart MF., Goffinet G., Jeuniaux Ch. 1986** - "*Stable isotopic composition of chitin from arthropods recovered in archaeological contexts as palaeoenvironmental indicators*". Journal of Archaeological Science, 13 (6), 553-566.
- **Spellerberg IF., Fedor PJ. 2003** – "*A tribute to Claude Shannon (1916–2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the 'Shannon–Wiener'"* Index.Global Ecology & Biogeography. 12:177–179
- **Symondson WOC. 2002** - "*Molecular identification of prey in predator diets"*. Mol Ecol 83: 137–147.
- **Stratton LC, Goldstein G, Meinzer FC. 2000** - "*Temporal and spatial partitioning of water resources among eight woody species in a Hawaiian dry forest"*.Oecologia 124:309-317
- **Sullivan JC., Buscetta KJ., Michener RH., Whitaker JO., Finnerty JR., & Kunz TH. 2006** - *"Models developed from δ13C and δ15N of skin tissue indicate non-specific habitat use by the big brown bat (Eptesicus fuscus) "*. Écoscience, 13 (1), 11-22.
- **Tarburton M.K. 1986** - "*Breeding of the White-rumped Swiftlet in Fiji*". Emu, 86, 214–227.
- **Tarburton MK.** 1993 - "*The diet of the White-rumped Swiftlet (Aerodramus spodiopygius) in Queensland's savanna*". Avocetta 17:125–129.

- **Viratelle J, Munzinger J, Jourdan H. 2016** - "*La biodiversité de la Nouvelle-Calédonie"*. Maison de la Nouvelle-Calédonie, 2016. 2
- Vanderwoude C., Lobry de Bruyn LA., House APN. 2000 - *"Response of an open-forest ant community to invasion by the introduced ant, Pheidole megacephala"*. Austral Ecol 25:253-259
- **Wanner H., Beer J., Bütikofer J., Crowley TJ., Cubasch U., Flückiger J., Goosse H., Grosjean M., Joss F., Kaplan JO., Küttel M., Müller SA., Prentice IC., Solomina O., Stocker TF., Tarasov P., Wagner M., Widmann M., 2008** - "*Mid-to Late Holocene climate change: an overview*". Quaternary Science Reviews 27, 1791-1828.
- **Wetterer, JK. 2007** - "*Biology and impacts of Pacific islands invasive species. 3. The African big-headed ant, Pheidole megacephala (Hymenoptera: Formicidae)"*. Pacific Science 61: 437-456
- **Wirrmann D., Sémah AM., Debenay JP., & Chacornac-Rault M. 2011** - "*Mid- to late Holocene environmental and climatic changes in New Caledonia, southwest tropical Pacific, inferred from the littoral plain Gouaro-Déva"*. Quaternary Research, 76 (2), 229-242.
- **Wirrmann D., Sémah AM., Mendez-Millan M., & Schmidt S. 2016** - "*Signification environnementale de guano de salanganes et de chiroptères de Nouvelle-Calédonie"*. Colloque Q10 AFEQ-CNF INQUA, Paléoclimats et environnements quaternaires. Quoi de neuf sous le soleil ? Bordeaux France, Poster, Abstract volume, p.47.
- **Wirrmann D., Sémah AM., Mendez-Millan M., Schmidt S., Boissenin M., Boucher H., Bouloubassi I., Brescia F., Cetin F., Djouarev I., Klein V., 2017** - "*Signification environnementale de guano de salanganes et de chiroptères de Nouvelle-Calédonie. Premiers résultats*". Quaternaire 10. (à paraitre en septembre).
- **Wurster CM., McFarlane DA., Bird MI., Ascough P., Athfield NB. 2010a** - "*Stable isotopes of subfossil bat guano as a long-term environmental archive: insights from a Grand Canyon cave deposit*". Journal of Cave and Karst Studies, 72 (2), 111–121.
- **Wurster CM, Bird M, Bull ID, Creed F, Bryant C, Dungait JAJ, Paz V. 2010b** - "*Forest contraction in north equatorial Southeast Asia during the Last Glacial Period*". Proceedings of the National Academy of Sciences, 107.
- **Wurster CM., Rifai H., Haig J., Titin J., Jacobsen G., Bird M., 2017** - "*Stable isotope composition of cave guano from eastern Borneo reveals tropical environments over the past 15,000 cal yr BP*". Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, Volume 473, 73-81.
- **Xiao X., Zhang Q., Hollinger D., Aber J., Moore B. 2005** - *"Modeling seasonal dynamics of gross primary production of evergreen needleleaf forest using MODIS images and climate data*". Ecological Applications, 15(3):954-969.
- **Yvinec JH. 1997** – "*Infestation par les insectes d'un grenier carbonisé de la fin du IIe siècle A.D à Amiens (Somme)"*. L'entomologiste, tome 53, n°3.
- **Zeale MRK, Butlin RK, Barker GLA, Lees DC, Jones G. 2011** - *"Taxon-specific PCR for DNA barcoding arthropod prey in bat faeces"*. Molecular Ecology Resources, 11, 236–244.

## Résumé / Abstract

### Études paléoenvironnementale et paléoclimatique à partir de restes d'insectes retrouvés dans le guano de Nouvelle-Calédonie : Caractérisation, taxonomie et recherches méthodologiques

**Résumé :** L'archéoentomologie et la paléoentomologie sont des disciplines jeunes qui s'inspirent de l'entomologie du Quaternaire et qui ont des applications dans plusieurs domaines de la recherche archéologique. Les préférences ou exigences écologiques de nombreux taxons en font des témoins des variations des facteurs abiotiques ou biotiques résultant des interventions humaines ou climatiques. Cette discipline, essentiellement utilisée en milieu tempéré, l'est habituellement sur du sédiment provenant de sites archéologiques ou dans des carottes prélevées en milieu lacustre. Cette étude a permis de mettre valeur le potentiel de ce type d'étude en Nouvelle-Calédonie, mais aussi sur un nouveau type d'archive environnementale pour les études entomologiques : le guano. À partir des méthodes taxonomiques, statistiques, moléculaires et de spectroscopie infrarouge conduites conjointement sur des échantillons de guano de salanganes diurnes (*Collocalia spodiopygia*) et de plusieurs espèces de microchiroptères nocturnes, échantillons daté entre 1987 et 2012, sont présentées la composition des régimes alimentaires des prédateurs en question, ainsi que la sensibilité de plusieurs taxons composant la diète, face aux fluctuations climatiques attribuées aux évènements ENSO. Afin de tester la fiabilité et le potentiel de cette étude, les données ont été comparées aux indications météorologiques, isotopiques et palynologiques obtenues dans le cadre des projets Guacamolé-CAID. Enfin une analyse préliminaire a été conduite sur le guano fossile de la grotte de Tabon (Philippines), datant de 38 Ka, afin d'observer le potentiel de ce type d'étude pour des périodes plus anciennes.

**MOT-CLÉS :** Entomologie – Paléo-écologie – Guano – Mode ENSO – Nouvelle-Calédonie.

### Paleoenvironmental and palaeoclimatic approach from insect remains found in New Caledonia 's guano: Characterization, taxonomy and methodological research

**Abstract :** Archaeoentomology and palaeoentomology are young science whose methods are derived from those of Quaternary entomology, they finding applications in various archaeological fields. The ecological preferences or requirements of many taxa make its of indicators of change througout abiotic or biotic factors resulting from human or climatic interventions. This discipline, which is mainly used in temperate environments, is usually used on sediments from archaeological sites. This study made it possible to highlight the potential of this type of study in New Caledonia, and also a new type of entomological archive: guano. From taxonomic, statistical, molecular and infrared spectroscopic methods conducted on several guano sample of diurnal salanganes (Collocalia spodiopygia) and many species of nocturnal microchiroptera, dating from 187 to 2012, we present the diet composition of the predators ; as well as the sensitivities of various taxa of the diet, in the face of climatic fluctuations imput to ENSO Mode. In order to test the reliability and the potential of this study, the data were compared with the meteorological, isotopic and palynological indications obtained in the framework of the Guacamole-CAID projects. Finally, a preliminary analysis was carried out on the fossil guano of the Tabon Cave (Philippines), dating from 38 Ka, in order to observe the potential of this study for the older periods.

**KEY-WORDS :** Entomology – Palaecology – Guano – ENSO Mode – New-Caledonia.

# Liste des Annexes

Annexe 1 Éxemple de quelques restes d'insectes présents dans les échantillons de la grotte HAMA (HAK1)……2

Annexe 2 : Liste des hyménoptères Formicidae présents dans les échantillons de la grotte HAMA (HAK1) et specimen de référence……..3

Annexe 3 : Liste des morphoespèces de Chalcidoidea présents dans les échantillons de la grotte HAMA (HAK1)……..…...4

Annexe 4 : Liste des Coléoptères Curcululionoidea et Nitidulidae présents dans les échantillons de la grotte HAMA (HAK1)…….5

Annexe 5 : Analyse en composante principale sur l'ensemble des données…….....6

Annexe 6 : Comparaison de l'ensemble des proxys : matrice de données paléoenvironnementales…….....7

Annexe 7 : Spectres infrarouges issus des expérimentations en spectroscopie SWIR sur des fragments d'insectes actuels identifiés……8

Annexe 8 : Spectres infrarouges issus des analyses en spectroscopie SWIR sur les échantillons provenant des prélèvements CAID-Guacamolé…..9

Annexe 9 : Résultats annexe : Présence de phosphatede calcium dans les yeux de certains taxons……10

Annexe 10 : Situation de la grotte de Tabon (Pallawan, Philippines), plan et localisation de l'échantillon F, couche 3. ……...11

# Annexe 1

Exemple de quelques restes d'insectes présents dans les échantillons de la grotte HAMA HAK1

Photos loupe binoculaire et microscope © J. Rollin / MNHN



1.a Capsule céphalique de *Thysanoptera*



1.b Patte d'Orthoptera *Ensifera Phalangopsinae ?*



1.c Capsule céphalique de *Kalotermitidae*



1.d Capsule céphalique de *Bruchinae* *Face ventrale / Dorsale*



1.e Capsule céphalique de *Tenebrionidae*



1.f Capsule céphalique de Cydnidae (*Macroscytus sp*)



1.g Capsule céphalique de Cydnidae (*Adrisa sp*)



1.h Capsule céphalique de *Lygaedoidae sp1*



1.i Capsule céphalique de *Lygaedoidae sp2*



1.j Femur de *Chalcidoidea*



1.k Pupe de *Muscidae*



1.l Pupe de *Tachinidae*



1.m Pupe non identifiée *Tachinidae* ?



1.n Capsule céphalique de *Coleoptera* non identifiée

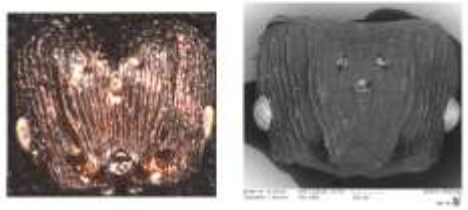


1.o Capsule céphalique de *Coleoptera non identifiée*

# Annexe 2

Liste des Hyménoptères Formicidae présents dans les échantillons de la grotte HAMA HAK1 et spécimen de référence.

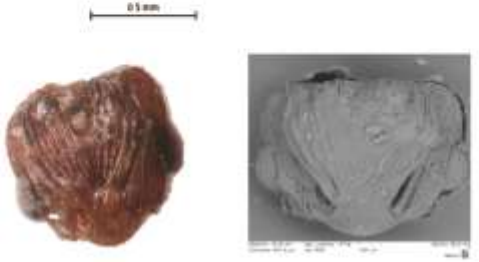
Photos loupe binoculaire et microscope © J. Rollin / MNHN
Photo MEB du Cyptorhynchidae sp1 © S. Pont / MNHN
Photo microscope Hirox © A.Borel / MNHN



2.a Capsule céphalique de*Pheidole fervens (photo Hirox à gauche et MEB à droite).*



2.b Capsule céphalique de *Tetramorium sp.* (photo bino à gauche et Hirox à droite).



2.c Capsule céphalique de *Wasmannia auropunctata* (Photo bino à gauche et MEB à droite)



2.d Capsule céphalique de *Monomorium sp.*



2.e Capsule céphalique de *Perionopelta brocha* (Photo bino à gauche et Hirox à droite)



2.f Capsule céphalique d' *Anochetus graffei* (Photo bino à gauche et MEB droite)



2.g Capsule céphalique de *Pheidole sp.*



2.hCapsule céphalique de *Colobopsis sp.*



2.i Capsule céphalique de *Camponatus sp.* (Photo bino à gauche et Hirox à droite)



2.j Capsule céphalique de *Ponerinae sp.*



2.k Capsule céphalique de *Pheidole megacephala.*



2.l Capsule céphalique de *Pheidole megacephala* provenant des collections de référence MNHN

# Annexe 3

Liste des morphoespèces Chalcidoidea présents dans les échantillons de la grotte HAMA HAK1

© J. Rollin / MNHN
Photo MEB chalcidoidea J © S. Pont / MNHN



3.a Capsule céphalique du *morphoespèce A.*



3.b Capsule céphalique du *morphoespèce B.*



3. c Capsule céphalique du *morphoespèce C.*



3. d Capsule céphalique du *morphoespèce D.*



3. e Capsule céphalique du *morphoespèce E.*



3. f Capsule céphalique du *morphoespèce F.*



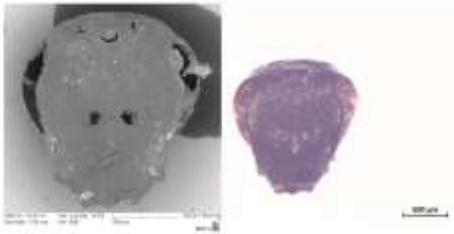
3. g Capsule céphalique du *morphoespèce G.*



3. h Capsule céphalique du *morphoespèce H.*



3. i Capsule céphalique du *morphoespèce I.*



3. j Capsule céphalique du *morphoespèce J.*



3. k Capsule céphalique du *morphoespèce K.*



3. lCapsule céphalique du *morphoespèce L.*

# Annexe 4

Liste des Coléoptères Curculionoidea et Nitidulidae présents dans les échantillons de la grotte HAMA HAK1

© J. Rollin / MNHN

Photo MEB du Cyptorhynchidae sp1 © S. Pont / MNHN



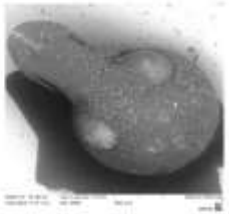
4.a Capsule céphalique du *Cossoninae sp1*



4.b Capsule céphalique du *Cossoninae sp2*



4.c Capsule céphalique du *Cossoninae sp3.*



4.d Capsule céphalique du *Cryptorhynchinae sp1*



4.d Capsule céphalique du *Cryptorhynchinae sp2.*



4.e Capsule céphalique de Derelomini sp.



4.f Capsule céphalique de Erirhininae sp.



4.g Capsule céphalique du *Apioninae sp.*



4.h Capsule céphalique du *Entiminae sp.*



4.i Elytre et capsule céphalique (F.dorsale et ventrale) de Epuraea Ocularis.



4.j Capsule céphalique du *Curculionoidea sp1*



4.k Capsule céphalique du *Curculionoidea sp2*



4.l Capsule céphalique du *Curculionoidea sp3.*



4.m Capsule céphalique du *Curculionoidea sp4.*



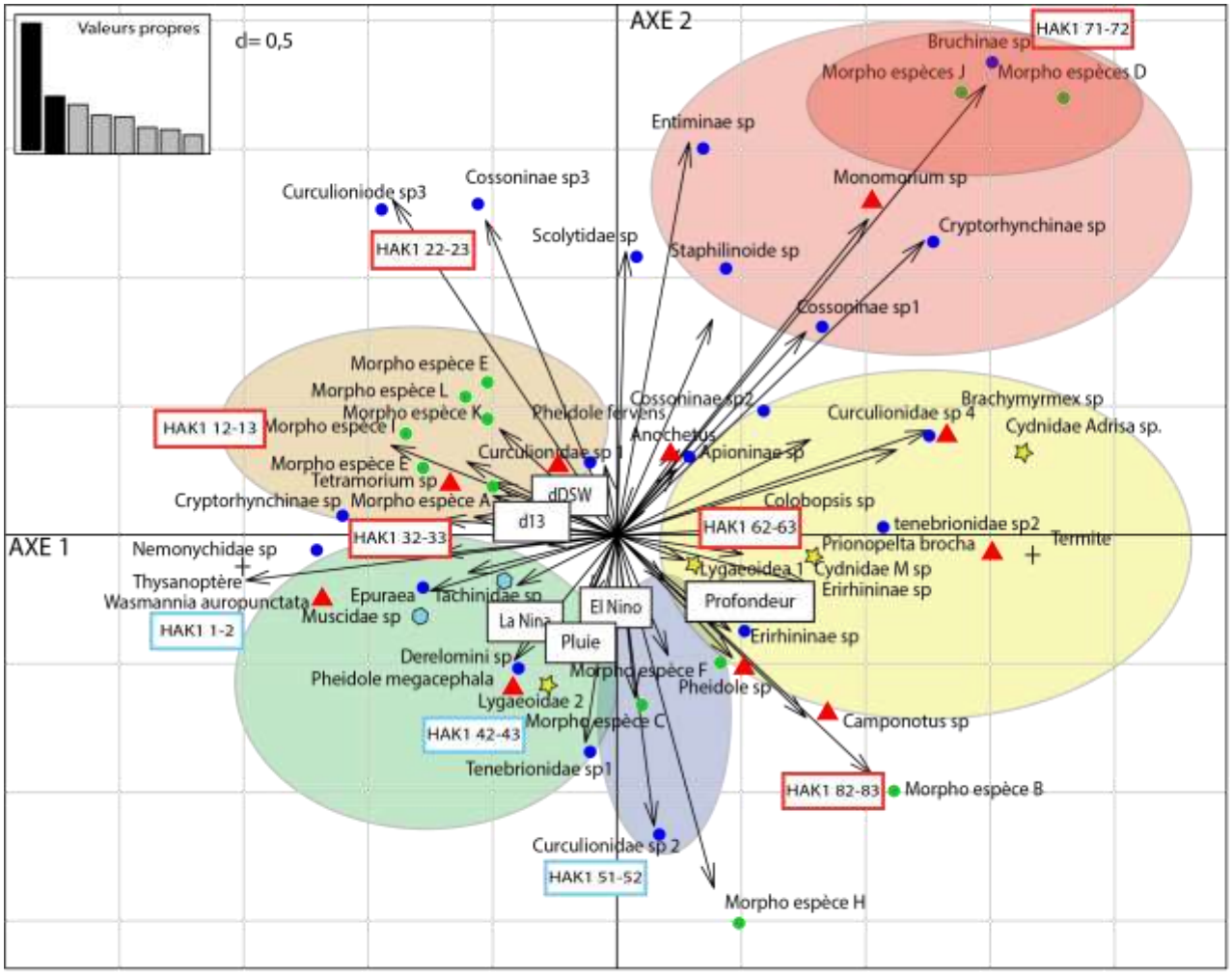
4.n Capsule céphalique du *Nemonychidae sp.*



4.o Capsule céphalique du *Scolytidae sp.*

# Annexe 5

Analyse en composante principale sur l'ensemble des données.

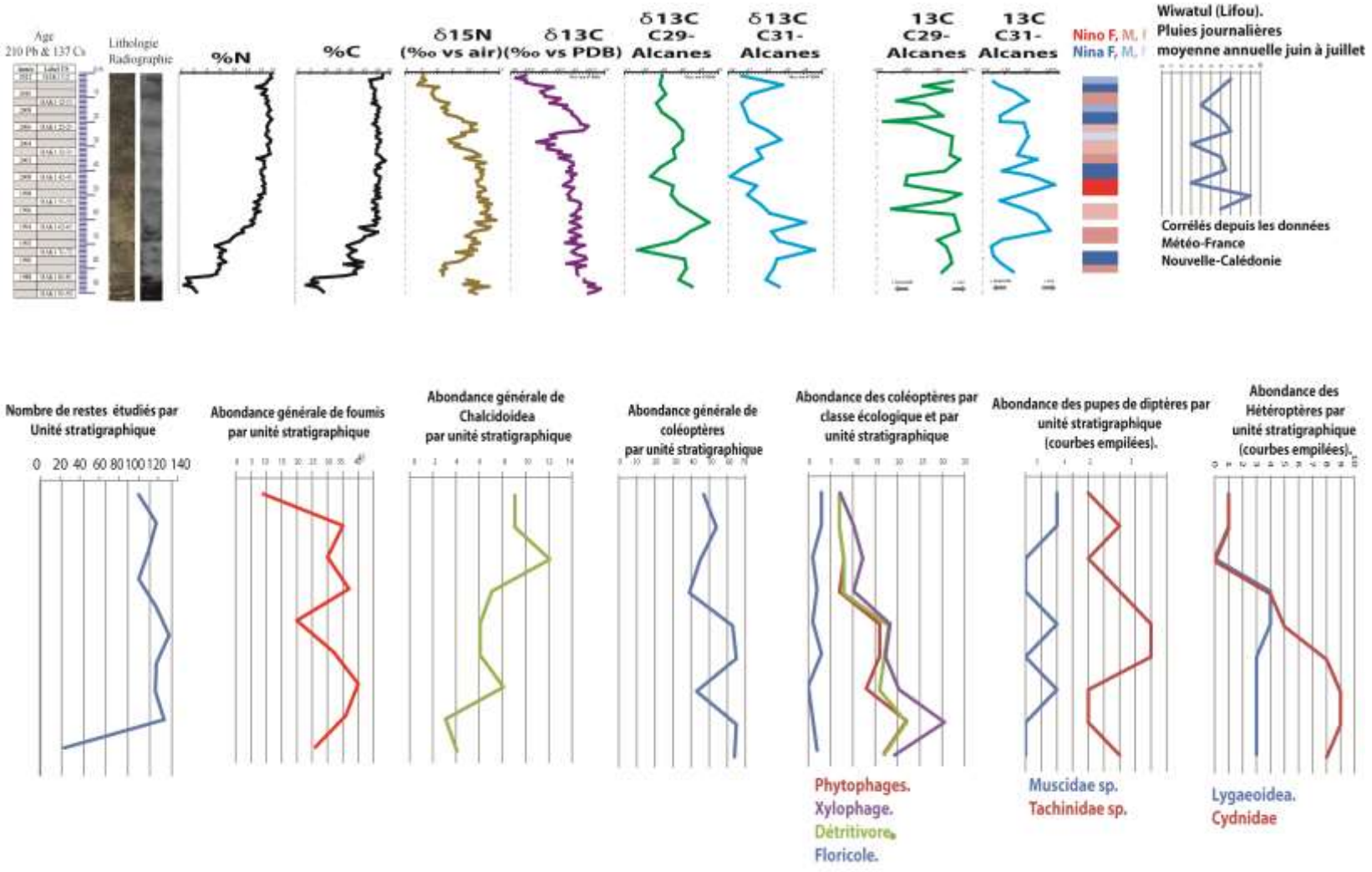



Analyse en composante principale réalisée sur l'ensemble des données lissées

Les ellipses représentent des regroupements de taxons et non représentativité statistique ou des équiprobabilités.

# Annexe 6.

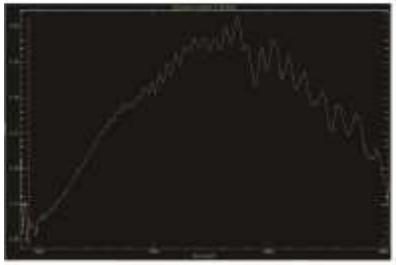
Comparaison de l'ensemble des proxys : matrice de données paléoenvironnementales



# Annexe 7

Spectres infrarouges issus des expérimentations en spectroscopie SWIR sur des fragments d'insectes actuels identifiés.
Sont entourés en rouge les signaux ressemblant à des proteines

© A.Michelin/ J. Rollin / CRCC/ MNHN



8.a Spectre sur elytre gauche de *B.dubia.*



8.b Spectre sur fémur arrière droit de *B.dubia.*



8.c Spectre sur pronotum de *B.dubia.*



8.d Spectre sur extrémité distale de l'élytre droit de *C. cancelatus.*



8.e Spectre sur tibia avant droit de *C.cancelatus.*



8.f Spectre sur sternite 1 ( abdomen) de *C. aurata.*



8. g Spectre sur tête de *C. aurata.*



8.h Spectre sur extrémité distale de l'élytre droit de *C. aurata.*



8.i Spectre sur sternite 1 de *H. abietis.*



8.j Spectre sur extrémité distale de l'étytre droit de de *H. abietis.*



8.k Spectre sur abdomen de G. lacustris.



8.l Spectre sur patte de G. lacustris.

# Annexe 8

Spectres infrarouges issus des analyses en spectroscopie SWIR sur les échantillons provenant des prélèvements CAID-Guacamolé.

Sont entourés en rouge les signaux ressemblant à des proteines.

© A.Michelin/ J. Rollin / CRCC/ MNHN



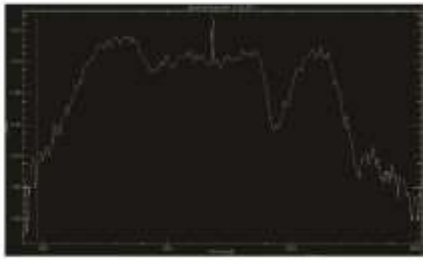
9.a Spectre sur HAK1 51-52



9.b Spectre sur HAK1 62-63



9.c Spectre sur HAK1 82-83



9.d Spectre sur HAK1 91-92



9.e Spectre sur HA (ramassage de surface grotte Hama salle Chiroptère)



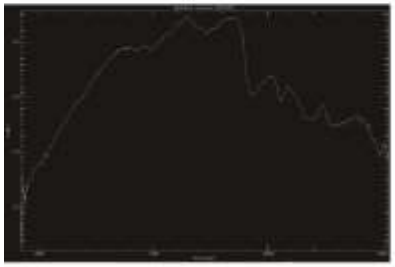
9.f Spectre sur KOUM



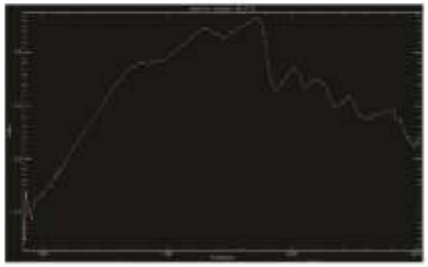
9.g Spectre sur MBK1 0-1



9.h Spectre sur MBK1 0-1



9.i Spectre sur MBK2 0-1



9.j Spectre sur MBK2 1-2



9.k Spectre sur NEA



9.j Spectre sur UHK

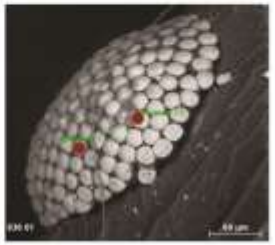
# Annexe 9

Résultats annexes: Présence de phosphate de Calcium dans des yeux de certains taxons présents dans la grotte HAMA (HAK1)

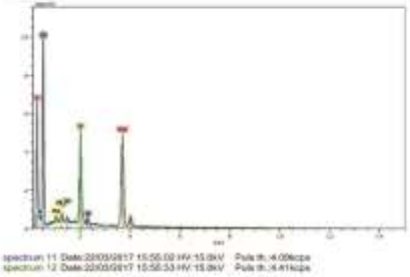
Résultats MEB et EDS (Energy dispersive X ray spectroscopie) © S.Pont / J. Rollin / MNHN



9.a Capsule céphalique de *Pheidole fervens*



9.b Yeux de *Pheidole fervens* *et points analysés*



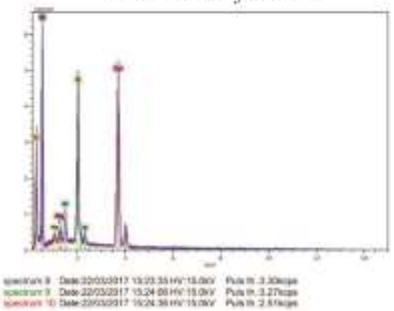
9.c Résultats EDS sur yeux de *Pheidole fervens*



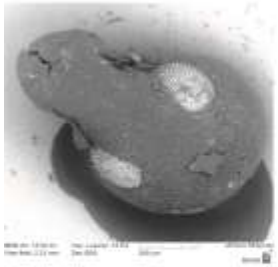
9.d Capsule céphalique de *Lygaeoidea sp2*



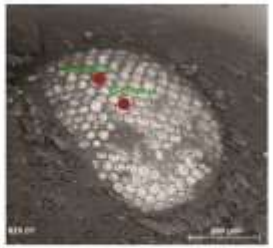
9.e Yeux de *Lygaeoidea sp2* *et points analysés*



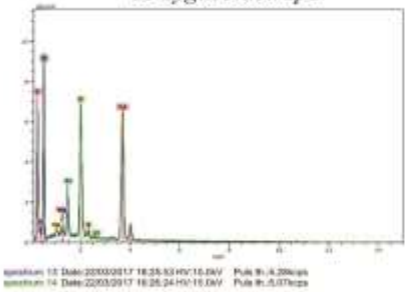
9.f Résultats EDS sur yeux de *Lygaeoidea sp2*



9.g Capsule céphalique de *Cryptorhychinae sp1*



9.h Yeux de *Cryptorhychinae sp1* et points analysés



9.i Résultats EDS sur yeux de *Cryptorhychinae sp1*

Certains des taxons ont permis d'obtenir des résultats annexes.
Le blanc dans leurs yeux trahit la présence d'éléments atomiques plus lourds que le reste des éléments composants la chitine .

L'analyse EDS a permis d'obtenir la composition chimique élémentaire des yeux de ces différents insectes.

Cette analyse atteste la présence, en grande partie, de phosphate de calcium.

Le phosphate de calcium pourrait provenir d'une minéralisation de ces organes au sein même du guano. Cependant, la totalité des yeux (interne) et pas seulement la surface en est composée.
De plus, tous les taxons ne présentent pas tous cette caractéristique.

Les spécimens de collections ne présentent pas la même caractéristique.

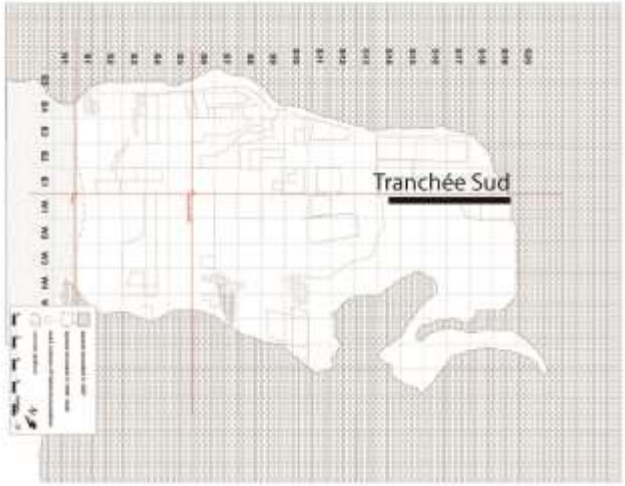
Particularité locale de certaines espèces ?
Taphonomie?

# Annexe 10

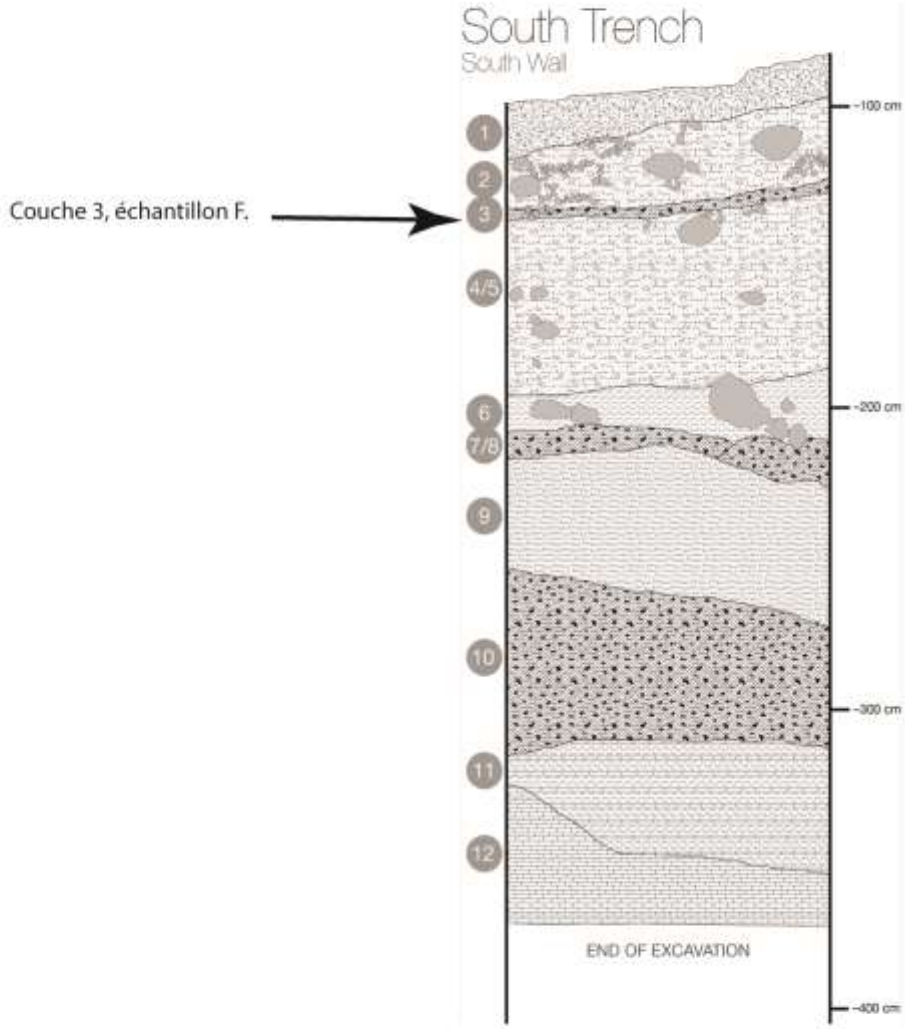
Situation de la grotte de Tabon (Palawan, Philippines), plan et localisation de l'échantillon F, couche 3.




10.a Localisation de la grotte de Tabon.




10.b Plan horizontal de la grotte de Tabon, daprès Choa et al., 2016.




10.c Coupe stratigraphique de la Tranchée Sud- Grotte de Tabon et localisation de l'échantillon F d'où proviennent les restes d'insectes. D'après Choa et al., 2016.

Liste des Annexes CD.

- **Annexe CD A :** Images de la grotte Hama (Lifou)
- **Annexe CD B :** Images de Yaté
- **Annexe CD 1 :** Tableau de données brutes.
- **Annexe CD 2 :** Utilité des prises de vue 3D et vidéo pour l'identification taxonomique [Vidéo]. Contacter l'auteur
- **Annexe CD 3 :** Résultats des indices de Shannon. Contacter l'auteur
- **Annexe CD 4 :** Résultats des profils de dégradation (besoin de zoom pour lecture).
- **Annexe CD 5 :** Résultats des éltrophorèses.
- **Annexe CD 6 :** Corrélation de Spearman sur l'ensemble des données brutes.
- **Annexe 7 :** ACP (cercle des corrélations) effectué sur les données Nombre total d'individus et abondance (Formiceidae, Coleoptera, Chalcidoidea, Hemiptera) les indices de Simpson, indices de Shaonon et la profondeur.
- **Annexe CD 8 :** Classification biologique des échantillons de la grotte HAMA HAK1 en fonction des classes établies avec les unités stratigraphique.
- **Annexe CD 9 :** ACP classant la diversité biologique et la profondeur en fonction de la force des événements ENSO.
- **Annexe CD 10 :** ACP classant la diversité biologique et la profondeur en fonction de la force des événements ENSO : Synthèse.
- **Annexe CD 11 :** Matrice de données paléoenvironnementales : comparaison des proxies (besoin de zoom pour lecture). Contacter l'auteur

# Annexe CD 1

## Tableau de données brutes (taxons identifiés)

Les résultats sont présentés en Nombre Minimum de fréquence qui se base sur le nombre d'éléments anatomique le plus fréquent.

| Ordre | Super-famille Ou Infra-ordre | Famille | Niveau d'identification : Sous-Famille, Tribu, Genre, espèce, morpho-espèce. | HAK1 1-2 | HAK1 12-13 | HAK1 22-23 | HAK1 32-33 | HAK1 42-43 | HAK1 51-52 | HAK1 62-63 | HAK1 71-72 | HAK1 82-83 | HAK1 91-92 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Hymenoptera | Vespoidea | Formicidae | *Pheidole sp1. fervens* | 4 | 12 | 18 | 13 | 10 | 11 | 16 | 12 | 5 | 1 |
| | | | *Tetramorium sp.* | | 12 | 4 | 11 | 3 | 3 | 2 | | 1 | |
| | | | *Pheidole sp.* | | | 1 | | 1 | 3 | | 1 | 2 | |
| | | | *Anochetus graeffei* | | | 1 | | | | | | 1 | |
| | | | *Wasmannia auropunctata* | 2 | | | | | | | | | |
| | | | *Colobopsis sp.* | 3 | 10 | 4 | 10 | 6 | 8 | 17 | 12 | 7 | |
| | | | *Monomorium sp.* | | | 1 | | | | | 3 | 1 | |
| | | | *Camponotus sp.* | | 1 | | | | 5 | 3 | 1 | 6 | |
| | | | *Prionopelta brocha* | | | 1 | 1 | | | 2 | 1 | 2 | |
| | | | *Pheidole megacephala* | | 1 | | 2 | 10 | 2 | | | | |
| | Chalcidoidea | NC | *Chalcidoidea sp.A* | 4 | 5 | 5 | 1 | 2 | 2 | 3 | | 2 | |
| | | NC | *Chalcidoidea sp. B* | | | | | | | | | | |
| | | NC | *Chalcidoidea sp. C* | | | | 1 | 1 | | | | 1 | |
| | | NC | *Chalcidoidea sp. D* | | | | | | | | 1 | | |
| | | NC | *Chalcidoidea sp. E* | | 3 | | | | | 1 | | | |

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | NC | *Chalcidoidea sp. F* | | | | | 1 | 1 | | 1 | | | |
| | | NC | *Chalcidoidea sp. G* | | | | 1 | | 1 | | | | | |
| | | NC | *Chalcidoidea sp.H* | | | | | | | 3 | | | | |
| | | NC | *Chalcidoidea sp.I* | 1 | 1 | 3 | 3 | 1 | | 2 | | | | 1 |
| | | NC | *Chalcidoidea sp. J* | | | | | | | | 1 | | | |
| | | NC | *Chalcidoidea sp. K* | | | 2 | | | 1 | | | | | |
| | | NC | *Chalcidoidea sp.L* | 4 | | 1 | 1 | | | 1 | 1 | 1 | | |
| **Coleoptera** | Curculionoidea | Apionidae | *Apionidae sp.* | | 1 | 2 | 1 | 1 | | 1 | 2 | 3 | | |
| | | Scolytidae | *Scolytidae sp.* | | 1 | | | | | | 1 | | | |
| | | Nemonychidae | *Nemonychidae sp.* | | 1 | | | 1 | | | | | | |
| | | Curculionidae | *Cryptorhynchinae sp. 1* | | | | | | 1 | 1 | 6 | | | |
| | | | *Cryptorhynchinae sp. 2* | | | | 2 | | | 1 | | | | |
| | | | *Erirhininae sp.* | 2 | | 1 | 1 | 10 | 10 | 6 | 7 | 8 | | |
| | | | *Cossoninae sp. 1* | | 1 | 1 | | | | 2 | 5 | 2 | | |
| | | | *Cossoninae sp. 2* | | | | 2 | | | 2 | 1 | | | |
| | | | *Cossoninae sp 3* | | 1 | 3 | | | | | 1 | | | |
| | | | *Derelomini sp.* | 2 | 2 | | 1 | 2 | 1 | | 1 | 3 | | |
| | | | *Entiminae sp.* | | | 1 | | | | | 1 | | | |
| | | | *Curculionidae sp. 1* | | | 1 | | | | | | 1 | | |
| | | | *Curculionidae sp. 2* | | | | | 1 | 1 | | | | | |
| | | | *Curculionidae sp. 3* | | | 2 | | | | | | | | |
| | | | *Curculionidae sp. 4* | | | | | | | 4 | 1 | | | |
| | Chrysomeloidea | Chrysomelidae | *Bruchinae (SF)* | | | | | | | | 3 | | | |
| | Cucujoidea | Nitidulidae | *Epuraea Sp.* | 3 | 3 | 1 | 2 | 1 | 3 | | 1 | 2 | | |
| | Tenebriono | Tenebrionidae | *Sp1* | | | | 1 | 2 | 1 | | | | | |

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | idea | | | | | | | | | | | | |
| | Staohilinoidea | NC | *Sp1* | | | | | | | 3 | | | |
| | | NC | *Sp2* | | | | 1 | | | | 1 | | |
| | Restes de coléoptères non déterminés | | | 36 | 41 | 28 | 25 | 44 | 46 | 21 | 31 | 43 | 12 |
| **Orthopter** | Ensifera | | *Ensifera sp.* | 1 | | | | | | 1 | | | |
| **Dipter** | Muscomorpha | Muscidae | *Muscidae sp.* | 1 | 1 | | | 1 | | 1 | | | |
| | | Tachinidae | *Tachinidae sp.* | 2 | 3 | 2 | 3 | 4 | 4 | 2 | 2 | 3 | |
| **Thysanopter** | Tubulifera | NC | NC | | | | 1 | | | | | | |
| **Blattodea** | Blattoidea Isoptera | Kalotermitidae | *Cryptotermes Probable reine cynocephalus* | | | | | | | 1 | | | |

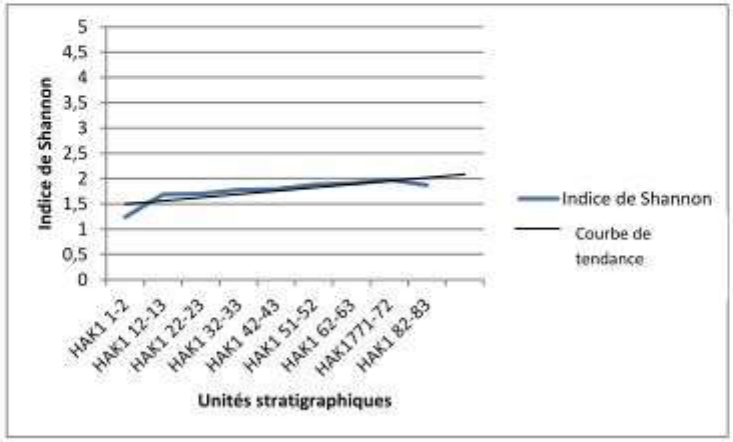
| | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Araneomor** | NC | NC | NC | | | | | | | 1 | | | |
| **Hemiptera** | Heteroptera | Lygaeoidea | *Lygaeoidea sp.1* | 1 | 1 | | 3 | 3 | 3 | 2 | 3 | 2 | |
| | | Lygaeoidea | *Lygaeoidea sp2* | | | | 1 | 1 | | 1 | | 1 | |
| | | Cydnidae | *Macroscytus sp.* | | | | | 1 | 5 | 5 | 4 | 3 | |
| | | Cydnidae | *Adrisa sp.* | | | | | | | 1 | 2 | 2 | |

# Annexe CD 3 : Résultats de calcul des indices de Shannon

Annexe CD 2a : tableau des résultats du calcul des indices de Shannon

| Tableau des résultats : Indice de Shannon<br>Abondance des taxons par US | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Unité stratigraphique** | **HAK1 1-2** | **HAK1 12-13** | **HAK1 22-23** | **HAK1 32-33** | **HAK1 42-43** | **HAK1 51-52** | **HAK1 62-63** | **HAK17 71-72** | **HAK1 82-83** |
| Indice de Shannon | 1.237476 | 1.682157 | 1.697580 | 1.775292 | 1.786596 | 1.880233 | 1.906241 | 1.977282 | 1.867854 |

Annexe CD 2b : graphiques représentant les résultats du calcul des indices de Shannon

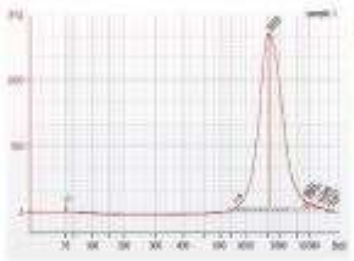


# Annexe CD 4

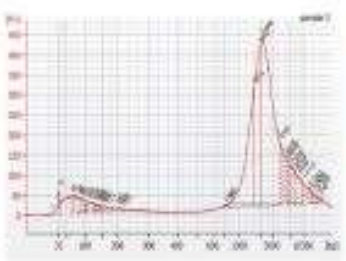
Résultats des profils de dégradation des différents échantillons analysés au Électrophorèse automatisée Bioanalyzer 2100

Echantillon de yaté entre 1000 et 3000 bp/ HAK entre 150 et 2000 bp/ NEA 1000 bp/ MBK 2000bp

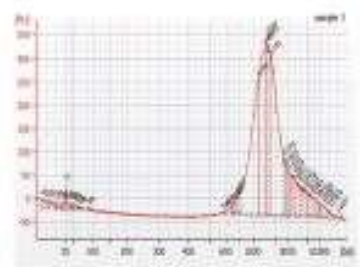
© R. Debruyne/ J. Rollin / SSM/ MNHN



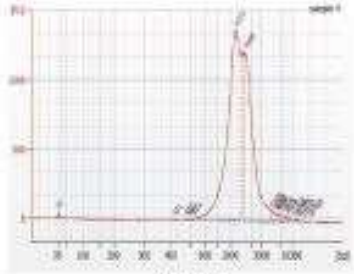
YAT-S 1



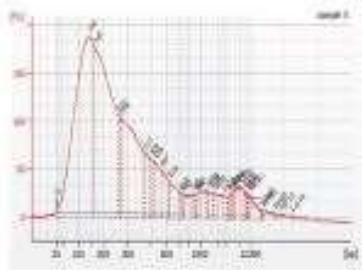
YAT-S 2



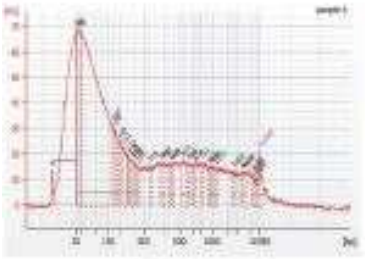
YAT-S 3



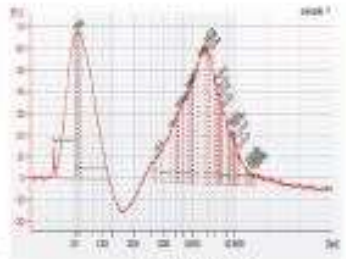
YAT-C



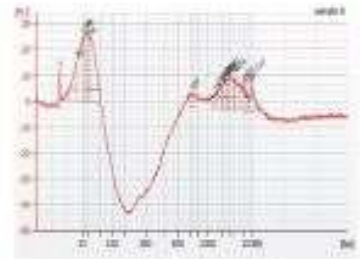
HAK1 1-2



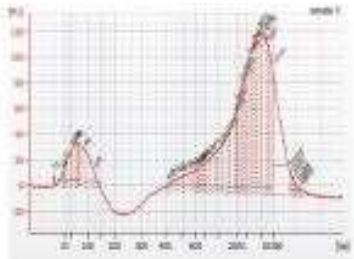
HAK1 12-13



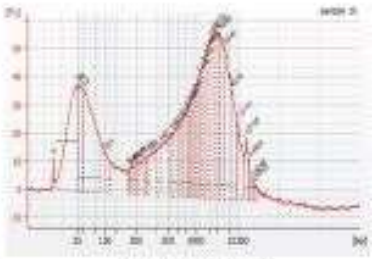
HAK1 22-23



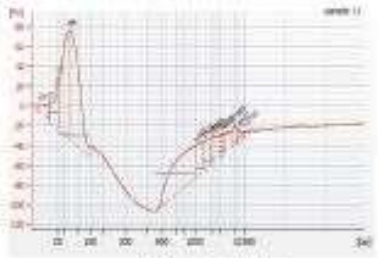
HAK1 32-33



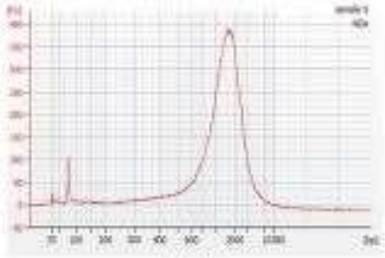
HAK1 42-43



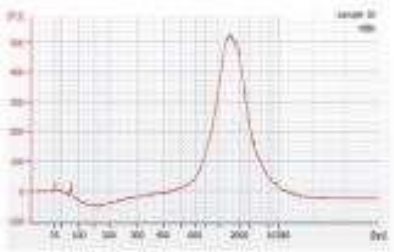
HAK1 51-52



HAK1 62-63



NEA



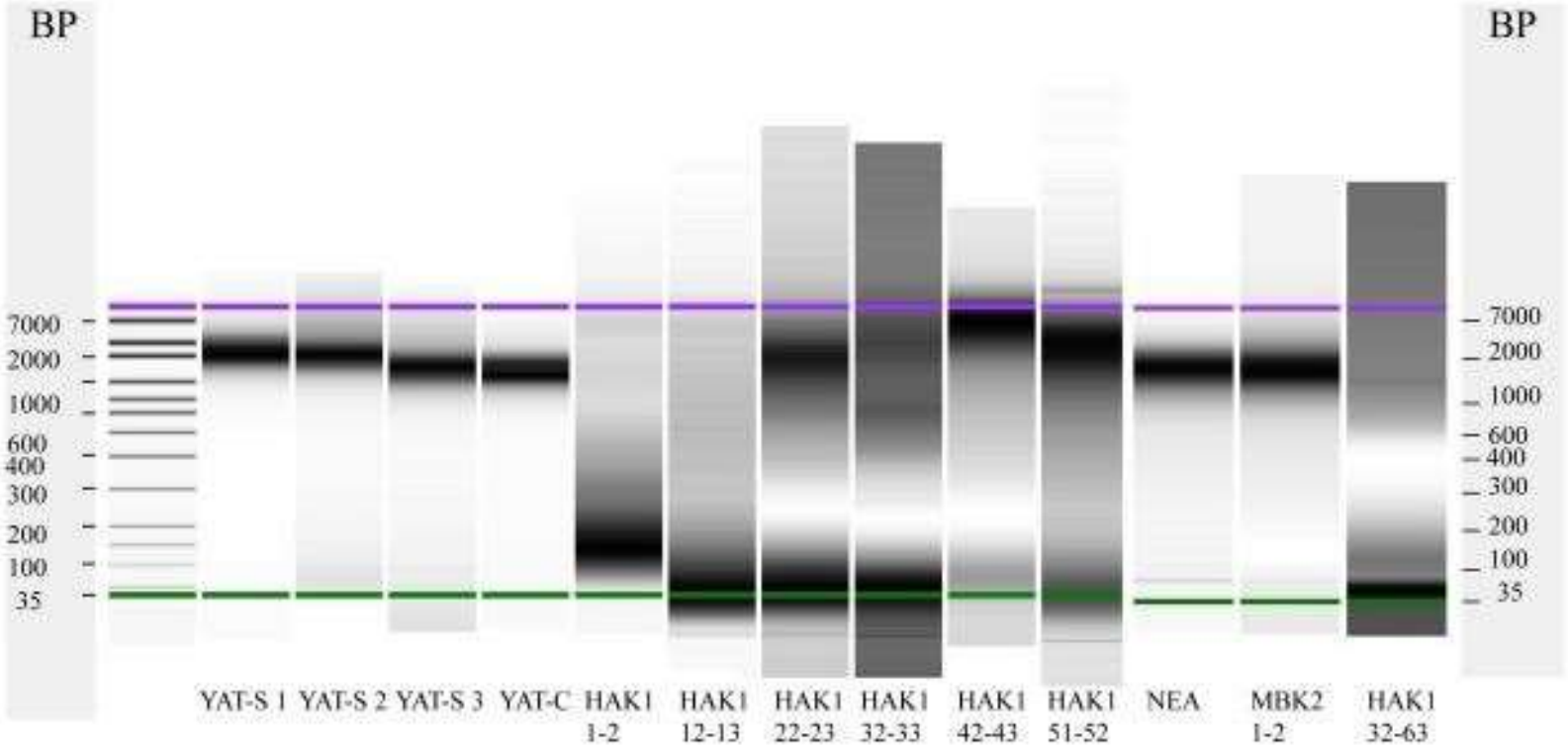
MBK2 1-2

# Annexe CD 5

Résultats des éltrophorèses des différents échantillons analysés Bioanalyzer 2100

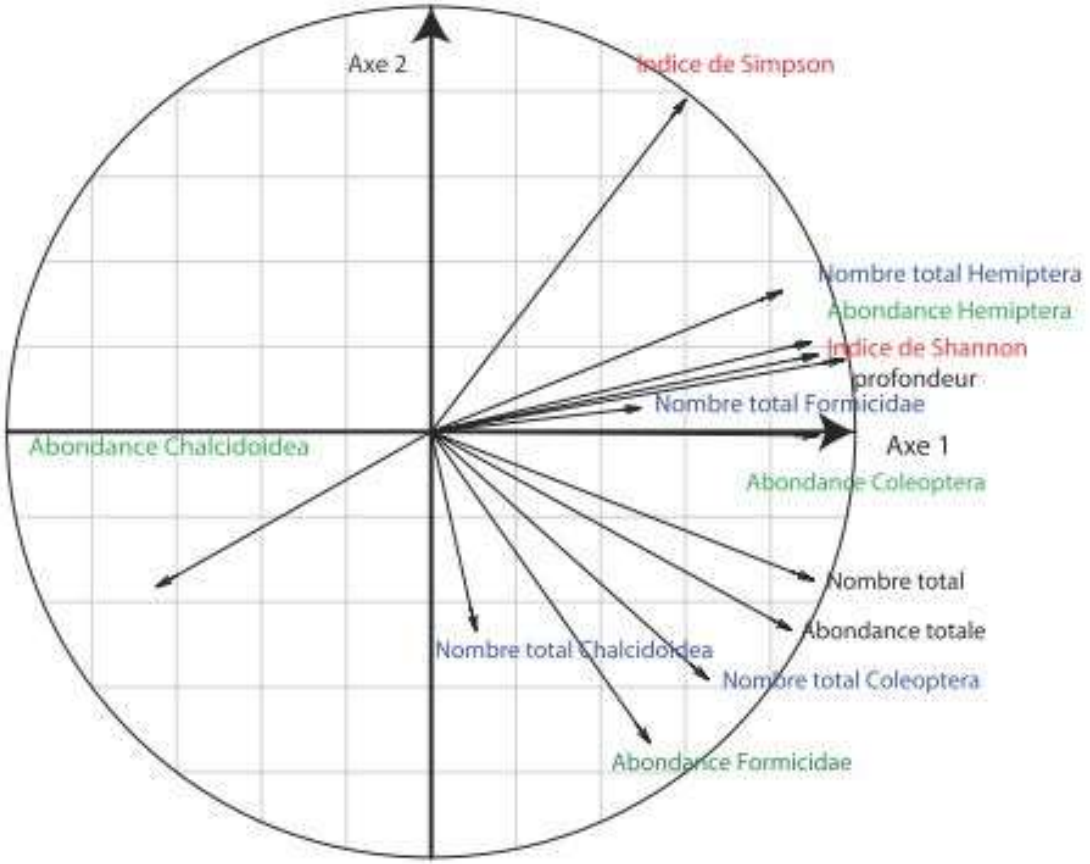
© R. Debruyne/ J. Rollin / SSM/ MNHN

Gel electrophoresis High sensitivity



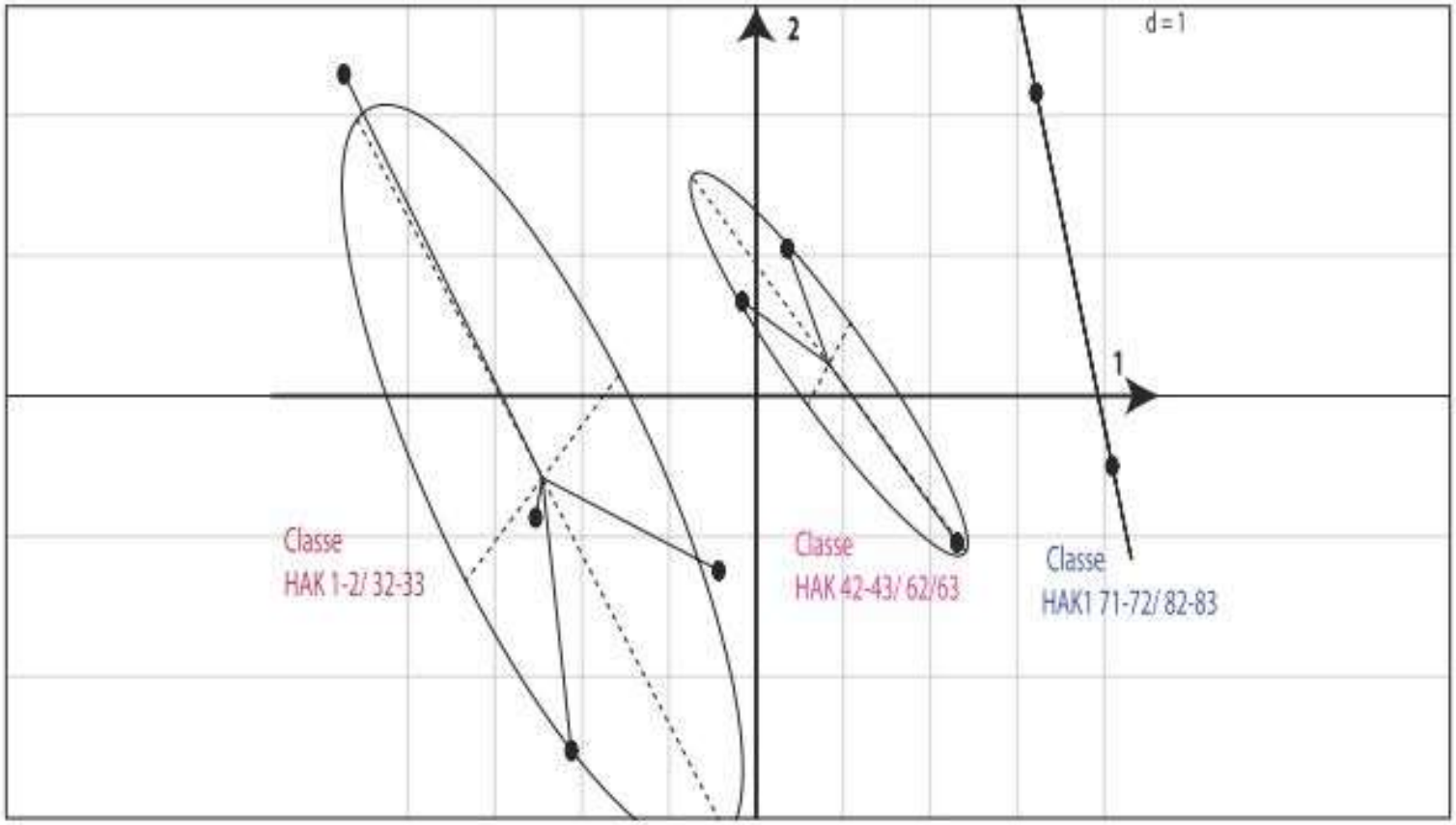
# Annexe 7

ACP (cercle des corrélations) effectué sur les données Nombre total d'individus et abondance (Formiceidae, Coleoptera, Chalcidoidea, Hemiptera) les indices de Simpson, indices de Shaonon et la profondeur. Grotte HAMA HAK1



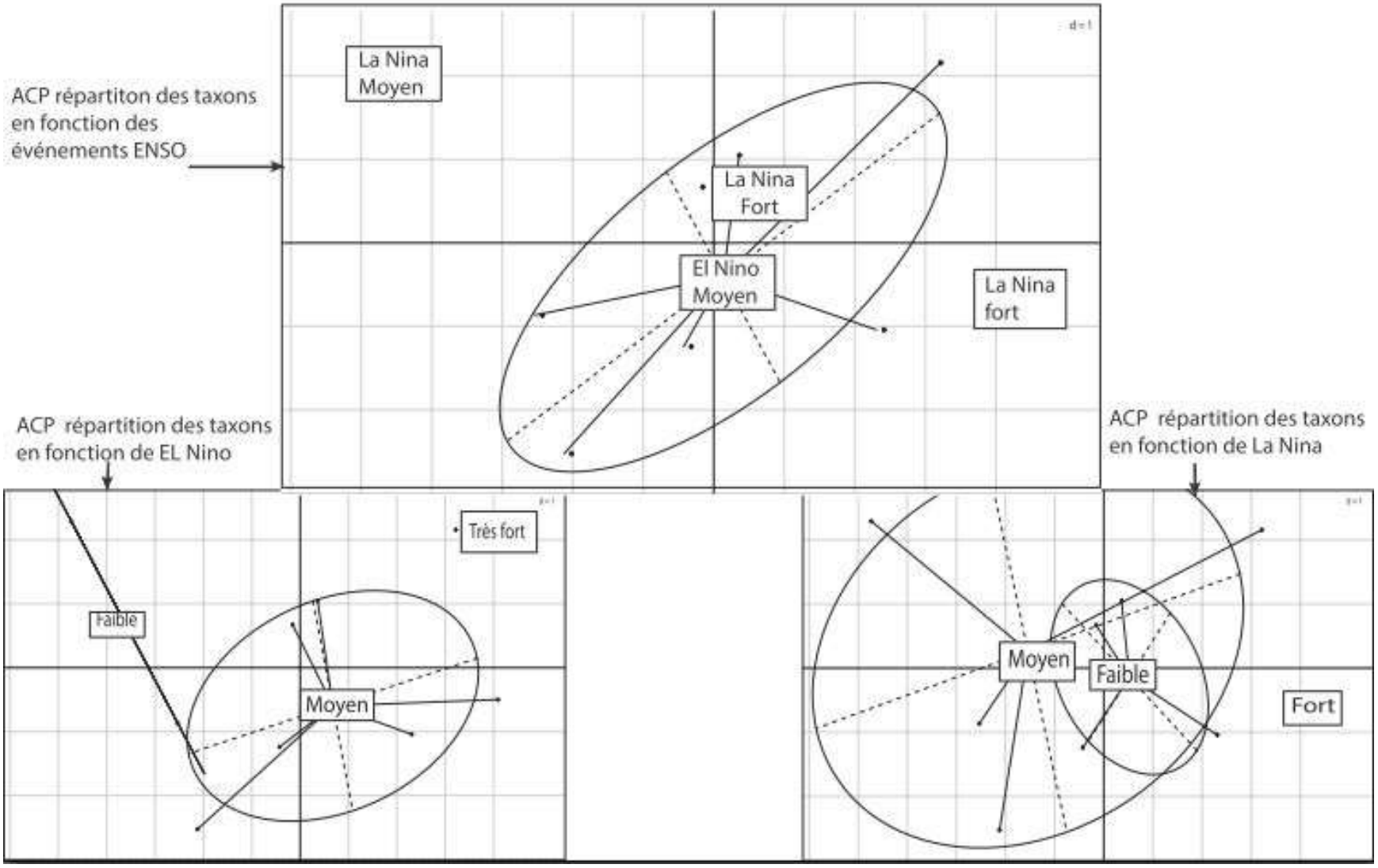
# Annexe 8

Classification biologique des échantillons de la grotte HAMA HAK1
Les données représentes la classification des restes d'insectes en fonction
des unités stratigraphiques et des événements climatique



# Annexe 9

ACP classant la diversité biologique et la profondeur en fonction de la force des événements ENSO



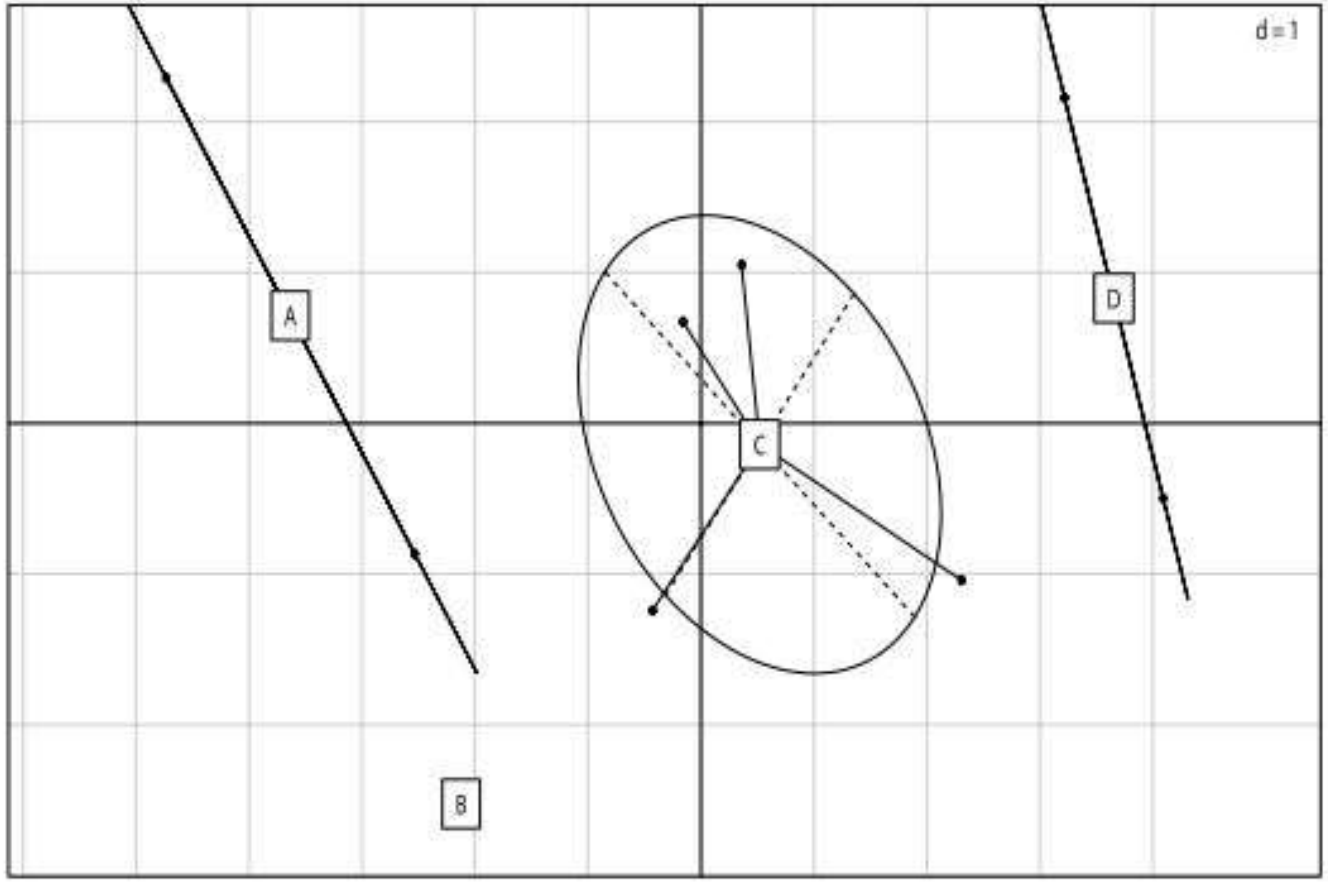
# Annexe 10

ACP classant la diversité biologique et la profondeur en fonction de la force des événements ENSO
Nino compte le plus dans cette ordination et est la principale conséquence de la structure
de la diversité biologique selon la profondeur

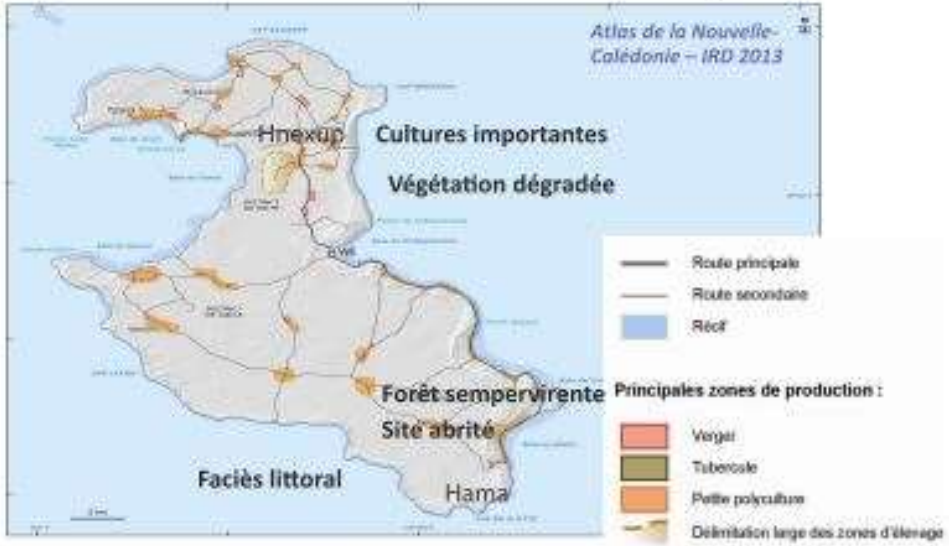
Légende :

| US | El Nino | La Nina | Correspondance dans l'ACP |
|---|---|---|---|
| HAK 1-2 | Faible | Moyen | A |
| HAK 12-13 | Faible | Moyen | A |
| HAK 22-23 | Moyen | Moyen | B |
| HAK 32-33 | Moyen | Faible | C |
| HAK 42-43 | Moyen | Faible | C |
| HAK 51-52 | Moyen | Faible | C |
| HAK 62-63 | Moyen | Faible | C |
| HAK 71-72 | Moyen | Fort | D |
| HAK 82-83 | Fort | Moyen | D |

A= Nino faible et Nina moyen
B=Nino moyen et Nina Moyen
C=Nino moyen et Nina faible
D = l'un des deux est fort.



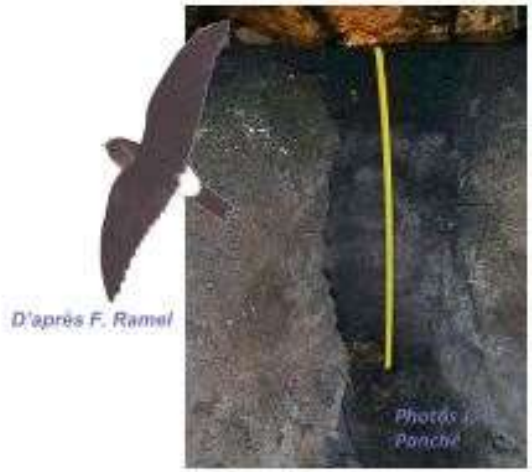
# Annexe CD A
## Images de la grotte Hama (Lifou)
Images © Wirrman *et al.*, 2016




Localisation et type d'environnement proche de la grotte Hama et Hnexup




Environnement proche de la grotte Hama. Terrain de chasse des salanganes




HAMA (HAK) Guano de salangane et salangane




HAMA (HA). Guano de microciroptères et colonie de microchiroptères

# Annexe CD B
# Images de Yaté © Romain Garrouste



Entrée de la grotte de "Yaté" (Touaroo)
grotte dans récif corallien fossile, à 50 m du rivage



Salangane au nid




Colonie de microchiroptère avec guano
au sol (hauteur 4-5 m environ).




Petit tas de guano de la colonie de salanganes
(diamètre environ 60-70 cm, partie foncée centrale humide)



Détail de la colonie de microchiroptères