



HAL
open science

La fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) face à une fourmi dominante du genre *Tapinoma* en milieu insulaire : écologie chimique, comportement et dynamique d'invasion

Laurence Berville

► To cite this version:

Laurence Berville. La fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) face à une fourmi dominante du genre *Tapinoma* en milieu insulaire : écologie chimique, comportement et dynamique d'invasion. Sciences de l'environnement. Aix-Marseille Université, 2013. Français. NNT: . tel-03956610

HAL Id: tel-03956610

<https://hal.science/tel-03956610>

Submitted on 25 Jan 2023

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 4.0 International License

La fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*)
face à une fourmi dominante du genre
Tapinoma en milieu insulaire :
Écologie chimique, comportement et
dynamique d'invasion

Thèse

en vue de l'obtention du grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ D'AIX - MARSEILLE
Faculté des Sciences et Techniques

Discipline : Biologie des populations et Ecologie

Présentée et soutenue publiquement par

Laurence Berville

Le 7 Juin 2013

Directeurs de Thèse : Marielle Renucci & Erick Provost

Ecole doctorale : Sciences de l'Environnement

Jury

Raphaël Boulay	Professeur, IRBI - Université François Rabelais - IRBI (Tours)	Rapporteur
Xim Cerdá	Professeur, CSIC (Séville, Espagne)	Rapporteur
Abraham Hefetz	Professeur, Université de Tel-Aviv (Israël)	Examineur
Hervé Jourdan	Ingénieur de recherche IRD – IMBE (Nouméa, Nouvelle-Calédonie)	Examineur
Alain Lenoir	Professeur Emérite, Université François Rabelais - IRBI (Tours)	Examineur
Frédéric Médail	Professeur, Aix-Marseille Université - IMBE	Examineur
Erick Provost	Chargé de recherche CNRS – IMBE (Marseille)	Co-directeur
Marielle Renucci	Chargée de recherche CNRS – IMBE (Marseille)	Co-directeur

« LA LUZ DEL ENTENDIMIENTO ME HACE SER MUY COMEDIDO »

Federico Garcia Lorca

« RIEN NE RESISTE À L'ACHARNEMENT D'UNE FOURMI »

Victor Hugo

*à Bernadette, Daniel, Denise,
Dominique, Elodie
& Francis.*

Aux familles Berwille & Guizy.



Remerciements

« Soyons reconnaissants aux personnes qui nous donnent du bonheur ; elles sont les charmants jardiniers par qui nos âmes sont fleuries. »

MARCEL PROUST.

Ce travail a été réalisé à L'INSTITUT MÉDITERRANÉEN D'ÉCOLOGIE ET DE PALÉOÉCOLOGIE (IMEP), maintenant INSTITUT MÉDITERRANÉEN DE BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE MARINE ET TERRESTRE (IMBE) à Marseille. J'aimerais exprimer toute ma reconnaissance à Mr THIERRY TATONI pour m'avoir accueillie au sein de l'IMEP il y a déjà plus de 5 ans. J'adresse toute ma gratitude à Mr ERIC VIDAL pour m'avoir accepté dans l'équipe IBBC, maintenant ECIB.

Je tiens tout particulièrement à remercier Mme MARIELLE RENUCCI et Mr ERICK PROVOST, co-directeurs de cette thèse. Merci MARIELLE pour ton temps, ta présence et tous ces conseils pertinents et judicieux qui m'ont été réellement bénéfiques. Merci pour ta patience et pour ton soutien lors de la rédaction de cette thèse. Merci à toi, ERICK, pour ta confiance, ton expérience, pour cette grande liberté d'action et pour m'avoir permis de donner un côté insulaire à ma thèse. Merci à vous, d'avoir accepté de me prendre en stage de Master, me permettant ainsi d'investir le monde de la recherche.

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à messieurs RAPHAEL BOULAY et XIM CERDA pour avoir accepté d'être rapporteurs et de juger cette thèse. Je remercie également sincèrement messieurs ABRAHAM HEFETZ, ALAIN LENOIR, FRÉDÉRIC MÉDAIL et HERVÉ JOURDAN pour avoir consenti à faire partie du jury de thèse.

Ce travail est le fruit de collaborations. Merci aux docteurs OLIVIER BLIGHT, XAVIEZ ESPADALER, ALAIN LENOIR, ABRAHAM HEFETZ, VALÉRIE VOGEL et LAURENT KELLER pour avoir partagé leurs connaissances sur nos articles.

Merci à messieurs PATRICK VIDAL, OLIVIER BLIGHT et PHILIPPE PONEL pour leur participation à mon comité de thèse et leurs suggestions toujours avisées.

Ce travail n'aurait pu être mené à bien sans l'aide de différents financeurs qui m'ont fait confiance : la REGION PACA, l'entreprise ECOMED, le PARC NATIONAL DE PORT-CROS et l'entreprise BAYER.

J'adresse toute ma gratitude à ALICE MÉNAGER et JULIE TANET pour l'aide apportée sur le terrain pendant vos stages. J'espère ne pas vous avoir trop traumatisées en tant que maître de stage.

J'aimerais remercier MARJORIE pour son aide et sa patience lors des corrections de mes articles en Anglais. Merci d'apporter ta touche à mes travaux. Merci ANNIE d'avoir été, dans l'ombre, toujours présente lors de mes démarches administratives.

J'aimerais exprimer ma profonde gratitude à CLAUDE LEBAS, qui, avec son formidable site « clé de reconnaissance des fourmis française » m'a permis de m'initier à la détermination des fourmis. Merci pour votre travail précieux et au plaisir de faire enfin votre connaissance.

La majeure partie de ce travail n'aurait pu être possible sans un grand nombre de personnes sur le terrain, que me pardonnent celles que j'oublie ici.

Tout d'abord, un énorme merci à P. VIDAL du Frioul, pour avoir accueilli sur le Frioul cette petite myrmécologue. Merci de m'avoir fait découvrir tous les coins et recoins de ces nombreuses îles et de m'avoir permis d'y passer plus d'une centaine de jours. Merci à tous les agents du Ceep / Cen Frioul [CHRISTOPHE LAUZIER, LILAS GALLIMARD, LORRAINE ANSELME, MATHIEU IMBERT, P. VIDAL] pour l'aide avec les reines *Messors barbarus* et leurs temps apportés lors de tous ces débarquements. Merci RICHARD pour l'idée de la sortie au Planier ...

Merci à tous les agents du Ceep / Cen Riou [NICOLAS BAZIN, TIMOTHÉE CUCHET, ELODIE DEBIZE, JEAN PATRICK DURAND, ALAIN MANTE & CÉLIA PASTORELLI] pour les nuits Puffins et les sorties Rats. Merci pour les soirées au « cabanon ». Merci NICOLAS pour ton intérêt pour les fourmis.

Merci aux équipes des îles de Port-Cros et de Porquerolles du Parc national de Port-Cros pour m'avoir permis de venir travailler sur l'Archipel des îles d'Or. Merci ANNIE A, ALAIN B, CHRISTEL G, HERVÉ B, ISABELLE M, JEAN-PAUL R, LAURENT M, PASCAL G, ROBERT J, ROSE-ABÈLE V, RICHARD, SERGE M, & PIERRE.

Un grand Merci à PATRICIA RICARD, pour m'avoir accueillie et hébergée sur l'île des Embiez.

Je remercie toutes les personnes formidables que j'ai rencontrées à « l'Arbois » de l'IMBE. Merci pour votre support, vos encouragements et pour le climat sympathique dans lequel vous m'avez permis de travailler. Merci OLIVIER pour avoir toujours été là pour mes « petites questions ». Bon courage et bonne chance pour la suite.

J'adresse mes plus vifs remerciements à MARYSE et MARIANICK. Merci d'avoir pris sous vos ailes cette « Nordiste » dès son arrivée. Merci pour le co-voiturage et pour toutes nos discussions. Merci MARYSE de m'avoir aidée à trouver tous ces colocataires et à toi MARIANICK pour m'avoir trouvé un toit.

Je tiens aussi tout particulièrement à remercier PHILIPPE, pour son soutien, son aide, ses *Tapinoma* originaires de l'autre côté de la Méditerranée et pour nos sorties terrains à la

recherche de nos petites bêtes préférées. Merci pour toutes nos conversations ... tu vois, tu avais tort ... je parle.

Mention spéciale à DANIEL qui m'a aidée à apprivoiser MapInfo ! Je voudrais te remercier pour ton soutien pendant mes périodes de doutes et pour tes multiples encouragements. Merci pour ta patience, toutes tes petites histoires drôles ..., ta bonne humeur, ton accent chantant et ... pour le ravitaillement en saucisson. Au plaisir d'écrire un article avec toi sur les escargots des îles !

Un énorme Merci à JÉRÉMY, pour son aide précieuse dans les démarches administratives lorsque je n'étais encore que cette nouvelle voisine de bureau. Merci à toi, pour toutes ces manifestations qui animent ce petit coin de l'Arbois. Merci pour ta gentillesse, tout simplement.

Merci à FRED G. d'essayer de me faire rire tous les jours ... et je sais que ce n'est pas toujours facile. Je te remercie beaucoup pour ton aide avec mon « urgence informatique » à 24 h du dépôt de ma thèse ! Merci d'être toujours souriant et toujours disponible.

Merci à toi, CORALIE, pour ton aide bénévole sur le terrain comme au labo. Merci AURÉLIE, pour ta bonne humeur, tes choix de restaurants et tes invitations à « visiter » ton île !! Merci à vous deux pour ces moments Rats / Fourmis sur Bagaud. Bon courage à vous pour la suite.

Merci à toute la bande de l'Arbois, AGATHE, ALEX, ALEXANDRE, AURÉLIE, DANIEL, DIANE, ELISE, EMILIE, FRED G, FRED M, HÉLÈNE, JÉRÉMY, MARINE, MORI, NATHALIE, LENKA, SIMON & SOLIMANE pour ces moments partagés, ces séances de rires et de sourires, et pour toutes ces discussions autour d'un café où, nous avons refait le monde... Un merci aux « anciens » YOHAN P, MATHIEU L, THOMAS, SYLVAIN F, PHILIPPE T & LISE R, pour m'avoir accueillie dans ce monde de sudiste. Bon courage aux nouveaux avec leur thèse.

Durant plus de trois années, j'ai partagé ma vie entre le laboratoire et une colocation hétéroclite. Merci DIANE pour avoir partagé ma vie -dans les bons comme les mauvais moments- et surtout pour m'avoir supportée au labo comme à la maison.

J'aimerais remercier, mes « flat mates » pour leurs petites histoires, les repas du bout du monde, vos étonnements sur la vie des Français Merci GEORGES pour ton extrême gentillesse et surtout pour tes questions rafraichissantes. Oui, pour les « blancs », le curling et le bobsleigh sont des sports olympiques☺. Je te souhaite beaucoup de bonheur au Kenya. Merci à SOLIMANE, LOBNA, FATMA et FATIMA pour toutes nos petites discussions. Bon courage pour la suite de vos thèses. Merci à THOMAS, ANNE-EMMANUELLE, LANCE, BRUNO, et GUILLAUME pour leurs compagnies. Ce fut un plaisir de vous accueillir « en una casa de locos ». Un grand merci

à FRED C. pour avoir partagé presque deux ans de colocation avec nous. Bon courage pour la suite de ta thèse.

Un grand Merci aux « Nordistes » de l'IRBI de Tours pour m'avoir accueillie avec sourire et gentillesse à tous mes passages. J'aimerais remercier JEAN-PHILIPPE CHRISTIDÈS pour avoir répondu à toutes mes questions sur les chromatographes en phase gazeuse. Merci pour ton temps. Merci ALAIN L. pour nos petites discussions, pour tous ces échanges d'articles et pour ta gentillesse. Merci au « bureau de Fous » du dernier étage pour leur bonne humeur, leurs idées et animaux bizarres. MÉLANIE B. et GAËLLE B., bon courage avec la fin de vos thèses. En espérant ne pas attendre le prochain congrès pour vous revoir.

Merci à tous mes amis et à toute ma famille, pour ce soutien malgré la distance et les années. Promis je me rattraperai en passant tous vous voir Merci à DANIEL et PATRICK pour avoir partagé ces moments de vie avec une thésarde pas toujours facile. Votre confiance et affection me portent et me guident tous les jours.

À mes grands-parents pour qui tout cela est totalement abstrait. Oui, papy j'ai enfin fini « l'école ». Merci à ma sœur ELODIE pour le soutien et l'idée géniale pour le transport de mes 60 kg de bibliographie. Merci à toi et à AYMERIC pour les fourmis de Madère ... J'aurais tant aimé vous voir « chasser » la fourmi !

Merci à mes parents pour m'avoir poussé à continuer mes études, même si l'étude des fourmis ou des termites ne devaient pas être ce que vous aviez en tête. Merci de m'avoir donné cette liberté dans mes choix personnels, pour l'aide financière et pour le soutien moral. Merci à vous d'avoir consciencieusement relu et décortiqué ma thèse dont le sujet vous était quasiment inconnu.



Aux milliers / millions d'être vivants, morts pour la Science...

Aux sempiternels poseurs de LA question qui angoisse : « tu soutiens quand ? » ...

Table des matières

Remerciements	6
Avant-propos	11
I. INTRODUCTION GÉNÉRALE	13
A. Les fourmis : Facteurs de leurs succès écologiques	13
1. Importance écologique des fourmis	13
2. Organisations sociales et communautaires	15
3. Les principales interactions qui régissent une communauté	17
4. Communication chimique et reconnaissance de l'autre	19
B. Les invasions biologiques	26
1. Définitions & caractéristiques	26
2. Les fourmis invasives et les « Tramp species »	34
3. Les Impacts des fourmis invasives	42
4. Interventions et éradications des populations de fourmis invasives	46
C. La fourmi d'Argentine <i>Linepithema humile</i>	47
1. Présentation et biologie de l'espèce en situation d'invasion	47
2. Historique et localisation de sa dispersion	50
3. Les interactions	56
4. Cas de résistance d'espèces indigènes	60
D. Le genre <i>Tapinoma</i> du bassin méditerranéen	64
1. Espèces méditerranéennes et leur répartition	64
2. Caractéristiques morphologiques et détermination	65
E. Objectifs	72
II. SYSTÉMATIQUE MORPHOLOGIQUE ET CHIMIQUE DES OUVRIÈRES <i>TAPINOMA</i> DU BASSIN MÉDITERRANÉEN	75
Avant-propos :	77
Problématiques :	80
III. EXPANSION DE LA FOURMI D'ARGENTINE : SUPERCOLONIES ET FUSION.	107
Avant-propos :	109
Results	119
IV. SUIVI D'UNE INVASION : RÉSISTANCE LOCALE ET DYNAMIQUE D'EXPANSION	151
Avant-propos :	153
Problématiques :	154
V. CONCLUSION GÉNÉRALE	174
Discussion générale et perspectives	175
VI. ANNEXES :	185
Problématiques :	190
Annexe 1 : Effets de la phéromone d'alarme de <i>T. nigerrimum</i> sur le fourragement des fourmis d'Argentine :	192
Annexe 2 : Article E, Mise en place de protocoles de contrôle de la fourmi d'Argentine (<i>Linepithema humile</i>) sur les îles de Port-Cros et Porquerolles.	196
Annexe 3 : Mise en place de protocoles de lutte contre la fourmi d'Argentine (<i>Linepithema humile</i>) après inventaires myrmécologiques des îles de Porquerolles et Port-Cros (Var, France).	213
Annexe 4 : Etude de la capacité « d'installation » et de « survie » des <i>Tapinoma nigerrimum</i> après contrôle de la densité de fourmi d'Argentine par application continu d'appât toxique.	257
VII. BIBLIOGRAPHIE & INDEX :	264
Bibliographie :	264
Index :	298

Avant-propos

La fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*), originaire d'Amérique du Sud, involontairement introduite par l'homme, a envahi et continue d'envahir, encore aujourd'hui, une grande partie des écosystèmes de type méditerranéen et subtropical du globe. Son introduction dans un nouvel écosystème engendre de nombreux bouleversements écologiques mais aussi économiques. Les études développées dans ce manuscrit s'appuient sur des études antérieures effectuées au sein de l'équipe et se situent dans le prolongement de la thèse d'OLIVIER BLIGHT.

Dans le cadre des invasions biologiques, les résistances biotiques sont souvent les derniers boucliers des écosystèmes. Une hypothèse, jamais testée *in natura*, de résistance de la part d'une fourmi du genre *Tapinoma* face à *L. humile* a été émise par différents auteurs. Pour tester cette hypothèse, nous avons choisi d'expérimenter *in natura* mais aussi en laboratoire. L'objectif principal étant de comprendre dans quelles mesures une espèce de fourmi du genre *Tapinoma*, présente en France, entre en compétition avec *L. humile* et influence le devenir des populations de cette espèce invasive. Avant de rentrer dans le vif du sujet, nous exposerons certaines caractéristiques des *Formicidae*, qui expliquent la réussite écologique de ce groupe. Nous présenterons succinctement les principaux traits connus de la biologie de certaines espèces invasives dont *L. humile*. Enfin, nous établirons un état des connaissances –non exhaustif– des résistances à *L. humile* et en particulier sur le rôle du genre *Tapinoma* présent dans le bassin méditerranéen.

Nos terrains d'études privilégiées ont été, outre des sites du littoral méditerranéen, des îles provençales situées face au littoral envahi par les fourmis d'Argentine. Nos inventaires myrmécologiques insulaires montrent la présence de la fourmi d'Argentine sur trois d'entre elles. Parmi celles-ci, deux présentent également des espèces du genre *Tapinoma*. Cependant, la discrimination des espèces du genre *Tapinoma* du bassin méditerranéen est difficile et est sujette à controverse. Notre première étude a donc eu pour but de discriminer de façon certaine ces espèces. Après avoir résumé les principaux travaux traitant des espèces de *Tapinoma*, nous présenterons des outils chimiques et morphologiques permettant une discrimination sûre de certaines espèces du genre. Cette discrimination des *Tapinoma* nous permettra d'établir une base pour la suite de nos travaux. La connaissance de la distribution de ces espèces, ainsi que celle de la fourmi d'Argentine, est nécessaire pour établir leurs préférences d'habitats. Quelle est la situation de *L. humile* dans la zone d'invasion, le long du littoral de Provence et en milieu insulaire ? À la suite des travaux de BLIGHT et *al.* (Blight *et al.*, 2010b), mettant en évidence

l'existence de 2 supercolonies, nous caractériserons la structure sociale des populations de *L. humile* sur une partie du littoral français, par des approches chimiques, comportementales (tests d'agressivité) et génétiques (collaboration avec V. VOGEL et L. KELLER). Puis, nous étudierons les interactions des fourmis d'Argentine à la frontière de ces deux supercolonies.

Sur l'île de Ratonneau, nous avons découvert un front naturel entre une *Tapinoma* et *L. humile*. Cette zone de front va nous permettre d'établir un suivi sur plusieurs années du front d'invasion et ainsi connaître les interactions entre ces espèces dominantes. Des expériences comportementales en laboratoire permettront d'avoir une approche plus fine des interactions entre ces deux espèces.

Dans le chapitre conclusif, nous mettrons en exergue, d'une part, les données acquises sur le genre *Tapinoma* et d'autre part, celles sur la structure sociale de *L. humile*. Ensuite, nous résumerons leurs caractéristiques comportementales lorsqu'elles sont en présence l'une de l'autre. Enfin, nous montrerons l'importance d'un suivi des populations de *L. humile* dans le cadre de la conservation des milieux insulaires et nous proposerons de nouvelles pistes à explorer afin d'améliorer les méthodes de lutte contre cette espèce invasive.

Un dernier aspect, sera abordé en annexe : il s'agit d'études préliminaires sur les capacités d'un appât toxique à diminuer le nombre de nids de fourmis d'Argentine dans une zone donnée avant un possible transfert de nids de *Tapinoma*.

I. Introduction générale

S'il existe un animal omniprésent, aussi aisément observable qu'attrapable et communément reconnu, c'est bien la fourmi. Une fourmi *Gerontofornica cretacica* piégée dans de l'ambre du Crétacé, vient d'être retrouvée dans les Charentes. Cette fourmi prouve que la diversification des Formicinae est antérieure à celle des plantes à fleurs, il y a plus de 100 millions d'années (Nel et al. 2004)

A. Les fourmis : Facteurs de leurs succès écologiques

1. Importance écologique des fourmis

a. Omniprésence

Des déserts arides aux zones urbanisées, des terres cultivées aux forêts primaires, du cercle polaire avec les fourmis des forêts finlandaises (Holldobler & Wilson, 1994) aux régions équatoriales, tout semble favorable à l'installation des fourmis. Seules quelques îles sont dépourvues de fourmis endémiques (Passera & Aron, 2005). Par la diversité de leurs mœurs, de leurs organisations sociales et en spécialisant leurs comportements, les fourmis parviennent à occuper des niches écologiques distinctes à travers de nombreux écosystèmes terrestres (Holldobler & Wilson, 1994). Actuellement, 15 639 espèces et sous-espèces de fourmis sont répertoriées dans le monde (antweb.org). La grande majorité de ces espèces se trouvent sous les tropiques. En Amérique du sud et dans les Antilles on compte -dans l'état actuel de nos connaissances- 2 233 espèces (Folgarait, 1998). Un seul arbre de la forêt amazonienne au Pérou compte 43 espèces, soit autant que pour le Luxembourg [49 espèces : (Europaea, 2013)]. L'Europe n'est pas en reste pour autant et compte entre 429 et 637 espèces de fourmis (Europaea, 2013; Passera & Aron, 2005), soit plus que l'ensemble des mammifères terrestres et aquatiques (Macdonald) ($\approx 200/220$ espèces), des reptiles et amphibiens d'Europe (Arnold & Ovenden, 2010) (≈ 228 espèces).

Les fourmis ont donc une diversité spécifique importante, à laquelle s'ajoute parfois une forte densité par colonie. À elles seules, trois espèces de fourmis arboricoles africaines comptent 47 millions d'individus/hectare (Baroni Urbani et al., 1978). Aux États-Unis, une espèce de fourmi invasive, *Linepithema humile* compte 200 millions d'ouvrières et 130 000 reines par hectare (Horton, 1918). On estime que les fourmis ont, à chaque instant, sur l'ensemble de la planète, une population oscillant entre 1 et 10 millions de milliards d'individus. Même si une fourmi ne pèse en général que 1 à 10 mg, la biomasse de la

myrmécofaune excède la biomasse des hommes (Hölldobler & Wilson, 1990; Passera & Aron, 2005). Dans la forêt amazonienne, leur poids sec représente quatre fois celui des vertébrés terrestres (mammifères, oiseaux, reptiles, amphibiens) (Holldobler & Wilson, 1994). Par leur nombre et leur comportement, elles ont donc un rôle écologique important : ce sont des espèces « clés de voûte » ou « Keystones species » (Hölldobler & Wilson, 1990).

b. Rôles écologiques

Grâce à leur nombre, les fourmis exercent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes (Wilson, 1987) et conditionnent la vie de certaines espèces animales et végétales (Holldobler & Wilson, 1994). Certaines fourmis assurent la dispersion de nombreuses espèces végétales en perdant des graines lors de leur transport jusqu'au nid. Elles consomment plus de 90% des animaux morts qui ont une taille comparable à la leur et sont les principaux prédateurs des insectes et des araignées (Hölldobler & Wilson, 1990). En Allemagne, en 1952, WELLENSTEIN estime entre 8 et 14 millions le nombre d'insectes capturés par les ouvrières d'un seul nid d'importance moyenne de *Formica polyctena* (Wellenstein, 1952). Ces fourmis maintiennent de véritables « îles vertes » autour de leurs nids en capturant et consommant les chenilles défoliatrices (Passera & Aron, 2005; Wellenstein, 1952). Elles participent ainsi au maintien de la forêt. Au Mexique, dans les champs de blé et les plantations cacaoyères, on trouve un grand nombre de nids d'*Ectatomma spp.* (2 700 à 11 200 nids/ hectare). Leurs ouvrières capturent environ 260 millions de proies/hectare/an (Lachaud *et al.*, 1996; Passera & Aron, 2005). En accumulant dans leurs nids les restes des animaux et des plantes qu'elles consomment, les fourmis contribuent à enrichir les sols (carbone, azote et phosphore). En Argentine, les ouvrières de *Camponotus punctulatus* remuent 2 100 kg de terre/hectare/an, contribuant ainsi de manière importante à la redistribution des sols (Folgarait, 1998). Certaines fourmis remuent plus de terre que les lombrics (Lyford, 1963) et, ce faisant, maintiennent en circulation de grosses quantités de nutriments, essentiels aux écosystèmes terrestres (Holldobler & Wilson, 1994).

La présence de certaines fourmis peut modifier complètement un paysage. Ainsi, les espèces moissonneuses du genre *Pogonomyrmex*, originaires d'Amérique du sud, construisent de grands dômes avec une importante quantité de terre excavée. Ces dômes sont dépourvus de végétation et peuvent atteindre un rayon de 2,7m. Vivant dans des zones arides, ces fourmis modifient sensiblement, par leurs travaux de « terrassement », les caractères chimiques du sol. À cela s'ajoute la densité des nids, qui peut être très importante. Ainsi, jusqu'à 20% de la surface du sol peut être dépourvue de végétation (MacMahon *et al.*, 2000). Pour ces raisons, les fourmis sont considérées comme de véritables ingénieurs des écosystèmes.

Les fourmis font partie des organismes dominants de la planète par leur répartition, leur abondance et leur impact sur la vie des autres constituants de la biomasse (Hölldobler & Wilson, 1990). Le caractère social de ces insectes semble être la raison de leurs succès écologiques. Leur petite taille est compensée par leur nombre et leur collaboration à toutes épreuves (Hölldobler & Wilson, 1994). Les fourmis arrivent ainsi à effectuer des tâches qu'un insecte solitaire de leur taille ne peut réaliser.

2. Organisations sociales et communautaires

L'existence d'une coopération dans la réalisation des tâches est un caractère commun aux organismes sociaux. Lors de cette coopération, chacun des individus du groupe acquiert un bénéfice. Certains animaux, comme les fourmis, ont un mode de socialité encore plus poussé.

a. *Eusocialité*

Les fourmis font partie des animaux ayant développé un mode de vie de type eusocial (authentiquement social) comme certaines abeilles (certains Apidae & Halictidae), certaines guêpes (quelques Sphécidae et Vespidae) et tous les termites (Isoptera). Les insectes eusociaux forment des sociétés souvent complexes, mises en place grâce à la combinaison de trois caractères biologiques (Michener, 1969; Wilson, 1971):

- la cohabitation d'au moins deux générations d'adultes dans un même nid. Si bien que les descendants aident leurs parents pendant une partie de leur vie,
- la coopération lors des soins portés aux jeunes par les adultes,
- et une division de la colonie en caste : une caste « royale » reproductrice et une caste d'« ouvrières » non reproductrice.

Il existe donc un biais reproducteur en faveur de certains individus. Les ouvrières contribuent à l'élevage des jeunes aux dépens de leur propre reproduction (Crozier, 1979). Ce comportement est désigné sous le nom d'altruisme de reproduction (Hamilton, 1964). La division en caste reproductrice et non-reproductrice de la colonie permet une séparation des tâches. Là où les reines sont à l'abri des prédateurs dans le nid, pérennisant ainsi la colonie, les ouvrières effectuent les tâches courantes de soins au couvain (Hölldobler & Wilson, 1994; Hölldobler & Wilson, 1990) et celles dangereuses de récolte de la nourriture. La perte d'ouvrières récolteuses n'a quasiment aucune incidence sur la colonie. Elles seront rapidement remplacées par des sœurs. Tant que la reine vit, la colonie continuera à exister (Hölldobler & Wilson, 1990; Passera, 2006; Passera & Aron, 2005).

b. Organisation des communautés

Les différents genres et espèces de fourmis se différencient par leur morphologie, la taille de la colonie, leurs comportements et par certains caractères de leur biologie tels que le rythme d'activité, le régime alimentaire, le mode de dispersion, le choix des sites de nidification... (Bernard, 1968, 1983; Holldobler & Wilson, 1994; Hölldobler & Wilson, 1990; Passera, 2006; Passera & Aron, 2005). Ces différentes caractéristiques vont leur permettre d'exploiter différentes niches écologiques. Le succès écologique d'une espèce sera plus ou moins important selon les interactions avec les autres espèces de la communauté et le milieu considéré. Leur place dans la communauté dépendra de l'importance de ce succès écologique. Cet assemblage de la communauté est dit organisé lorsque leurs interactions entre individus se traduisent par un assemblage trop régulier pour être le fruit du hasard (Davidson, 1998; Savolainen & Vepsalainen, 1988). Les espèces constituant une communauté peuvent être classées suivant leurs traits fonctionnels ; d'espèces dominantes aux espèces subordonnées (Hölldobler & Wilson, 1990). Ces classifications sont basées suivant l'abondance des individus dans une colonie, leurs comportements interspécifiques ainsi que leurs habiletés à trouver et monopoliser les ressources alimentaires.

- Les espèces dominantes

Le comportement d'agressivité exprimé par un individu à l'encontre d'un ou de plusieurs intrus présents sur son territoire (comportement territorial) se manifeste chez la plupart des espèces de fourmis. Les espèces les plus abondantes avec des colonies de grandes tailles -réparties en un ou plusieurs nids- sont généralement les espèces dominantes (Davidson, 1998). Ces espèces dominantes tolèrent sur leur territoire les espèces subordonnées mais vont exclure les autres dominantes (Leston, 1978; Majer, 1976). Ce phénomène va générer une répartition des dominantes en un assemblage du type « patchwork » (Majer, 1976; Passera & Aron, 2005; Room, 1971).

En général, la territorialité varie depuis une zone très restreinte autour de l'entrée du nid, jusqu'au territoire dans son ensemble (Savolainen & Vepsalainen, 1989). Les espèces protégeant l'ensemble de leur territoire sont des « dominantes territoriales ». Ces espèces défendent de manière absolue leur territoire face aux intrus inter- ou intra-spécifiques (ex : espèces arboricoles). La « dominance comportementale » est la capacité des fourmis à s'imposer lors d'une compétition interspécifique^a grâce à des capacités supérieures au combat

^a Interactions entre individus qui appartiennent à des espèces différentes

et/ou de recrutement^a (Schoener, 1983). La « dominance numérique » est la supériorité d'une espèce face à une autre en nombre d'individus et/ou en masse (Davidson, 1997). On parle de « dominance écologique » lorsqu'une espèce combine les deux précédentes dominances. Cette dominance écologique concerne surtout les espèces invasives (Davidson, 1998; Hölldobler & Wilson, 1990).

- Les espèces non-dominantes ou opportunistes

Les espèces opportunistes ou « non-dominantes » persistent dans les milieux en découvrant plus rapidement les sources de nourriture. Cependant, elles ne peuvent défendre cette ressource alimentaire face aux espèces dominantes (Wilson, 1971). Ces espèces sont généralement organisées en petites sociétés (Hölldobler & Wilson, 1990).

Des espèces exploitant les mêmes ressources coexistent dans une même communauté par un équilibre, ou « *trade off* », entre leur capacité à découvrir les ressources et celle à contrôler ces ressources (Davidson, 1998; Fellers, 1987). D'autres facteurs comme la température ou l'humidité peuvent également expliquer la coexistence d'espèces exploitant les mêmes sources de nourriture, car les dominantes sont généralement moins tolérantes aux fortes températures (Cerdeira *et al.*, 1998).

3. Les principales interactions qui régissent une communauté

Au sein d'une communauté, l'organisation des espèces dépendra de leurs interactions au niveau interspécifique et/ou au niveau intraspécifique^b. Ces interactions peuvent être de plusieurs natures : prédation, parasitisme, commensalisme, mutualisme et compétition.

a. Compétitions

Il y a compétition quand « deux ou plusieurs espèces luttent pour l'exploitation des ressources communes (ou présentes en quantité limitée) ou si ces ressources ne sont pas limitantes, quand, en les recherchant, les organismes en concurrence se nuisent » (Lévêque & Mounolou, 2008). On distingue deux grands types de compétition (Hölldobler & Wilson, 1990). La « *compétition d'exploitation* », lorsque l'exploitation des ressources par l'un des

^a Comportement de coopération caractérisé par une montée graduelle en nombre des ouvrières sur l'aire de récolte ou pour la défense du nid

^b Interactions entre individus qui appartiennent à la même espèce.

concurrents diminue leur disponibilité pour l'autre, entraînant une action indirecte entre les individus en concurrence (Passera & Aron, 2005). Et la « *compétition par interférence* » lorsque le mode de compétition implique une concurrence directe (Passera & Aron, 2005). Cette compétition est de deux sortes : l'une interdisant à l'autre l'accès à la nourriture soit par un comportement de type agressif (*compétition par interférence active*), ou par l'intermédiaire de substances chimiques (*compétition par interférence passive*). Certaines espèces marquent en effet leur territoire ou leurs ressources avec des substances répulsives (Leston, 1978).

Pour chaque espèce, la fréquence des interactions par compétition va dépendre de son caractère généraliste ou spécialiste^a, ainsi que des compétiteurs potentiels. Pour une espèce spécialiste, la diversité et le nombre des compétiteurs sont moindres, tout comme la ressource. Les espèces généralistes devront, elles, s'opposer à un plus grand nombre de compétiteurs potentiels. En contrepartie, elles vont pouvoir exploiter un plus grand nombre de ressources (Hölldobler & Wilson, 1990). La défense des ressources conditionne les relations de compétitions entre fourmis, mais d'autres paramètres jouent un rôle dans cette organisation, tels que la température (Cerdea *et al.*, 1998), l'humidité et/ou la pression des parasites et des pathogènes (Feener, 2000).

b. Confrontation : moyens de défense et d'attaque

Lorsque deux fourmis non apparentées se rencontrent près du nid de l'une d'entre elles, il s'ensuit immédiatement un comportement agressif de défense du territoire (Fresneau & Errard, 1994). L'arsenal des moyens de défense ou d'attaque dont les fourmis disposent est très varié. Chez la plupart des espèces, le comportement d'agressivité que l'on observe le plus fréquemment est la morsure. La sous-famille des *Dolichoderinae* (tout comme les *Formicinae*) a perdu le caractère morphologique « ancestral » qu'est l'aiguillon. Les *Dolichoderinae* n'injectent pas le venin mais le déposent sur leurs adversaires (Bernard, 1968; Hölldobler & Wilson, 1990). Les *Formicinae*, quant à elles, le projettent (Bernard, 1968; Hölldobler & Wilson, 1990). Les comportements d'évitement, les stratégies de recrutement lors d'un combat doivent aussi être pris en compte (Hölldobler & Wilson, 1990). Le mode le plus élaboré de recrutement est le « *recrutement de masse* (Passera & Aron, 2005) ». Après avoir découvert un intrus, certaines ouvrières retournent au nid en déposant une piste chimique ou émettent des phéromones d'alarme. D'autres ouvrières détectent la piste ou la phéromone et rejoignent l'émettrice. Le recrutement et la coopération nécessitent donc un moyen de communication efficace impliquant un grand nombre de signaux qui amènent les individus d'une même

^a qui n'exploite qu'un type de ressource

société à se reconnaître et se rassembler dans le but d'accomplir une tâche particulière (Hölldobler & Wilson, 1990).

4. Communication chimique et reconnaissance de l'autre

Les nombreuses interactions intra- et inter- spécifiques et l'altruisme entre membres d'une même colonie nécessitent de distinguer, les individus partageant le nid, des étrangers au nid. Cette distinction doit permettre aux seuls congénères d'avoir accès aux jeunes, à la reine et aux réserves de nourriture (Blomquist & Bagnères, 2010).

a. Les phéromones :

De nombreuses études montrent (Blomquist & Bagnères, 2010; Howard, 1993; Provost *et al.*, 2008) que l'identification des congénères et des castes s'effectue par contacts antennaires, suggérant que l'information est de nature chimique. Ce système de reconnaissance chimique est complexe et basé sur l'olfaction et la diffusion de molécules odorantes permettant la communication entre individus de même espèce et/ou d'espèces différentes (Blomquist & Bagnères, 2010; Provost *et al.*, 2008) (*Figure 1*). Parmi les molécules actives, on distingue deux catégories : celles qui viennent de l'environnement et celles qui ont pour origine d'autres êtres vivants (composés sémiochimiques : *Figure 1*).

Chez les insectes et plus particulièrement chez les fourmis, il existe différents types de phéromones (*Cf. Définitions & Figure 1*) nommées en fonction de leur action (Hölldobler & Wilson, 1990). Ces messages olfactifs sont nécessaires à la réalisation de tous les aspects de la vie sociale. Les *phéromones d'alarme* alertent, attirent ou dispersent les congénères suivant la nature de l'évènement et de la concentration utilisée. Les *phéromones de recrutement* sont émises pour attirer d'autres ouvrières en un endroit précis (Hölldobler & Wilson, 1990; Passera & Aron, 2005). Les *phéromones territoriales* sont impliquées dans le marquage de l'aire de fourrage et autour du nid (Grasso *et al.*, 2005). Les *phéromones d'agrégation* sont responsables du regroupement des ouvrières entre elles et autour de la reine (Cariou-Etienne, 1993; Cariou-Etienne *et al.*, 1992; Cariou-Etienne & Passera, 1993).

DÉFINITIONS :

Les **molécules odorantes**, ou **semiochimiques** sont des molécules organiques, plus ou moins volatiles, synthétisées puis émises par un individu qui modifient le comportement et/ou la physiologie des autres individus qui les perçoivent (Figure 1).

Lors d'une communication entre individus d'espèces (animales ou végétales) différentes, les vecteurs de cette communication sont des substances **allélochimiques**. Elles-mêmes classées en deux principaux groupes :

- Si l'**émetteur** tire un bénéfice de leur diffusion : ce sont des **Allomones**
- Si le **récepteur** tire un bénéfice de la diffusion de la substance : ce sont des **kairomones**

Lors d'une communication chimique entre individus d'une même espèce, on parle de **phéromone**.

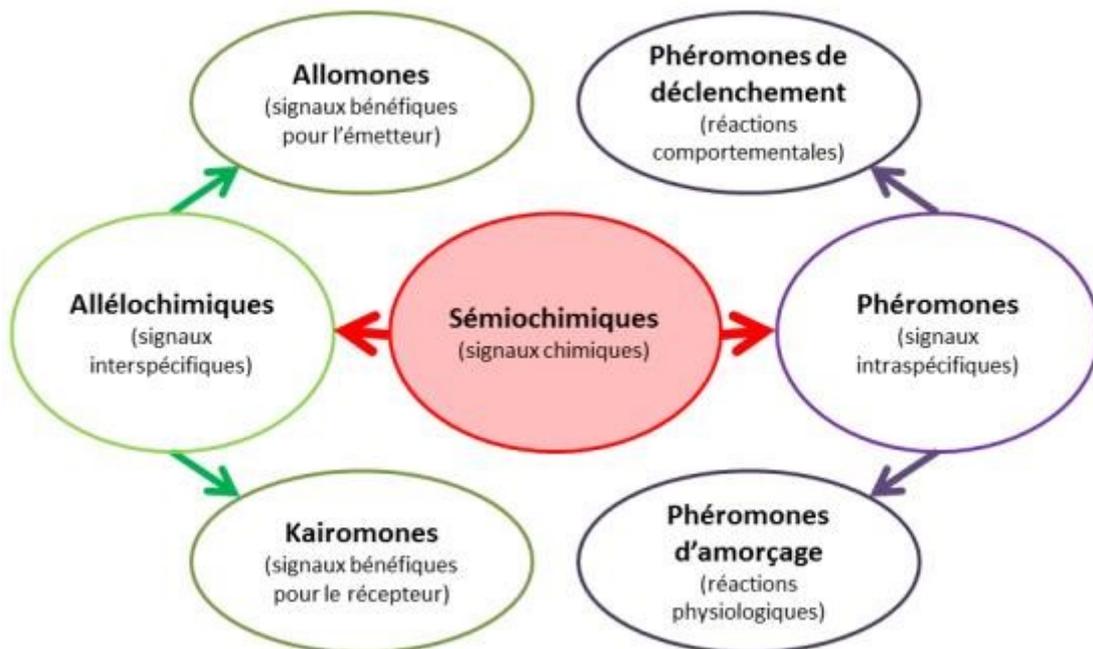


Figure 1 : Les signaux chimiques utilisés dans la communication entre organismes. Modifié d'après Passera & Aron (Passera & Aron, 2005)

Les *phéromones sexuelles* sont responsables du rapprochement des deux sexes et permettent l'accouplement^a (Hölldobler & Wilson, 1990). Et enfin, les *phéromones de reconnaissance* permettent aux individus de s'identifier comme appartenant ou non au même nid (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1987), à une caste (Greene & Gordon, 2003), à une colonie ou à une supercolonie (Blight *et al.*, 2012)... . Parmi elles, des sémiochimiques non encore caractérisées et peu étudiées sont capables de déclencher un comportement nécrophorique (Cariou-Etienne, 1993) ou d'ensevelissement lorsqu'une ouvrière détecte un cadavre d'une sœur ou d'une intruse dans le nid (Choe *et al.*, 2009; Renucci *et al.*, 2011).

b. Les hydrocarbures cuticulaires :

Chez tous les insectes et particulièrement chez les insectes sociaux, il est établi que ces phéromones de reconnaissance sont principalement des lipides cuticulaires (Blomquist & Bagnères, 2010; Hölldobler & Wilson, 1990) formant un mélange complexe d'esters, de stérols et d'acétates d'esters, d'alcools, d'aldéhydes, d'acides et d'hydrocarbures (Blomquist & Bagnères, 2010). La couche lipidique, présente sur la cuticule de tous les insectes, forme avant tout une barrière prévenant la dessiccation (Gibbs & Rajpurohit, 2010) ou l'invasion de micro-organismes (Blomquist, 2010b). De par leur propriété hydrophobe, les hydrocarbures constituent une barrière efficace contre l'évaporation corporelle de l'eau (Blomquist, 2010b). D'autre part, leur implication dans la communication chimique est à l'origine de nombreux comportements [parade sexuelle, signal de fertilité (Liebig, 2010)...] et de la reconnaissance entre colonies (Hefetz, 2007), du genre (Howard & Blomquist, 2005), des castes (Dahbi & Lenoir, 1998; de Biseau *et al.*, 2004) [fourrageuse, protection du nid ou soins au couvain (Gordon, 1986, 1989b) ...] (Blomquist & Bagnères, 2010; Le Conte & Hefetz, 2008). Ils varient quantitativement à l'intérieur d'une même espèce (Provost *et al.*, 2008).

^a La phéromone epidéictique (anti-ponte) empêche une nouvelle ponte sur un site.

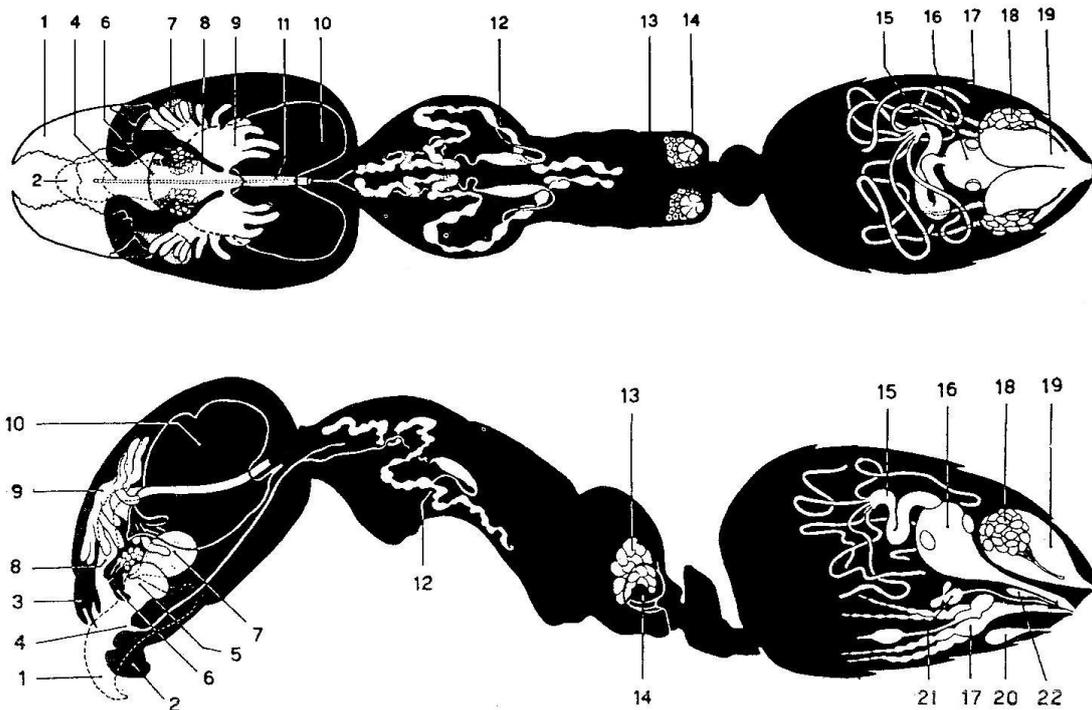


Schéma 1 : Systèmes des glandes exocrines d'une ouvrière *Linepithema humile*. D'après Pavan & Ronchetti (Pavan & Ronchetti, 1955). 1 : mandibule ; 2 : labium ; 3 : labrum ; 4 : ouverture de la glande labiale ; 5 : poche infra-buccal ; 6 : base de la glande maxillaire ; 7 : glande mandibulaire ; 8 : pharynx ; 9 : glande postpharyngienne ; 10 : cerveau ; 11 : duct of labial gland ; 12 : glande labiale ; 13 : glande métapleurale ; 14 : réservoir de la glande métapleurale ; 15 : intestin ; 16 : vessie ; 17 : ovaires ; 18 : glande pygidiale ; 19 : réservoir de la glande pygidiale ; 20 : glande sternale (Pavan's gland) ; 21 : glande à venin ; 22 : glande de Dufour.

Schéma 2 : Coupe sagittale de l'abdomen de *Linepithema humile*. D'après Billen (Billen, 1986).

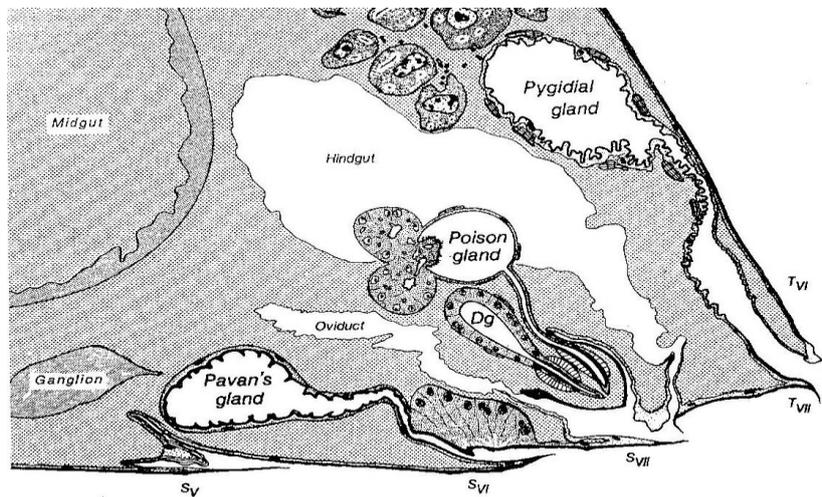
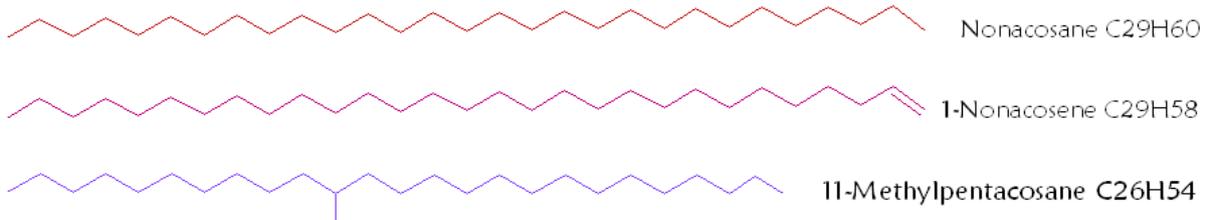


Schéma 3 : Exemple d'hydrocarbures saturé (alcane en rouge) : non-saturé (en violet) et ramifié en bleu.



Les hydrocarbures sont généralement de longues chaînes aliphatiques synthétisés soit par les glandes exocrines (Bagnères & Blomquist, 2010), soit par les œnocytes (Bagnères & Blomquist, 2010; Wicker-Thomas *et al.*, 2009). La biosynthèse des hydrocarbures cuticulaires n'a pas été étudiée chez les fourmis mais l'a été particulièrement chez la drosophile (Wicker-Thomas *et al.*, 2009), les blattes et les termites (Bagnères & Blomquist, 2010; Blomquist, 2010a). Cette synthèse dans les œnocytes se fait à partir d'acétate. Celui-ci permet la synthèse d'acides gras pour former des acides gras linéaires saturés en C14, C16 et C18 (De Renobales & Blomquist, 1984). Ces acides gras subissent ensuite des étapes d'élongation, de désaturation et de décarboxylation (Blomquist, 2010a; Wicker-Thomas & Chertemps, 2010).

En général, les signaux chimiques forment un cocktail de substances souvent issues de plusieurs glandes (*schémas 1 et 2*). Certaines glandes se rencontrent chez toutes les *Formicidae* comme la glande pygidiale et la glande métapleurale. D'autres ne se retrouvent que dans certaines sous-familles, telles que la glande de Pavan qui est présente seulement dans l'abdomen des *Dolichoderinae* (Passera & Aron, 2005). Les *schémas 1 et 2* localisent les principales glandes exocrines chez une espèce de la sous-famille des *Dolichoderinae*.

Les hydrocarbures cuticulaires les plus simples, les alcanes (*Schéma 3*), sont saturés et forment une chaîne linéaire habituellement composée de 21 à plus de 31 atomes de carbones (Blomquist, 2010b; Cvacka *et al.*, 2006). D'autres hydrocarbures saturés ramifiés possèdent un ou plusieurs groupes « méthyl- » (*Schéma 3*) (Buckner, 1993; Locky, 1988). Ce sont les méthylalcanes. Les hydrocarbures non saturés sont composés généralement de 23 à 35 atomes de carbone (Howard, 1993). Les plus simples sont des alcènes (Blomquist, 2010b). Ces hydrocarbures, une fois synthétisés soit passent dans l'hémolymphe (Lucas *et al.*, 2004; Soroker & Hefetz, 2000) soit gagnent directement la cuticule par des pores-canaux. Des hydrocarbures similaires à ceux de la cuticule ont été trouvés en abondance dans la glande post-pharyngienne (*Schéma 1*) située dans la tête. Lors d'un comportement trophallaxique^a, certains hydrocarbures de cette glande peuvent passer d'un individu à l'autre (Bagnères & Blomquist, 2010; Lenoir *et al.*, 2001). Ces échanges trophallactiques jouent un rôle important dans la constitution de l'odeur coloniale. De plus, en pratiquant l'autotoilettage (Soroker *et al.*, 1998) l'ouvrière va répandre ses hydrocarbures sur sa cuticule (Hefetz *et al.*, 2001). Les ouvrières-sœurs d'une colonie sont donc porteuses d'une odeur commune au nid en perpétuelle évolution.

^a La trophallaxie consiste en une régurgitation de la nourriture pré-digérée contenue dans le jabot social afin de nourrir d'autres individus de la colonie

c. La reconnaissance

Cette odeur coloniale (Fresneau & Errard, 1994) résultant de l'ensemble des individus d'une colonie est donc un bouquet d'hydrocarbures. Cette odeur coloniale a diverses origines : génétique, physiologique, morphologique et comportementale. Ces phéromones de reconnaissance sont utilisées par un individu face à un autre individu pour comparer sa propre signature à celle de l'autre (Blomquist & Bagnères, 2010; Howard & Blomquist, 2005; Provost *et al.*, 2008). Ce système de reconnaissance chimique permet la fermeture de la colonie par le rejet des intrus (Provost *et al.*, 2008). Les individus appartenant à d'autres colonies ou espèces sont en général, rejetés ou tués. Ce système de reconnaissance permet également le développement de comportements altruistes ^a.

d. La taxonomie chimique :

Les premières descriptions des hydrocarbures cuticulaires remontent aux années 1970 (Jackson & Baker, 1970). Quelques années plus tard, ils seront utilisés pour la première fois comme outil taxonomique [chez le moustique (Carlson & Service, 1979)]. Depuis, de nombreuses études ont permis d'établir les bases de la taxonomie chimique (Bagnères & Wicker-Thomas, 2010; Howard, 1993; Howard & Blomquist, 2005; Lockey, 1980; Provost *et al.*, 2008). Cet outil est souvent utilisé dans la discrimination des espèces morphologiquement proches dans différents ordres : Orthoptère, Homoptère, Coléoptère, Isoptère et Hyménoptère : review (Bagnères & Wicker-Thomas, 2010). Depuis quelques années, les analyses systématiques et la phylogénie deviennent multidisciplinaires (Bagnères & Wicker-Thomas, 2010) [morphologique, comportementale & génétique ... (Clement *et al.*, 2001; Lucas *et al.*, 2002; Seifert, 2009)]. Chez les fourmis, les hydrocarbures cuticulaires ont été utilisés –seuls ou avec d'autres méthodes – pour discriminer les espèces dans différents genres [*Cataglyphis (bicolor)* spp. (Dahbi *et al.*, 2008) ; *Pachycondyla* spp. (Lucas *et al.*, 2002) ; *Tetramorium* spp. (Steiner *et al.*, 2002) ; *Temnothorax* spp. (Provost *et al.*, 2008) ...].

^a Comportement d'un individu qui consiste à favoriser un autre individu du groupe.

! DÉFINITIONS :

- Dans un écosystème, les *espèces autochtones* ou *indigènes* sont présentes naturellement à l'intérieur d'un territoire.
- Parfois, une espèce indigène est *endémique*, c'est-à-dire que sa répartition géographique est limitée à ce territoire et qu'on ne la trouve nulle part ailleurs à l'état naturel.

Avec le commerce et le transport de marchandises, des espèces ont été déplacées par différents moyens vers de nouveaux milieux.

- *Les espèces exotiques* sont des espèces introduites délibérément ou accidentellement dans un territoire dissocié de son aire de répartition naturelle. Synonymes : exogène, allochtone, non indigène
- On appelle *invasion biologique* le fait qu'une espèce exotique s'établisse, prolifère et étende sa distribution (Williamson, 1996). Le temps entre l'introduction d'une nouvelle espèce exotique et celui de l'explosion de ses populations marquant le début de l'invasion est appelé le *temps de latence*.
- Parmi les espèces exotiques, « *sont considérées comme espèces exotiques envahissantes dans un territoire celles qui, par leur prolifération dans des milieux naturels ou semi-naturels, y produisent des changements significatifs de composition, de structure et/ou de fonctionnement des écosystèmes. Ces espèces peuvent soit devenir nuisibles pour l'agriculture soit modifier le milieu d'une façon défavorable pour les activités humaines soit réduire considérablement la biodiversité en réduisant l'abondance numérique des espèces autochtones, ou même en les éliminant totalement* » d'après l'Invasive Species Specialist Group (ISSG) de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) (Lowe *et al.*, 2007).

Le terme « *envahissant* » permet de caractériser une espèce ayant une forte capacité de prolifération qu'elle soit exogène ou indigène au territoire d'étude. Le terme « *invasive* » est ici utilisé comme moyen de distinguer les espèces étrangères au territoire donné, des espèces indigènes envahissantes. Ainsi, le terme *espèces invasives* est synonyme *d'espèces exotiques envahissantes*.

B. Les invasions biologiques

Les « *invasions biologiques naturelles* » ont permis la colonisation de nouvelles zones par les êtres vivants et ont contribué à l'évolution et à la structuration des communautés vivantes au cours du temps. Cependant, durant le dernier demi-millénaire, le développement des activités humaines, associée à la nécessité de satisfaire leurs besoins sociétaux a bouleversé et intensifié ces mécanismes d'invasions.

1. Définitions & caractéristiques

Les premières introductions^a intentionnelles^b ou non^c, d'espèces se sont produites tôt, avec la migration des hommes. Les humains ont servi d'agents de propagation depuis plus d'un millénaire (Mack *et al.*, 2000), cependant, la distance parcourue lors de ces invasions, leur nombre et leur fréquence étaient de loin négligeables par rapport à celles causées actuellement par le commerce international et le déplacement des hommes (Mack *et al.*, 2000).

Les problèmes posés par les espèces invasives ne sont pas nouveaux. Déjà en 1859, Darwin signalait la vulnérabilité des écosystèmes insulaires face aux invasions biologiques (Darwin, 1859). Des invasions déjà anciennes, comme l'arrivée du rat noir dans les îles (Ruffino & Vidal, 2010), avaient montré la difficulté qu'il y avait à maîtriser le phénomène (Dajoz, 2008). Au XX^e siècle, les invasions biologiques se sont multipliées et aujourd'hui nous sommes environnés d'espèces récemment introduites.

Les espèces invasives affectent les continents tout comme les îles, les tropiques comme les climats tempérés (Vitousek *et al.*, 1997). Sur Terre, très peu de territoires n'ont pas encore été touchés par des invasions biologiques d'origine humaine (Mack *et al.*, 2000). Selon une étude de l'UICN, les espèces exotiques envahissantes représentent la seconde cause de perte de biodiversité derrière la destruction des habitats (Lowe *et al.*, 2000; Mack *et al.*, 2000). En milieu insulaire elles en sont la première cause. On estime aujourd'hui que les espèces disparaissent à un rythme de 1 000 (Dajoz, 2008) à 10 000 fois supérieur par rapport au rythme naturel, entraînant un appauvrissement du vivant si rapide que cela préfigure la 6^e crise mondiale d'érosion de la biodiversité.

^a Déplacement par l'homme d'une espèce ou d'une sous-espèce à l'extérieur de son aire de répartition naturelle, par le transport de gamètes, graines, spores, œufs, individus ou propagules.

^b Introduction par l'homme d'une espèce à l'extérieur de son aire de répartition dans un but particulier (agriculture, sylviculture, élevage, restauration naturelle, contrôle biologique, chasse ...).

^c Introduction d'une espèce de manière fortuite hors de son aire de répartition par les activités humaines

a. *Qu'est ce qui caractérise une invasion biologique ?*

Plusieurs travaux ont tenté de mettre en évidence les facteurs qui sont à l'origine du succès ou de l'échec d'une espèce introduite (Mack *et al.*, 2000; Williamson, 1996). Le processus d'invasion est caractérisé par une succession de mécanismes (*Figure 2*) et de phases durant lesquels l'espèce doit franchir des barrières géographiques, climatiques, écologiques et biologiques avant de pouvoir s'implanter durablement dans une nouvelle aire d'introduction et devenir invasive (Mack *et al.*, 2000).

L'*introduction* correspond au franchissement de la barrière géographique via un vecteur sous l'action directe ou indirecte de l'homme. L'introduction d'une espèce dans un nouvel environnement relâche les pressions démographiques exercées sur cette espèce et amène des ajustements adaptatifs. À son arrivée, les pressions exercées sur cette espèce telles que la prédation, la compétition et/ou l'impact des pathogènes diminuent voire deviennent inexistantes (Mack *et al.*, 2000). C'est l'hypothèse « *Enemy release* ». Cette relâche dans la pression démographique permet l'installation.

L'*établissement* de la nouvelle espèce dépendra de l'environnement dans lequel elle a été introduite. Pour qu'elle survive, le nouvel environnement ne doit pas être radicalement différent du milieu d'origine.

La *naturalisation* survient quand l'espèce est susceptible de se reproduire durablement et d'aboutir à la formation de populations viables pouvant se propager sans l'assistance humaine. Une fois les espèces exotiques transportées et introduites, leurs naturalisations et leurs *proliférations* dépendront de facteurs intrinsèques^a et extrinsèques. Une phase de latence de quelques mois ou années est fréquemment observée au cours de laquelle l'espèce est présente à l'état latent sans présenter de tendance à l'invasion (Mack *et al.*, 2000). S'en suivra l'*invasion*.

La majorité des espèces introduites, dans un nouvel environnement, disparaissent sans avoir proliféré (Lodge, 1993; Mack *et al.*, 2000) (*Figure 2*). L'hypothèse émise par WILLIAMSON & FITTER (Williamson, 1996) décrit comment, environ 10% des espèces passent chaque transition entre leurs importations jusqu'à leur établissement pour finalement devenir une nuisance.

^a Facteurs propres à l'espèce (antagoniste à extrinsèque: Climat, impacts autres espèces, sols ...)

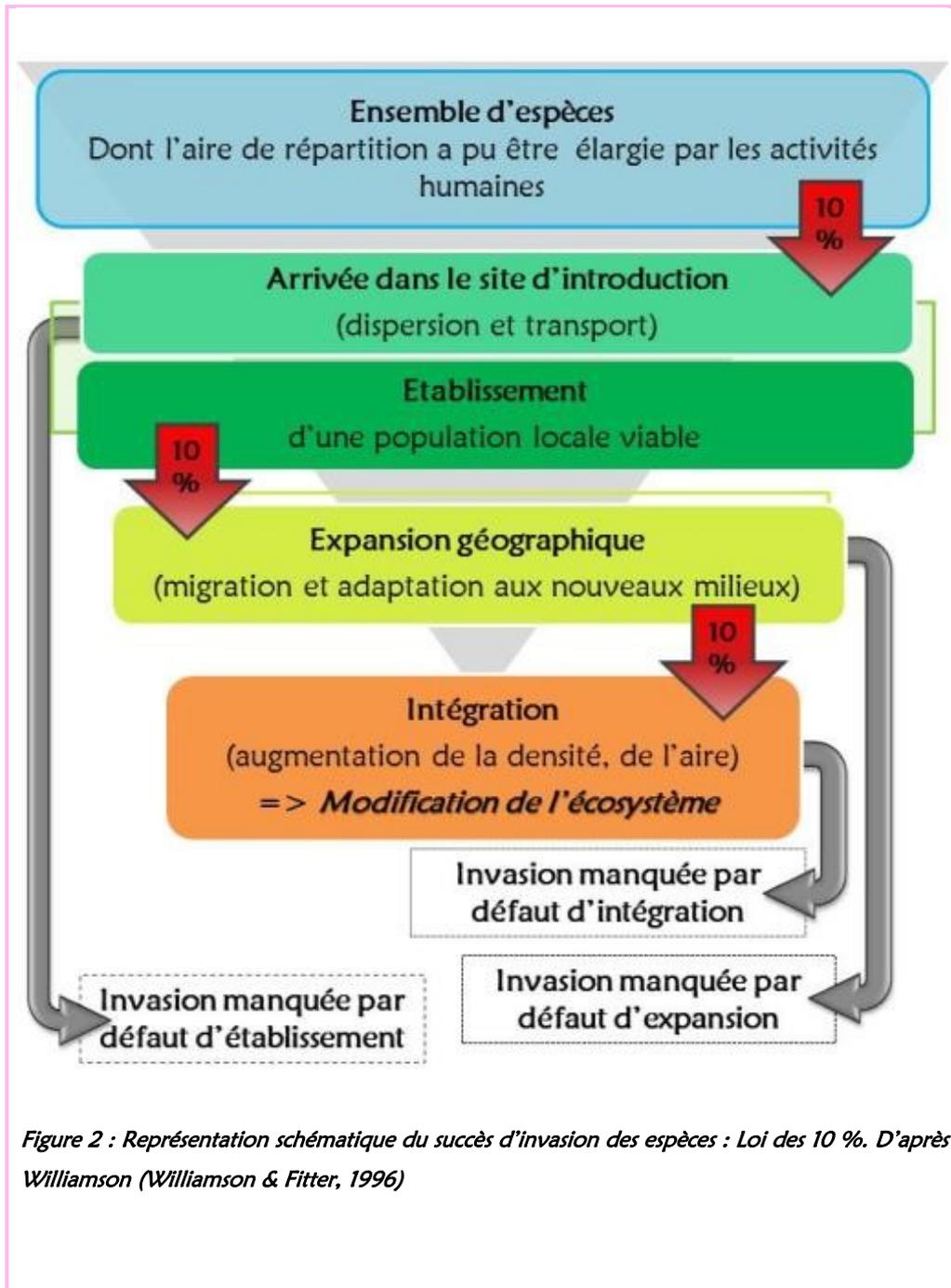


Figure 2 : Représentation schématique du succès d'invasion des espèces : Loi des 10 %. D'après Williamson (Williamson & Fitter, 1996)

En d'autres termes, une espèce sur 10 est transportée dans un nouveau milieu, une espèce sur 10 parmi ces espèces transportées s'établit dans ce nouveau milieu et une espèce sur 10 parmi les espèces établies s'adapte et devient invasive. Pour 1 000 « candidats », seule une espèce devient un envahisseur biologique (*Figure 2*). Ainsi, cette règle empirique donne un ordre de grandeur de la proportion d'espèces parvenant à franchir avec succès les étapes de l'invasion. À chacune des phases, le processus d'invasion peut être interrompu.

Certaines exceptions à cette loi ont été notées par JESCHKE & STRAYER (Jeschke & Strayer, 2005), en particulier pour les vertébrés ou approximativement une espèce sur quatre deviendrait invasive. Les probabilités de succès de l'invasion d'un milieu varient en fonction des espèces. Elles dépendent autant des caractéristiques spécifiques de l'espèce déplacée que de celles du milieu dans lequel elles sont introduites (Case, 1990; Kennedy *et al.*, 2002).

- Qu'est ce qui caractérise une espèce invasive ?

L'établissement et la prolifération des espèces exotiques vont nécessiter des caractéristiques telles qu'une plasticité phénotypique^a, un haut potentiel de reproduction et une croissance rapide. La plasticité phénotypique permet la fixation et la multiplication rapide d'un génotype adapté au nouvel habitat. Le haut potentiel de reproduction permet une reconstitution de la population à partir d'un faible nombre d'individus fondateurs et /ou d'introductions (parfois unique). La fondation des populations introduites à partir d'un faible nombre d'individus induit une diversité génétique faible (goulot d'étranglement génétique).

Ces capacités démographiques leurs permettent de s'adapter à leur nouveau milieu, d'occuper rapidement l'espace et ensuite d'effectuer des migrations vers d'autres espaces. Ces caractéristiques sont observées chez toutes les espèces invasives.

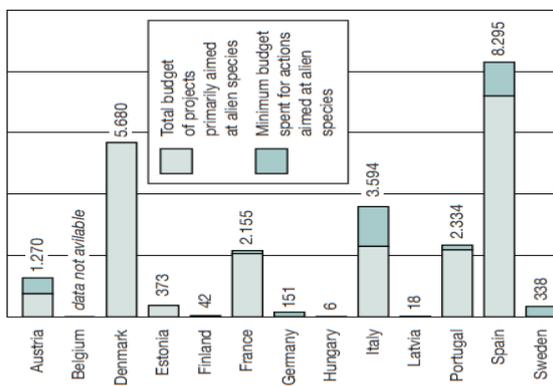
- Qu'est ce qui caractérise les milieux envahis ?

La résistance d'un milieu est intrinsèquement corrélée à l'espèce introduite. En effet, plus un milieu est proche du milieu d'origine de l'espèce introduite, plus le risque d'invasion est important. La similitude des habitats, du climat et/ou de la nature du sol augmente la probabilité d'abord de l'établissement et ensuite de la propagation. L'anthropisation d'un milieu, l'importance du transport des marchandises, les modifications et/ou les dégradations

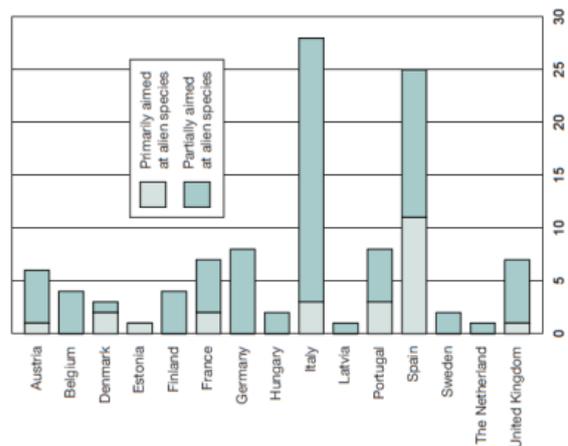
^a Capacité d'adapter son phénotype pour mieux convenir au nouvel habitat.

déjà subies par l'environnement receveur amplifie la probabilité de maintien et de survie de l'espèce invasive (Mack *et al.*, 2000).

Dans le cas des milieux insulaires, à cela s'ajoute, une résistance biotique du milieu plus faible. En effet, ces milieux renferment un ensemble de prédateurs, compétiteurs et pathogènes plus faibles que dans les milieux continentaux. La résistance biotique^a des espèces insulaires, souvent endémiques, en est réduite. Que l'invasion se déroule dans un système insulaire ou continental, la présence d'une espèce invasive entraîne un déséquilibre des communautés. Toutes les espèces déplacées ne vont pas induire des conséquences graves aux seins des écosystèmes dans lesquelles elles s'installent. Mais dans certains cas, ces introductions posent de véritables problèmes (Mack *et al.*, 2000; Williamson, 1996).



**Figure 3 : Somme des budgets alloués aux programmes LIFE, spécifiques aux espèces invasives entre 1992 et 2002 (en milliers d'Euro).
D'après Scalera & Zaghi (Scalera & Zaghi, 2004) .**



**Figure 4 : Nombre de projet LIFE spécifique aux espèces invasives entre 1992 et 2002.
D'après Scalera & Zaghi (Scalera & Zaghi, 2004) .**

^a Capacité des espèces résidentes de la communauté à réduire le succès d'invasion des espèces exotiques.

EXEMPLE DE GESTION INTEGRÉE :

Les gestionnaires d'espace naturel, les collectivités locales et l'état doivent se saisir de cette problématique afin de mener une gestion globale efficace. Une gestion intégrée des espèces envahissantes (Soubeyran, 2008) passe par 1- la définition d'une stratégie et la coordination des actions [gestionnaire, propriétaire, région, et recherche], 2- la prévention des introductions, 3- la détection précoce et une réaction rapide, 4- un établissement d'un état zéro avant l'opération d'éradication, 5- l'éradication et le contrôle des espèces, 6- la restauration écologique et la surveillance régulière.

Différentes méthodes de contrôle et d'éradication peuvent être mises en place suivant l'espèce ciblée. L'éradication peut être effectuée ; pour les végétaux, par la coupe, l'arrachage, écorçage, pâturage... pour les animaux, le piégeage, les poisons, l'introduction de pathogène ... (Soubeyran, 2008). Les programmes de lutte contre les espèces invasives sont nombreux (Soubeyran, 2008) (ex : *Figure 4*).

L'exemple du programme d'éradication du rat et de l'arrachage des *Carpobrotus* spp. sur l'île de Bagaud (Var) illustre la gestion intégrée d'espèces envahissantes. L'île de Bagaud, est une réserve intégrale de 58 hectares qui était jusqu'à 2011-2012 soumise à deux importantes perturbations d'origine anthropique (*Carpobrotus* spp. et *Rattus rattus*). Un programme de restauration écologique alliant une opération d'éradication simultanée des *Carpobrotus* spp. et du rat noir a été mis en œuvre pour la première fois au monde (Passetti *et al.*, 2012). Ce programme décennal de restauration bénéficie d'une coopération entre le propriétaire (Conservatoire du littoral), les gestionnaires (Parc national de Port-Cros), la recherche, ainsi que d'un soutien financier (de l'Europe et de fonds privés). En 2006 et 2009, des études de faisabilité de l'éradication des rats (Pascal, 2006) et des *Carpobrotus* spp. (Passetti, 2009) ont été menées, suivies en 2010 et 2011 par l'établissement des états-zéro de la flore et de la faune [herpétofaune, entomofaune (épigés, endogés & volants), avifaune & chirofaune] (Passetti *et al.*, 2012; Passetti & IMBE, 2011). Les mêmes études ont été effectuées lors de la première année post-éradication (2012)(Krebs, 2012). Cette opération de restauration écologique d'envergure aura coûté sur la seule année 2011, 270 000€ (Passetti & IMBE, 2011). À cela doit se rajouter, les coûts des études de faisabilité, une seconde phase d'arrachage des *Carpobrotus* spp. et des suivis scientifiques post-éradications. Ce genre de gestion intégrée permet une conduite globale efficace (Passetti *et al.*, 2012) et la diffusion des connaissances.

b. Conséquences de l'introduction des espèces invasives

L'introduction d'espèces invasives dans un écosystème est souvent accompagnée d'une perte de biodiversité. Cette baisse peut résulter du fait que ces espèces n'ont pas co-évolué les unes avec les autres jusqu'à former un système écologiquement stable. Même sans spécialisation poussée, les espèces d'une communauté non-perturbée ont ajusté leurs traits les unes aux autres, par exemple pour l'exploitation des ressources. Ce n'est pas le cas d'un système « espèces exotiques envahissantes-espèces autochtones ». Ces espèces exotiques envahissantes ou invasives influent sur les facteurs écologiques d'un milieu en modifiant les interactions entre espèces autochtones, les processus de succession et les cycles trophiques.

En général, les préjudices causés par les invasions sont de trois ordres : impact économique, sanitaire et environnemental. La propagation rapide et en masse de certaines espèces invasives, inquiète en raison de leurs effets néfastes possibles. Certaines espèces peuvent à la fois poser des problèmes vis-à-vis des activités humaines et de l'environnement.

- Les conséquences écologiques.

Au niveau des espèces, l'introduction, l'installation et l'invasion d'espèces allochtones se font souvent au détriment d'espèces indigènes. Elles peuvent conduire à un simple appauvrissement de leur effectif mais, dans de nombreux cas, l'invasion entraîne leur extinction (Williamson, 1996). Des changements dans la structure des écosystèmes modifient les relations des organismes entre eux et avec leur milieu. De tels effets ont des répercussions préjudiciables au bon fonctionnement des écosystèmes (Williamson, 1996). Par exemple, l'introduction du rat noir depuis plus de deux millénaires sur les îles méditerranéennes [*Rattus norvegicus* (Jones *et al.*, 2008), *R. rattus* (Jones *et al.*, 2008)], est à l'origine -entre autres- de profondes modifications de l'entomofaune et de la flore (Palmer & Pons, 1996, 2001). Quelques-unes d'entre elles provoquent la raréfaction, voire l'extinction d'espèces indigènes (Vitousek *et al.*, 1997) [*Felis domesticus* (Bonnaud *et al.*, 2012; Medina *et al.*, 2011), *Carpobrotus spp* (Orgeas *et al.*, 2007; Ponel & Orgeas, 2004)...] (Mack *et al.*, 2000).

- Les conséquences économiques et sanitaires.

Les invasions biologiques influent en premier lieu sur l'économie du secteur agricole, mais aussi sur la santé publique et sur d'autres secteurs économiques comme le tourisme ou la restauration.

MICRO-ORGANISMES

- Paludisme aviaire (*Plasmodium relictum*)
- Virus du bananier (*Banana bunchy top virus*)
- Virus de la peste bovine (*Rinderpest virus*)

CHAMPIGNONS MACROMYCÈTES

- Chancre du châtaignier (*Cryphonectria parasitica*)
- Chytridomycose (*Batrachochytrium dendrobatidis*)
- Maladie de l'encre (*Phytophthora cinnamomi*)
- Maladie de l'orme (*Ophiostoma ulmi sensu lato*)
- Peste de l'écrevisse (*Aphanomyces astaci*)

PLANTES AQUATIQUES & TERRESTRES

- Caulerpe à feuille d'if (*Caulerpa taxifolia*)
- Jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes*)
- Spartine d'Angleterre (*Spartina anglica*)
- Wakamé (*Undaria pinnatifida*)
- Acacia mimosa noir (*Acacia mearnsii*)
- Ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*)
- *Ardisia elliptica* (*Ardisia elliptica*)
- Cecropia pelté (*Cecropia peltata*)
- Euphorbe ésule (*Euphorbia esula*)
- Faux poivrier du Brésil (*Schinus terebinthifolius*)
- Goyavier de Chine (*Psidium cattleianum*)
- Herbe à cré cré (*Clidemia hirta*)
- Herbe à femme (*Sphagnetocola trilobata*)
- Herbe du Laos (*Chromolaena odorata*)
- Impérata cylindrique (*Imperata cylindrica*)
- Lantanier (*Lantana camara*)
- Leucène (*Leucaena leucocephala*)
- Liane papillon (*Hiptage benghalensis*)
- Liane-à fond-suel (*Mikania micrantha*)
- Lis gingembre (*Hedychium gardnerianum*)
- Miconia (*Miconia calvescens*)
- Mimosa pigra (*Mimosa pigra*)
- Myrique (*Morella faya*)
- Niaouli (*Melaleuca quinquenervia*)
- Opuntia dressée (*Opuntia stricta*)
- Pin maritime (*Pinus pinaster*)
- *Prosopis glandulosa* (*Prosopis glandulosa*)
- Puéraire (*Pueraria montana var. lobata*)
- Quinquina rouge (*Cinchona pubescens*)
- Renouée du Japon (*Fallopia japonica*)
- Ronce elliptique (*Rubus ellipticus*)
- Roseau donax (*Arundo donax*)
- Salicaire (*Lythrum salicaria*)
- Tamarix de Russie (*Tamarix ramosissima*)
- Troène (*Ligustrum robustum*)
- Tulipier du Gabon (*Spathodea campanulata*)

INVERTÉBRÉS AQUATIQUES

- Ampullaire brune (*Pomacea canaliculata*)
- *Asterias amurensis* (*Asterias amurensis*)
- Crabe chinois (*Eriocheir sinensis*)
- Crabe vert (*Carcinus maenas*)
- *Mnemiopsis leidyi* (*Mnemiopsis leidyi*)
- Moule de Méditerranée (*Mytilus galloprovincialis*)
- Moule zébrée (*Dreissena polymorpha*)
- Palourde chinoise (*Corbula amurensis*)
- Puce d'eau (*Cercopagis pengoi*)

INVERTÉBRÉS TERRESTRES

- Achatines (*Achatina fulica*)
- Aleurode du tabac (*Bemisia tabaci*)
- *Anopheles quadrimaculatus*
- Bombyx disparate (*Lymantria dispar*)
- Coptotermes de Formose (*Coptotermes formosanus*)
- Dermeste des grains (*Trogoderma granarium*)
- *Euglandina rosea*
- Fourmi à longues pattes (*Anoplolepis gracilipes*)
- Fourmi électrique (*Wasmannia auropunctata*)
- Fourmi rouge (*Solenopsis invicta*)
- Fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*)
- Guêpe commune (*Vespula vulgaris*)
- Longicorne asiatique (*Anoplophora glabripennis*)
- Moustique tigre asiatique (*Aedes albopictus*)
- *Pheidole megacephala*
- *Platydemus manokwari*
- Puceron des cyprès (*Cinara cupressi*)

AMPHIBIENS & POISSONS

- Crapaud géant (*Bufo marinus*)
- Grenouille taureau (*Rana catesbeiana*)
- Hylode (*Eleutherodactylus coqui*)
- Black-bass à grande bouche (*Micropterus salmoides*)
- Carpe (*Cyprinus carpio*)
- Gambusie (*Gambusia affinis*)
- Perche du Nil (*Lates niloticus*)
- Silure grenouille (*Clarias batrachus*)
- Tilapia du Mozambique (*Oreochromis mossambicus*)
- Truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*)
- Truite commune (*Salmo trutta*)

OISEAUX & REPTILES

- Bulbul à ventre rouge (*Pycnonotus cafer*)
- Etourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*)
- Martin triste (*Acridotheres tristis*)
- Serpent brun arboricole (*Boiga irregularis*)
- Tortue de Floride (*Trachemys scripta elegans*)

MAMMIFÈRES

- Cerf commun (*Cervus elaphus*)
- Chat (*Felis catus*), Chèvre (*Capra hircus*)
- Cochon (*Sus scrofa*)
- Écureuil gris (*Sciurus carolinensis*)
- Hermine (*Mustela erminea*)
- Lapin (*Oryctolagus cuniculus*)
- Macaque (*Macaca fascicularis*)
- Petite mangouste indienne (*Herpestes javanicus*)
- Phalanger-renard (*Trichosurus vulpecula*)
- Ragondin (*Myocastor coypus*)
- Rat noir (*Rattus rattus*)
- Renard roux (*Vulpes vulpes*)
- Souris domestique (*Mus musculus*)

Tableau 1 : Les 100 espèces exotiques envahissantes parmi les plus néfastes au monde. Les espèces figurant sur la liste furent choisies suivant deux critères : leur impact désastreux sur la diversité biologique et/ou les activités des humains et leur potentiel pour illustrer les différents problèmes associés aux invasions biologiques. L'absence d'une espèce de la présente liste n'implique pas qu'elle soit moins menaçante. D'après Lowe 2007.

Certaines plantes invasives entrent en compétition avec les cultures et engendrent des pertes de rendement. À cela s'ajoutent les espèces invasives animales qui détruisent les cultures en les consommant ou en les utilisant comme habitat. Les dépenses liées au contrôle des espèces invasives (animales et végétales) en milieux naturels, à la restauration des milieux dégradés et/ou à la rénovation des infrastructures peuvent engendrer des coûts indirects importants. Rien que pour l'agriculture aux États-Unis, les pertes générées par les espèces invasives se chiffraient, dans les années 2000, à 138 milliards de dollars / an (Mack *et al.*, 2000; Pimentel *et al.*, 2000). Au niveau national, rares sont les estimations du coût de la présence des espèces invasives. En 2000, PIMENTEL *et al.* (Pimentel *et al.*, 2000) ont montré que les dommages s'élevaient à 12 milliards au Royaume-Uni.

Face aux menaces représentées par les espèces invasives, la Commission Européenne a décidé de collecter des informations et de financer des actions pour faire face à ce problème par le biais du programme LIFE (L'instrument Financier pour l'Environnement) (Scalera & Zaghi, 2004). Entre 1992 et 2002, plus de 100 projets LIFE (*Figure 3 & Figure 4*) ont été dédiés partiellement ou exclusivement à l'éradication ou au contrôle d'espèces invasives (Scalera & Zaghi, 2004). Seule une gestion intégrée des invasions permet une conduite globale efficace et la diffusion des connaissances (*cf. Encadré de Gestion intégrée*).

2. Les fourmis invasives et les « Tramp species »

Parmi les espèces invasives, les fourmis tiennent une place importante. Si les fourmis remportent un succès écologique éclatant, c'est parce que leur organisation sociale et la plasticité de cette organisation, leurs permettent de s'installer un peu partout sur la planète, de se déplacer idéalement dans un milieu envahi et de contrôler leurs conditions de nidification (Holway *et al.*, 2002a). Ce succès écologique permet à certaines espèces de fourmis d'être classées parmi les envahisseurs entraînant les conséquences les plus néfastes dans les zones où elles ont été introduites (Holway *et al.*, 2002a) (*Tableau 1*). Le problème des fourmis invasives est particulièrement préoccupant, car une fois établies, les populations de fourmis invasives sont difficilement contrôlables et il est difficile de les éradiquer (Holway *et al.*, 2002a; Silverman & Brightwell, 2008), principalement à cause de leurs nombres, de leurs tailles et de leurs modes de vie souterrains.

a. Les fourmis vagabondes :

L'évolution a permis aux fourmis de sélectionner les adaptations les plus avantageuses pour tirer profit des conditions de vie les plus variables (Passera, 2006). En changeant de continent certaines espèces de fourmis réussissent à obtenir une situation de quasi-monopole qui n'existait pas dans leurs pays d'origine. Cent cinquante espèces de fourmis ont été signalées en dehors de leur aire d'origine (McGlynn, 1999). Fort heureusement, la plupart se heurte à la présence d'espèces locales et sont détruites dans le cadre de la compétition interspécifique (Holway *et al.*, 2002a; McGlynn, 1999).

Pour fonder une nouvelle colonie, il semble que la probabilité de réussite de la colonisation augmente avec la taille des propagules (Holway *et al.*, 2002a)^a. Chez *Solenopsis invicta*, les propagules sans ouvrière, généralement échouent, car les reines - dans les colonies où elles sont dépendantes des ouvrières - manquent souvent de réserves métaboliques pour fonder une colonie par elles-mêmes (Hee *et al.*, 2000; Keller & Passera, 1989b; Ross & Keller, 1995). Lors de la fondation d'une colonie, contenant des ouvrières et au moins une reine, le nombre d'ouvrières est un critère important pour le taux de survie de la colonie. Les propagules plus importantes semblent mieux résister aux stress physiques de l'environnement (Marking *et al.*, 1973), à l'inanition et aux compétitions avec les colonies voisines (Kaspari & Vargo, 1995). Néanmoins, 30 à 38 (Wilson & Taylor, 1967) espèces de fourmis sont plus compétitives que les espèces locales et s'installent de façon durable (McGlynn, 1999) hors de leurs aires d'origines. HÖLLDOBLER & WILSON (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990) les définissent comme des « espèces typiquement polygynes largement distribuées dans le monde par le commerce humain et vivant en association étroite avec l'Homme, pouvant être unicoloniales et pouvant se propager par bouturage ». Ces fourmis se comportent en véritables nuisances tant elles occasionnent de préjudices.

^a Groupe d'individus partant du nid mère pour fonder un nid satellite.

Dolichoderinae :

Linepithema humile (MAYR)
Tapinoma melanocephalum (FABRICIUS)
Technomyrmex albipes (SMITH. F)

Formicinae :

Anoplolepis gracilipes (SMITH. F)
Lasius neglectus VAN LOON & BOOMSA
Paratrechina bourbonica (FOREL)
Paratrechina fulva (MAYR)
Paratrechina longicornis (LATREILLE)
Paratrechina vaga (FOREL)
Plagiolepis alluaudi EMERY

Myrmicinae :

Cardiocondyla emery FOREL
Cardiocondyla nuda (MAYR)
Cardiocondyla wroughtoni (FOREL)
Monomorium destructor (JERDON)
Monomorium floricola (JERDON)
Monomorium pharaonis (LINNAEUS)
Pheidole megacephala (FABRICIUS)
Wasmania auropunctata (ROGER)

Tableau 2 : Liste non exhaustive des espèces répondant aux caractères de tramps species (Passera, 1994)

Photos de gauche à droite : Paratrechina longicornis, Tapinoma melanocephalum & Pheidole megacephala. A. Wild©



b. Les « tramp species » :

En 1994, Passera (Passera, 1994) établit une définition fonctionnelle du groupe des « *tramps species* » basée sur des caractéristiques biologiques communes en plus de leurs liens forts avec les activités humaines. Cette définition réduit le nombre d'espèces concernées à 18, appartenant toutes à trois sous-familles : *Dolichoderinae*, *Formicinae* et *Myrmicinae* (*Tableau 2*). Il fixe neuf critères principaux pour les caractériser.

- Petite taille et monomorphie^a des ouvrières,
- Agressivité interspécifique importante,
- Durée de vie des reines assez courte,
- Stérilité des ouvrières,
- Faculté à vivre à proximité des humains malgré une grande instabilité des milieux,
- Polygynie : plusieurs reines sont présentes dans un nid et pondent sans dominance hiérarchique,
- Fécondation protégée : réduction ou absence de vol nuptial, avec accouplement intranidal suivi d'une fondation par bourgeonnement^b des nouvelles colonies.

L'accouplement a lieu sur place, dans le nid de naissance (accouplement intranidal), sans aucun danger pour les jeunes reines. Les reines des espèces concernées ont même perdu la capacité de voler. Cette option convient particulièrement aux espèces dont les jeunes reines n'accumulent pas assez de réserves énergétiques pour nourrir elles-mêmes leur premier couvain (Passera, 2006).

Parce que la vitesse de dissémination par bourgeonnement est faible, les espèces utilisant un mode de dispersion uniquement par bourgeonnement dépendent largement des humains pour coloniser des lieux situés à de grandes distances (Suarez *et al.*, 2001). En outre, les disséminations par bourgeonnement limitent l'invasion initiale aux zones adjacentes des points d'introductions, ou des sources d'habitats (Bolger *et al.*, 2000; Holway *et al.*, 2002b). Dans de pareils cas, les effets des fourmis invasives sont localisés (Human *et al.*, 1998; Suarez *et al.*, 1998).

- Une tendance à la migration. Déplacements fréquents des nids à la moindre perturbation ou pour se rapprocher des sources de nourritures stables,

^a Les ouvrières se présentent toutes sous la même forme

^b Quelques individus quittent le nid mère pour aller fonder un nid satellite à quelques mètres.

- Unicolonialité : Capacité d'échanger des individus (ouvrières, reines et/ou couvains) entre plusieurs nids occupant une zone, parfois très importante, sans aucune agressivité intra-spécifique (Hölldobler & Wilson, 1990).

Cependant, certaines espèces invasives montrent des différences qui ne semblent pas nuire à leur succès, telles que *Solenopsis geminata* et *Solenopsis invicta* (monogyne^a ou polygyne dans les zones d'introduction), ou *Pheidole megacephala* (polymorphe). Ainsi, d'autres critères ont été pris en compte pour caractériser les fourmis invasives, tels que leur impact réel sur les écosystèmes.

Formicinae	Répartition :
<i>Anoplolepis gracilipes</i>	Afrique, Asie, Australie, Caraïbes, Océan Indien & Océan Pacifique (532)
Fourmi folle	Native : Afrique ou Asie ?
Dolichoderinae	
<i>Linepithema humile</i>	Afrique, Amérique (Nord et Sud), Asie, Europe (Méditerranée), Océan Atlantique & Pacifique (538)
Fourmi d'Argentine	Native : Amérique du Sud
Myrmicinae	
<i>Pheidole megacephala</i>	Afrique, Asie, Australie, Amérique du Nord, Caraïbes, Méditerranée, Océan Indien & Pacifique (242; 244)
Fourmi à grosse tête	Native : Afrique
<i>Solenopsis invicta</i>	Amérique du Nord, Australie, Caraïbes & Nouvelle-Zélande (253)
Fourmi rouge de feu	Native : Amérique du Sud
<i>Solenopsis geminata</i>	Afrique, Asie, Australie, Caraïbes, Océan Indien & Océan Pacifique (533)
Fourmi gingembre	Native : Amériques
<i>Wasmania auropunctata</i>	Afrique, Amérique (Nord et Sud), Caraïbes & Océan Pacifique (277; 536)
Petite fourmi de feu ou fourmi électrique	Native : Amérique Centrale et Amérique du Sud

Tableau 3 : Répartition des six espèces de fourmis invasives les plus répandues. Modifié d'après Holway et al. (Holway *et al.*, 2002a)

^a Une reine par nid (Antonyme : polygyne)

c. Les fourmis invasives les plus néfastes :

HOLWAY *et al.* (Holway *et al.*, 2002a) ont affiné dans leur revue (Holway *et al.*, 2002a), la caractérisation des espèces invasives par rapport à la définition de PASSERA (Passera, 1994). Il distingue parmi les espèces vagabondes, six espèces de fourmis considérées comme les plus répandues dans le monde (**Tableau 3**), les plus néfastes et les plus abondantes. Cinq parmi ces six espèces de fourmis font parties des 100 espèces animales et végétales invasives les plus néfastes du monde (Lowe *et al.*, 2007) (**Tableau 1**: *Solenopsis invicta*, *Wasmannia auropunctata*, *Linepithema humile*, *Anoplolepis gracilipes* et *Pheidole megacephala*). Le potentiel invasif de ces espèces est très important et explique leur inscription dans la liste du Global Invasive Species Programme (GISP) depuis 2001 (Lowe *et al.*, 2007).

Pour toutes ces espèces, le climat des zones envahies ressemble à celui de leur état natif (**Tableau 3**). *S. invicta* est à l'heure actuelle, l'espèce la plus invasive dans le sud-est des Etats-Unis, soumis à des climats tempérés ou subtropicaux (Tschinkel, 1983). À Hawaï, où il y a plusieurs espèces de fourmis invasives, les espèces tropicales *P. megacephala* et *A. gracilipes* se trouvent à basse et moyenne altitudes, alors que *L. humile* occupe les zones les plus hautes (Reimer, 1994) jusqu'à des altitudes de 2 800m (Cole *et al.*, 1992). *W. auropunctata*, a d'abord conquis les régions chaudes et humides du continent américain avant d'arriver dans les îles du Pacifique (McGlynn, 1999). Les climats plus froids, paraissent ne pas convenir à ces fourmis. Dans les zones avec de tels climats, ces fourmis ne se trouvent qu'aux alentours des habitations humaines (Suarez *et al.*, 2001; Taber, 2000; Ulloa-Chacon & Cherix, 1990).

d. Les traits comportementaux :

Pour HOLWAY *et al.* (Holway *et al.*, 2002a) quatre particularités partagées par ces six espèces invasives sont fondamentales :

- **Unicolonialité :**

Le trait le plus important entre les fourmis invasives et les fourmis natives est cette propension à former des colonies étendues, polygynes^a et polydomiques (plusieurs nids). *L. humile*, *W. auropunctata*, *P. megacephala* et *A. gracilipes* maintiennent des supercolonies populeuses avec un niveau d'agressivité intra-spécifique faible, voire absent (Haines & Haines,

^a Présence de plusieurs reines par nid

1978). La situation des *S. invicta* par contre, est plus complexe. En Amérique du Nord, les colonies peuvent être soit monogynes, soit polygynes (Ross & Keller, 1995; Tschinkel, 1998). Les colonies monogynes défendent leurs territoires contre leurs congénères (Adams, 1998; Tschinkel *et al.*, 1995).

- **L'omnivorie et la trophobiose^a :**

Une autre caractéristique partagée par les fourmis invasives est leur régime alimentaire omnivore (Abrol, 2012; Clark *et al.*, 1982; Haines & Haines, 1978; Hoffmann, 1998; Human *et al.*, 1998). Elles se nourrissent d'animaux morts, chassent des petits invertébrés (**Tableau 4**), récoltent du matériel d'origine végétale et le miellat produit par des insectes suceurs de sève tels que les pucerons et les cochenilles avec lesquels elles entretiennent des relations mutualistes très fortes (trophobiose) [*A. gracilipes* (Haines *et al.*, 1994) ; *L. humile* (Barber, 1920; Horton, 1918; Suay-Cano *et al.*, 2002; Vega & Rust, 2001); *P. megacephala* (Bach, 1991) ; *S. invicta* (Helms & Vinson, 2002) ; *W. auropunctata* (Delabie *et al.*, 1994)]. La différence se fait sur la proportion des différents aliments ingérés. *P. megacephala* inclut un fort taux de graines dans son régime alimentaire (Hoffmann, 1998). *S. invicta* et *W. auropunctata* qui toutes deux possèdent un aiguillon venimeux peuvent composer avec un large panel de proies invertébrées (Holway *et al.*, 2002a). La fourmi d'Argentine est connue pour avoir une très forte préférence pour les substances sucrées (Gomez Abal & Espadaler Gelabert, 2004). HELMS & VINSON (Helms & Vinson, 2002) ont démontré dans une étude sur *S. invicta*, que cette omnivorie est une des caractéristiques importantes qui permet à cette espèce d'être invasive. Ces auteurs estiment qu'il en est de même pour les autres espèces invasives, car cette omnivorie leur permet d'acquérir une autosuffisance alimentaire. La nourriture n'est plus alors un facteur limitant dans l'accroissement de leurs populations.

- **L'activité continue :**

L'activité continue (**Tableau 4**) constitue un facteur important en terme de compétition pour l'exploitation des sources de nourriture constantes telles que le miellat produit par les hémiptères. Une fois acquises, ces ressources ne sont plus délaissées par les ouvrières quel que soit le moment de la journée. Les autres espèces n'auront aucun créneau horaire pour fourrager sur ces sources stables.

^a La trophobiose est une association symbiotique entre deux organismes dont l'un fournit la nourriture à l'autre.

Mécanismes et comportements de compétitions

<p><i>Anoplolepis Gracilipes</i> Fourmi folle</p>	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Utilisation de composés chimiques défensifs (Fluker & Beardsle.Jw, 1970) ➤ Comportement agressif de la part des ouvrières (Haines & Haines, 1978) ➤ Active jour et nuit (Haines & Haines, 1978) ➤ Utilisation de composés chimiques défensifs (Holway, 1999; Holway & Case, 2001; Lieberburg <i>et al.</i>, 1975) ➤ Comportement agressif de la part des ouvrières (Blight <i>et al.</i>, 2010a; Holway, 1999; Human & Gordon, 1996, 1999; NEWELL & BARBER, 1913) ➤ Initie plus souvent les combats un contre un contre les fourmis natives (Holway & Case, 2001; Human & Gordon, 1999) ➤ Raid dans les nids des autres espèces (Fluker & Beardsle.Jw, 1970; Holway <i>et al.</i>, 2002a)
<p><i>Linepithema humile</i> Fourmi d'Argentine.</p>	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Prédation des reines ailées des espèces natives (Human & Gordon, 1996). ➤ Recrute un plus grand nombre d'ouvrières (Human & Gordon, 1996) pour la recherche et le transport (Holway, 1999; Human <i>et al.</i>, 1998) des proies que les fourmis natives ➤ Active durant toute l'année (Californie). Découvre et transporte les proies plus vite que les fourmis natives (Holway, 1998b; Human & Gordon, 1996; Human <i>et al.</i>, 1998) ➤ Ajuste le nombre d'ouvrières pour le fourragement à la densité des ouvrières natives présentes (Gordon, 1995; Holway, 1998b) ➤ Active jour et nuit (Human & Gordon, 1996)
<p><i>Pheidole Megacephala</i> Fourmi à grosse tête</p>	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Comportement agressif de la part des ouvrières (Fluker & Beardsle.Jw, 1970; Hoffmann, 1998; Lieberburg <i>et al.</i>, 1975) et des soldats (Fluker & Beardsle.Jw, 1970) ➤ Recrutement de masse (Lieberburg <i>et al.</i>, 1975) ➤ Active jour et nuit (Hoffmann, 1998)
<p><i>Solenopsis invicta</i> Fourmi de Feu</p>	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Utilisation de composés chimiques défensifs (Anderson <i>et al.</i>, 2010; Morrison, 2000) ➤ Comportement agressif de la part des ouvrières (Anderson <i>et al.</i>, 2010; Morrison, 2000) ➤ Raid dans les nids des autres espèces (Anderson <i>et al.</i>, 2010) ➤ Découvre et transporte les proies plus vite que les fourmis natives (Porter & Savignano, 1990) ➤ Active jour et nuit (Morrison, 2000)
<p><i>Wasmania auropunctata</i> Petite fourmi de Feu</p>	<ul style="list-style-type: none"> ➤ Recrute un plus grand nombre d'ouvrières pour la recherche des proies que les fourmis natives (Clark <i>et al.</i>, 1982) ➤ Plus compétente dans le déplacement des proies que les fourmis natives (Clark <i>et al.</i>, 1982) ➤ Vol de la nourriture aux autres fourmis (Brandao & Paiva, 1994) ➤ Active jour et nuit (Clark <i>et al.</i>, 1982)

Tableau 4 : Comportements et mécanismes compétitifs notés comme importants dans les interactions entre les espèces invasives et les fourmis natives. Modifié d'après Holway et al. (Holway et al., 2002a)

- **Les capacités de recrutement et de fourragement :**

Toutes les fourmis invasives pratiquent un recrutement de masse, monopolisant rapidement un très grand nombre d'ouvrières. L'unicolonialité permet une dominance numérique. De plus, à effectif équivalent, les fourrageuses des fourmis invasives polydomiques patrouillent sur une plus grande surface que les espèces à un seul nid. C'est la théorie « *Central-place foraging versus dispersed central-placed foraging* (Holway & Case, 2000) ». Cette dominance numérique est un facteur décisif dans l'acquisition des ressources.

Mais d'autres traits doivent aussi être pris en compte, comme **les moyens de défense et d'attaque**. Les fourmis invasives possèdent des moyens d'attaque efficaces, qui sont différents en fonction de la sous-famille à laquelle elles appartiennent (**Tableau 4**). Les ouvrières de *S. invicta* (Blum *et al.*, 1958) et *W. auropunctata* utilisent leur aiguillon pour injecter un venin dans le corps de leurs proies, ennemies ou compétiteurs. Les ouvrières de ces espèces invasives attaquent en groupe [ex : *L. humile* (Blight *et al.*, 2010a; Rowles & O'Dowd, 2007), *P. megacephala* (Hölldobler & Wilson, 1990)] et écartèlent leurs proies ou adversaires. Les ouvrières de *L. humile* déposent aussi du venin sur leurs adversaires (Bernard, 1968; Blight *et al.*, 2010a), alors que celles d'*A. gracilipes* projettent un jet d'acide formique (Hölldobler & Wilson, 1990). Les fourmis invasives ne sont pas mieux « dotées en armements » que les fourmis natives. Mais la possession de ces « armes » est une caractéristique nécessaire pour qu'elles fassent des envahisseurs performants. Ces espèces ont donc des traits démographiques qui leur permettent de s'installer rapidement dans des sites où la compétition est souvent affaiblie (Donoso *et al.*, 2010; Majer, 1994; Way *et al.*, 1997).

3. **Les Impacts des fourmis invasives**

- **Impacts écologiques**

D'une manière générale, les fourmis invasives affectent les communautés locales par le biais de la compétition, de la prédation et du parasitisme (Diamond & Case, 1986) (**Tableau 5**). C'est toutefois au niveau de l'exploitation des sources de nourriture que les fourmis invasives se montrent les plus habiles comme le montre le **tableau 4**.

Le remplacement par compétition des fourmis natives par les fourmis invasives est l'impact le plus largement rapporté et le plus dramatique (Hölldobler & Wilson, 1990). Dans

les zones envahies, l'abondance des fourmis natives peut être réduite jusqu'à plus de 90% (Human & Gordon, 1996; Morrison, 2002; Porter & Savignano, 1990). Le succès des espèces invasives repose souvent sur un manque de réactivité des fourmis indigènes. *W. auropunctata* est en passe de devenir la fourmi la plus nuisible des milieux tropicaux. Son impact sur la faune locale a été particulièrement bien étudié dans les îles Galápagos et dans l'archipel de la Nouvelle-Calédonie (Clark *et al.*, 1982; Jourdan, 1997; Lubin, 1984). En Nouvelle-Calédonie, elle constitue la menace la plus forte concernant la faune locale (Jourdan, 1997). En Guyane Française, cette fourmi est dans son biotope d'origine. Quand des *Pheidole* locaux se trouvent en compétition alimentaire avec elle, leurs ouvrières minor^a évitent le contact et procèdent au recrutement de leurs soldats, lesquels attaquent les petites ouvrières de *W. auropunctata*, les tuent en masse et les empêchent de fourrager. En Nouvelle-Calédonie, territoire envahi, la situation est différente. Quand les ouvrières minor des *Pheidole* locaux rencontrent celles de *W. auropunctata*, elles ne retournent pas vers leur nid pour y recruter des soldats. La confrontation leur est donc fatale et elles perdent le contrôle du site alimentaire. Les *Pheidole* de Nouvelle-Calédonie ne semblent pas « reconnaître » la dangerosité que représente *W. auropunctata*, une espèce nouvelle pour eux. Le résultat est dramatique pour la Nouvelle-Calédonie qui est un véritable sanctuaire recelant de très nombreuses espèces endémiques^b. Rien que pour les fourmis, on y dénombre 155 espèces, dont près des trois-quarts sont endémiques de cette île. Au cœur de la forêt dense humide, des 23 espèces de fourmis natives, seules 4 résistent encore à la poussée de la fourmi électrique. Dans les secteurs de forêts sclérophylles^c envahis par la fourmi électrique, quasiment toutes les fourmis indigènes ont disparu. Les pièges mis en place par des chercheurs de l'Institut de Recherche et de Développement de Nouméa ont capturé pratiquement trois millions ouvrières de la fourmi invasive contre seulement 16 fourmis locales appartenant à cinq espèces. Des lézards spécifiques de la Nouvelle-Calédonie (geckos et scinques) sont en train de disparaître car les fourmis locales constituaient leurs proies favorites (Jourdan & Chazeau, 1999) (*Tableau 5*).

L'impact exercé par les fourmis *Solenopsis invicta*, est essentiellement celui d'un prédateur, dont l'action s'exerce d'abord à l'encontre des fourmis indigènes (Vinson, 1994). Son influence au Texas a été évaluée au moyen de pièges régulièrement distribués le long d'un transect partant d'une région indemne pour aboutir à une région infestée, en passant par une région moyennement atteinte. Dans la région indemne on trouve 14 à 21 espèces de fourmis. Dans la zone moyennement infestée, on ne trouve plus que neuf espèces et seulement trois dans la zone fortement infestée (Camilo & Philips, 1990). Les batailles à l'issue des raids en

^a Type de caste chez ces fourmis.

^b Se dit d'une espèce présente seulement dans une région bien délimitée, le plus souvent peu étendue.

^c Se dit d'une plante dont les feuilles ont une cuticule épaisse, adaptées à la sécheresse.

ESPECES	FOURMIS	LOCALISATIONS	EFFETS / MÉCANISMES REPORTÉS
OISEAUX			
Hirondelle de mer (<i>Sterna fruscata</i>)	<i>A. gracilipes</i>	Seychelles	Échec de la nichée dans les zones envahies (Feare, 1999)
Goéland à ailes blanches (<i>Gygis alba</i>)	<i>A. gracilipes</i>	Seychelles	Mort des oisillons (Feare, 1999)
Gobe-moucheron à queue noire (<i>Polioptila melanura</i>)	<i>L. humile</i>	CA, USA	Échec de la nichée (Sockman, 1997)
7 espèces d'oiseaux	<i>S. invicta</i>	TX, USA	La suppression des fourmis accroît le succès de ponte (Drees, 1994)
Colin de Virginie (<i>Colinus virginianus</i>)	<i>S. invicta</i>	GA/FL/SC, USA	Déclin de la densité après invasion (Allen <i>et al.</i> , 2000)
Colin de Virginie (<i>Colinus virginianus</i>)	<i>S. invicta</i>	TX, USA	La suppression des fourmis accroît le taux de survie des poussins (Mueller <i>et al.</i> , 1999)
Hirondelle à front blanc (<i>Hirundo pyrrhonota</i>)	<i>S. invicta</i>	TX, USA	Réduction du succès de la nichée dans les zones envahies (Sikes & Arnold, 1986)
Canard carolin (<i>Aix sponsa</i>)	<i>S. invicta</i>	TX, USA	Prédation des oisillons et des œufs fendillés (Sikes & Arnold, 1986)
REPTILES & AMPHIBIENS			
Lézard <i>Mabuya seychellensis</i>	<i>A. gracilipes</i>	Seychelles, Bird Islands	Disparition des oisillons dans les zones envahies (Feare, 1999)
Lézard à cornes (<i>Phrynosoma coronatum</i>)	<i>L. humile</i>	CA, USA	Déplacement des proies (Suarez <i>et al.</i> , 2000)
Lézard à cornes (<i>Phrynosoma coronatum</i>)	<i>S. invicta</i>	TX, USA	Déplacement des proies (Suarez & Case, 2002)
Le crapaud de Houston (<i>Bufo houstonensis</i>)	<i>S. invicta</i>	TX, USA	Mort par piqûres (Fisher <i>et al.</i> , 2002)
Population de reptiles	<i>W. auropunctata</i>	N-Calédonie	La population décroît dans les zones envahies (Jourdan <i>et al.</i> , 2001)
MAMMIFERES			
Musaraigne (<i>Crocidura attenuate</i>)	<i>A. gracilipes</i>	Océan Indien	À disparu de l'île (Meek, 2000)
Musaraigne du désert (<i>Notiosorex crawfordi</i>)	<i>L. humile</i>	CA, USA	Corrélation négative entre le nombre de musaraignes capturées et la densité des fourmis (Laakkonen <i>et al.</i> , 2001)
Souris-pygmée de Taylor (<i>Baiomys taylori</i>)	<i>S. invicta</i>	TX, USA	La présence des fourmis influe sur l'emploi des micros-habitats saisonniers (Smith <i>et al.</i> , 1990)
Rats du coton (<i>Sigmodon hispidus</i>)	<i>S. invicta</i>	TX, USA	Pièges avec des rats du coton tués par des fourmis (Flickinger, 1989)

Tableau 5 : Exemples d'effets des fourmis invasives reportés sur la faune. Modifié d'après Holway *et al.* (Holway *et al.*, 2002a)

direction des nids des fourmis locales sont bien connues chez *S. invicta*. En six ou sept semaines, la fourmi de feu peut ainsi éliminer 1 200 ouvrières d'un nid de *Pogonomyrmex barbatus* au Texas (Hook & Porter, 1990).

En Australie, dans la forêt humide envahie par *P. megacephala*, la biomasse de celle-ci est 110 fois plus importante que l'ensemble des fourmis locales de la zone indemne. Le milieu est saturé par la fourmi invasive et les espèces natives ont disparu à l'exception de quelques espèces cryptiques (Hoffmann *et al.*, 1999).

Les observations faites sur l'archipel d'Hawaï, qui abrite un écosystème unique au monde, montrent que la myrmécofaune présente sur les 8 plus grandes îles est entièrement exogène (Reimer, 1994) (environ 40 espèces) et a des effets dévastateurs sur la faune terrestre native. Certaines espèces ont plus d'impacts comme *L. humile*, *P. megacephala*, *A. gracilipes* (Reimer, 1994).

Le déplacement des fourmis locales par les fourmis invasives est un phénomène général, rencontré chaque fois que cet aspect a été étudié.

- Impacts sur l'économie et l'agriculture

Les fourmis invasives tirent une grande partie de leur nourriture des substances sucrées excrétées par les cochenilles et les pucerons ; d'où l'importance de ces insectes du point de vue agricole (*Cf. p58, Impact des L. humile - §b*).

À Hawaï, la cochenille blanche, *Dysmicoccus neobrevipes* est une nuisance majeure pour les cultures d'ananas. La fourmi invasive *P. megacephala* tire profit des *D. neobrevipes* en consommant non seulement leur miellat mais aussi en interférant dans le contrôle biologique de cette espèce nuisible en la protégeant de ces ennemis naturels tels que les coccinelles (Jahn, 1992; Jahn & Beardsley, 1994).

Dans les zones urbaines, les fourmis de feu provoquent des dégâts aux installations électriques et piquent les Hommes et les animaux lorsqu'elles sont dérangées. Ces piqûres sont particulièrement désagréables et gênent considérablement l'activité agricole. Aux Etats-Unis, 14 millions de personnes se font piquer chaque année. Parmi ces personnes, certaines développent des réactions allergiques à la toxine venimeuse. Des décès ont été enregistrés dus aux chocs anaphylactiques.

Il est évidemment difficile de chiffrer le coût généré par les nuisances des fourmis invasives. Pour le seul État du Texas, on a estimé à 300 millions de dollars par an les pertes causées par les fourmis de feu en raison de leurs actions sur la vie sauvage, les récoltes et la santé humaine (Pimentel *et al.*, 2000).

4. Interventions et éradications des populations de fourmis invasives

Que faire lorsqu'un territoire est envahi ? Il convient en premier lieu de définir une stratégie qui inclut tous les aspects du management depuis le contrôle jusqu'à l'éradication. L'identification des pratiques déjà opérationnelles permet de mettre en place une réponse standardisée.

Les premières tentatives de contrôle de fourmis invasives ont été rapidement mises en place après l'observation des premières nuisances. En 1918, HORTON, propose différents pièges (ponts-levis, appâts, fumigations des nids artificiels...) à mettre en place dans les orangeries (Horton, 1918) de Louisiane et de Californie. Dès 1920, BARBER (Barber, 1920) expose la « futilité » de l'utilisation d'appâts toxiques tuant instantanément les fourmis d'Argentine. Il explique que « quelques ouvrières vont être tuées, mais que la masse des fourmis va rapidement reconnaître la source de mortalité et éviter "the doctored food" » (Barber, 1920). Ce genre d'appât ne peut être utile, selon lui, que dans les habitations, sachant que cela ne serait être permanent (Barber, 1920) (quelques semaines). BARBER (Barber, 1920) va jusqu'à proposer un protocole de contrôle organisé avec cartographie des lieux envahis afin d'éviter l'expansion de l'invasion. Cependant, ces mesures locales n'ont pas suffi à contenir l'invasion de la fourmi d'Argentine aux USA. Cent vingt ans après son arrivée, la fourmi d'Argentine a colonisé 32 États (Wetterer *et al.*, 2009).

Aux États-Unis, à partir de 1937, des protocoles ont été mises en place contre *S. invicta*. Certains se sont avérés efficaces à l'échelle locale mais pas aux échelles régionales et nationales puisque les fourmis de feu ont continué à progresser, jusqu'à occuper une surface de 100 millions d'hectares (Silverman & Brightwell, 2008). Après des décennies d'utilisation de divers produits chimiques à base d'arsenic et de cyanure, les recherches se sont portées sur des régulateurs de croissance et des neurotoxiques comme l'imidaclopride et le fipronil (Williams *et al.*, 2001). À Hawaï, *P. megacephala* a été éliminée d'une parcelle d'environ 1 hectare par l'application d'appâts durant 16 semaines (Reimer & Beardsley, 1990). Aux Galápagos, *W. auropunctata* est présente depuis plus de 80 ans et est établie sur plusieurs îles et îlots. Sur certaines des petites îles, des programmes d'éradication ont été couronnés de succès (Causton *et al.*, 2005). Sur l'île Christmas, une éradication d'*A. gracilipes* en deux phases a été mise en place. La première phase consistait en opération d'éradication par l'utilisation d'appâts toxiques pour les zones accessibles à pied. Durant cette phase, 99% des *A. gracilipes* ont été éliminées (Silverman & Brightwell, 2008). Cependant, des propagules situées dans des zones inaccessibles ont continué à se propager. Lors de la seconde phase, de larges quantités d'appâts chimiques ont été dispersées par hélicoptère (11 000kg sur plus de 2 500 hectares). Une réduction de 99% des individus d'*A. gracilipes* a été constatée en moins de quatre semaines. Ce succès est dû en grande partie à l'utilisation intensive des appâts chimiques, au choix du traitement et à l'implication du gouvernement local (Silverman & Brightwell, 2008).

C. La fourmi d'Argentine *Linepithema humile*

La fourmi d'Argentine tire son nom du fait que la première description qui en a été faite provenait d'un échantillon récolté à Buenos-Aires. Pour l'heure en France métropolitaine, parmi les cinq espèces de fourmis les plus invasives du monde, seule la fourmi d'Argentine est considérée comme établie.

1. Présentation et biologie de l'espèce en situation d'invasion

a. Systématique :

Une ouvrière décrite pour la première fois par le myrmécologue autrichien GUSTAV MAYR en 1868 (Mayr, 1868) est nommée *Hypoclinea humilis*. Vingt ans plus tard, EMERY (Emery, 1888) la nomme *Iridomyrmex humilis*. En 1913, les mâles et reines sont décrits par WHEELER (Wheeler, 1913). Elle prendra le nom de *Linepithema humile* (MAYR) après les travaux de SHATTUCK en 1992 (Shattuck, 1992).

L. humile appartient à la famille des *Formicidae* et à la sous-famille des *Dolichoderinae*. Son identification nécessite une loupe binoculaire à cause de sa petite taille (2 à 3 mm ; *Schéma 4*).

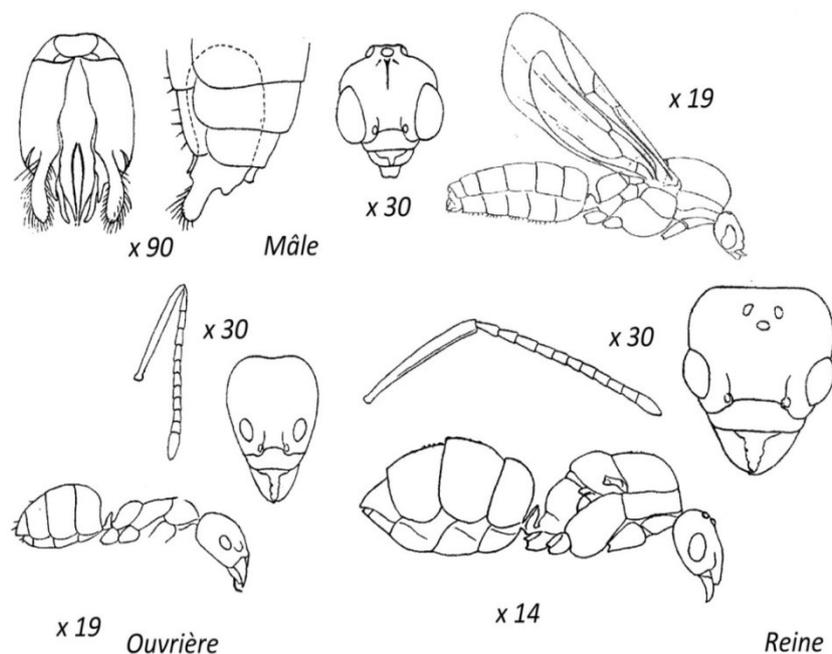


Schéma 4 : Représentations schématiques des têtes, antennes & profils des différentes castes chez la fourmi d'Argentine (mâle, reine et ouvrière), ainsi que les génitalia de face et de profil des mâles. D'après Chopard (Chopard, 1921).

Cette sous-famille est caractérisée par un cloaque anal se présentant sous forme d'une fente transversale, par un gastre à quatre segments visibles, par une écaille pétiolaire basse, par un aiguillon atrophié ou absent (*Schéma 4*) et par des ouvrières monomorphes. Elles ont une couleur homogène brun clair. L'abdomen peut être translucide en cas de consommation importante de liquide (physogastrie). Leurs antennes sont composées d'un dernier segment sans massue beaucoup plus long que les 10 précédents. Leur corps est élancé, avec une tête oblongue et pointue vers l'avant (*Schéma 4*).

b. Cycle de reproduction :

Chez *L. humile*, le renouvellement de l'espèce est assuré par les reines fécondées car les ouvrières ne pondent jamais d'œufs reproducteurs (Benois, 1973; Markin, 1970). Une reine peut pondre jusqu'à 60 œufs par jour (Benois, 1973). La plupart du temps les ouvrières s'occupent des soins au couvain et du fourragement (Bernard, 1968). Cependant des reines nouvellement inséminées peuvent participer aux soins du couvain (Markin, 1970). En zone envahie, le cycle biologique des fourmis d'Argentine est très influencé par les facteurs climatiques (humidité et température). Ainsi, la ponte de la reine est influencée par l'abondance de la nourriture récoltée et subit des fluctuations saisonnières liées aux facteurs climatiques (Benois, 1973).

En Provence, l'hivernation des fourmis d'Argentine est de courte durée (2 à 3 mois) et elle n'est pas totale. Si les conditions sont favorables, il peut y avoir de faibles reprises de ponte. La ponte des reines est surtout printanière et non-continue. Le maximum de la ponte s'effectue en avril-mai, suivi d'une coupure durant les mois chauds et secs de mi-juin à fin août, et enfin d'une reprise en début d'automne (septembre et octobre). La ponte d'automne donnera le couvain hivernant (Benois, 1973). Dans le sud de la France, les sexués ailés sont produits (Benois, 1973; Keller *et al.*, 1989) du mois de mai au mois de juillet. Les larves mâles sont produites environ deux semaines avant les larves femelles (Benois, 1973; Keller *et al.*, 1989; Markin, 1970). Il n'y a pas de sexués ailés dans les colonies en hiver. Au mois de mai, juste avant la période de différenciation des larves sexuées, 90% des reines fécondées sont exécutées (Benois, 1973; Keller & Passera, 1989a). Pourquoi cette exécution ? D'après KELLER *et al.* (Keller *et al.*, 1989) le coût énergétique qu'entraînerait la conservation et l'élevage de toutes les reines pour la colonie serait trop important.

Pendant la période d'essaimage, le vol des mâles a lieu au crépuscule (McCluskey, 1963) et ceci sur quelques mètres jusqu'au nid voisin où ils fécondent les femelles vierges. Certains auteurs ont signalé quelques vols de sexués mâles et femelles, en 1908 (Newell & Barber, 1913), en 1920

(Chopard, 1921) ; cependant, en règle générale, les reines bien qu'ailées, n'y participent pas. Elles sont incapables de voler ne stockant que peu d'hydrates de carbone dans leur corps gras.

Les mâles s'accouplent une seule fois. Les femelles par contre peuvent s'accoupler avec plusieurs mâles (Keller & Passera, 1992). Durant cette période d'accouplement, les mâles étrangers ne sont pas attaqués par les ouvrières et peuvent même être transportés dans le nid par celles-ci (294, 405). Les nouvelles reines fécondées vont rester dans leur nid et ainsi augmenter le degré de polygynie de la colonie. La colonie se scindera alors en colonie-filles si elle devient surpeuplée.

c. Types de fondation et modes de dispersion :

Cette espèce est remarquable par son fort degré de polygynie. En effet, on compte plusieurs dizaines de reines fécondées par nid. Ceci assure à l'espèce un potentiel reproducteur considérable.

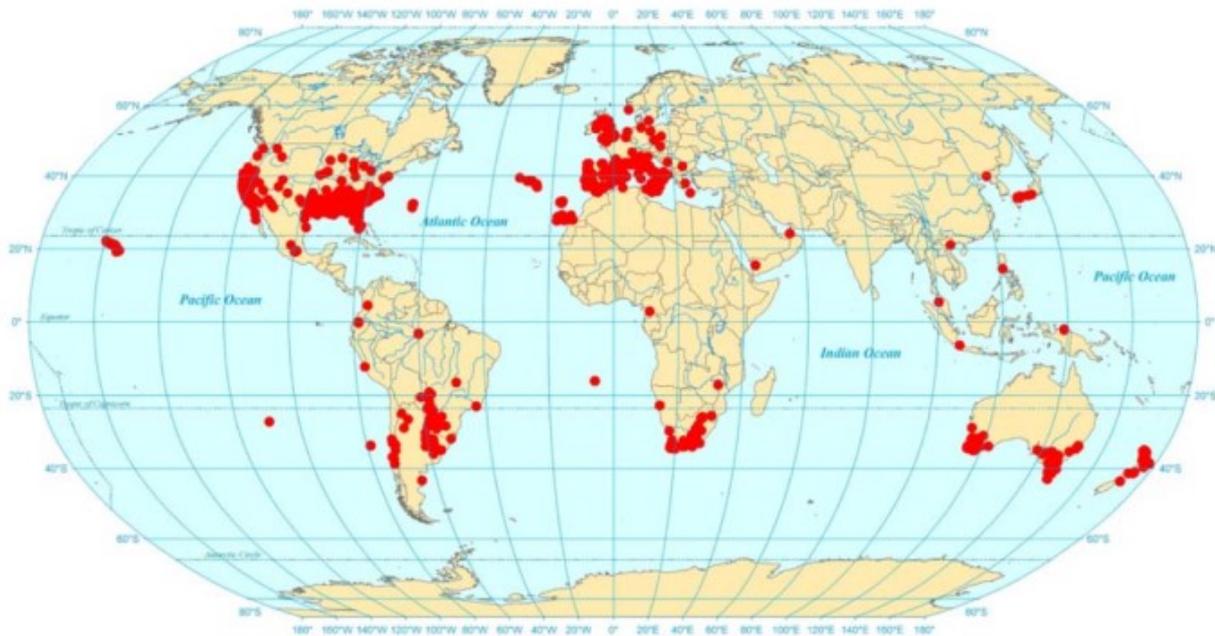
La dissémination s'effectue par le départ de la colonie-mère de plusieurs reines accompagnées d'ouvrières (Silverman & Nsimba, 2000). La fondation de nouvelles colonies-filles est dépendante de la colonie mère. Ces nouveaux nids s'installent à quelques mètres du nid maternel et mèneront leur propre existence en gardant ou non des relations avec le nid d'origine. Ce sont des nids satellites. Il s'agit d'une espèce unicoloniale, selon la définition de WILSON (Wilson, 1971), c'est-à-dire que plusieurs nids sont reliés entre eux. Ce réseau permet des échanges de couvain et d'adultes (Chopard, 1921), c'est le polycalisme. La dissémination se fait donc par « bouturage » ou « sociotomie » sur de courtes distances [100m maximum pour les reines (Ingram & Gordon, 2003)]. Elle est à l'origine d'une colonisation en « tâche d'huile » et densifie l'implantation d'une espèce (Holldobler & Wilson, 1977).

L'implantation d'un petit nombre d'ouvrières (10 environ) et d'une reine peut suffire pour former une nouvelle colonie (Hee *et al.*, 2000). La taille de la propagule conditionne le taux de réussite de l'implantation. L'unicolonialité permet d'occuper le terrain en multipliant les sociétés d'une même espèce. Cette densité locale a pour conséquence l'entière domination de l'habitat (Holldobler & Wilson, 1977). L'emplacement du nouveau nid dépend des conditions du sol et de la saison (Barber, 1920; Brightwell *et al.*, 2010). L'hiver, plusieurs petites colonies peuvent s'agréger en une seule plus grosse qui peut à nouveau se diviser au début du printemps ou en été (Barber, 1920; Chopard, 1921). Mais l'unicolonialité limite notamment la colonisation lointaine, à moins que cette dernière ne soit réalisée par l'homme, lors de commerce de fruits, plantes, bois, cafés mais aussi le transport des matériaux de construction (Barber, 1920).

La dissémination des fourmis d'Argentine paraît suggérer une vitesse de dispersion plus lente que celle des autres fourmis se reproduisant grâce aux vols nuptiaux (Holway, 1998b). Cette vitesse varie selon les sources consultées depuis 16m /an (Holway, 1998b), 300m /an (Human *et al.*, 1998), 500m /an (Sanders *et al.*, 2001) ou 800m /an (Way *et al.*, 1997). Au Portugal, pendant la première

phase de l'invasion, la vitesse de propagation était proche des 800m/ an. Aujourd'hui, elle ne serait que de 30m /an, grâce à la faune locale de fourmis qui présente une forte résistance à l'invasion dans les habitats non endommagés (Way *et al.*, 1997). De plus cette vitesse de dispersion n'est pas constante, mais varie suivant l'habitat envahi (Sanders *et al.*, 2001), la saison ou encore les conditions climatiques qui peuvent variées d'une année sur l'autre (Suarez *et al.*, 2001). La vitesse de colonisation augmente avec la proximité d'une source d'eau permanente (Holway, 1998b). Les effectifs augmentent également les années de fortes précipitations (DiGirolamo & Fox, 2006).

2. Historique et localisation de sa dispersion



Carte 1 : Distribution mondiale de la fourmi d'Argentine répartie sur 2 100 sites. Carte d'après Wetterer *et al.* (Wetterer *et al.*, 2009)

a. Une invasion mondiale :

La fourmi d'Argentine a été collectée pour la première fois en dehors de son aire de répartition, sur l'île de Madère, en 1847 (Wetterer *et al.*, 2009), mais ce spécimen ne sera identifié qu'en 1895 (Forel, 1895). En 1891, elle atteint les USA à la Nouvelle Orléans (NEWELL & BARBER, 1913) probablement grâce au trafic maritime depuis le Brésil (Barber, 1920). Avec l'essor du commerce international, elle est très rapidement dispersée et signalée dans de nombreuses régions du globe. Elle est signalée en Californie en 1907 (Horton, 1918; NEWELL & BARBER, 1913). Puis elle se dissémine rapidement à d'autres états du sud (Titus, 1905) comme la Louisiane (Barber, 1920; Horton, 1918), le Texas, puis, plus au nord, le Tennessee (Barber, 1920).

En un peu plus d'un siècle, les fourmis d'Argentine natives d'un pays à climat subtropical ont envahi et se sont établies dans les régions à climat méditerranéen et subtropical (Passera, 1994; Sanders *et al.*, 2001; Suarez *et al.*, 2001) de tous les continents (

Carte 1). Elle atteint le continent européen vers 1890 au Portugal (Wetterer & Wetterer, 2006), puis l'Afrique avec l'Afrique du Sud (Skaife, 1955) en 1908, le Maroc en 1956 (Wetterer *et al.*, 2006) et la Tunisie en 2005 (Wetterer *et al.*, 2009). Elle se propage en Océanie avec l'Australie en 1939 (Passefield, 1968), Hawaï en 1940 (Zimmerman, 1941), les Bermudes en 1949 (Bennett & Hughes, 1959) et la Nouvelle-Zélande via l'Australie (Green, 1990). Le dernier continent atteint est l'Asie, avec l'installation de colonies au Japon en 1993 (Miyake *et al.*, 2002; Sugiyama, 2000). Enfin, elle est détectée aux Émirats arabes unis (Radchenko, 2005), en 1995, sur l'île de Sainte Héléne dans l'océan Atlantique (Wetterer *et al.*, 2007a) en 2002 et finalement en Corée du Nord et au Vietnam (Radchenko, 2005) en 2005 (

Carte 1).

On notera qu'elles ont réussi à s'installer dans des zones non optimum, en trouvant refuge dans les habitations humaines (Gomez *et al.*, 2005; Suarez *et al.*, 2001; Ward, 1987). Son potentiel d'expansion a été récemment analysé, en relation avec le réchauffement climatique prévoyant une expansion possible dans les zones tempérées (Roura-Pascual *et al.*, 2004).

b. Une invasion européenne :

En Europe, l'île de Madère semble avoir été le point de départ de l'infestation du continent. En 1847 et 1858, des individus y sont collectés par le coléoptériste WOLLASTON et déposés en collection (Wetterer *et al.*, 2006) avant même sa description par MAYR en 1868. En 1894, SCHMITZ envoie en Suisse à FOREL des spécimens d'une « *calamité pour le public* (Schmitz, 1896) » pour identification. FOREL les déterminera comme étant *I. humilis* (Forel, 1895; Wetterer *et al.*, 2006).

Au XIXe siècle, l'île de Madère était une plaque tournante du commerce entre le Portugal et ses colonies en Amérique du Sud. Différentes collections de spécimens suggèrent que les fourmis d'Argentine furent d'abord importées vers Madère puis involontairement « dispersées » vers le Portugal (Wetterer *et al.*, 2006; Wetterer & Wetterer, 2006). Les premières citations de la présence de cette fourmi en Europe continentale viennent du Portugal entre 1890 et 1896 (Coutinho, 1929; Martins, 1907; Schmitz, 1897; Wetterer *et al.*, 2009). Douze ans après le Portugal et plus de 44 ans après l'île de Madère, *I. humilis* est citée en Italie [1902] (Silvestri, 1922) ; suivront ensuite de nombreux pays et îles à travers tout le bassin méditerranéen (*Tableau 6*).

Actuellement, la fourmi d'Argentine est localisée le long de 6 000km du littoral (Giraud *et al.*, 2002) allant de l'Italie à la côte atlantique française et est présente sur 6 des 7 plus grosses îles de Méditerranée [Sicile (Wetterer *et al.*, 2009), Sardaigne (Casevitz.J, 1974), Corse (Bernard, 1968),

Crète (Euroaea, 2013), Eubée (Euroaea, 2013) et Majorque (Espadaler, 1997)]. En 2004, elle n'est pas présente sur Chypre (Euroaea, 2013).

Première citation *in natura*

MADÈRE, 1858 (WETTERER <i>ET AL.</i> , 2006) et PORTUGAL, 1890 (MARTINS, 1907)	MONACO, 1921 (CHOPARD, 1921)
FRANCE, 1905 (BLANC, 1961) et la CORSE, 1957 (BERNARD, 1960, 1968)	GRÈCE, 1967 (BERNARD, 1968)
ITALIE, 1906 (SILVESTRI, 1922), SICILE, 1926 (WETTERER <i>ET AL.</i> , 2009) et SARDAIGNE, 1974 (CASEVITZ.J, 1974)	CRÈTE, 2004 (EUROAEA, 2013)
ILES DES CANARIES, 1909 (STITZ, 1916)	MALTE, 1968 (BARONI URBANI, 1968)
L'ESPAGNE, 1916 (FRISQUE, 1935) et les ÎLES DES BALÉARES, 1953 (GOMEZ & ESPADALER, 2006)	BULGARIE, 2004 (EUROAEA, 2013)
BOSNIE, 1916 (FRISQUE, 1935)	GIBRALTAR, 2004 (EUROAEA, 2013)

Première citation en tant que nuisance dans des zones urbaines

ROYAUME UNI [IRELAND, 1899 (CHOPARD, 1921) ; ECOSSE, 1912 (DONISTHORPE, 1927); ANGLETERRE, 1915 (DONISTHORPE, 1916)]	AUTRICHE, 1952 (HÖLZEL, 1966)
ALLEMAGNE, 1901 (STITZ, 1939)	SUISSE, 1980 (KUTTER, 1981)
BELGIQUE, 1911 (BONDROIT, 1911)	SUÈDE, 1995 (DOUWES, 1995)
ILES DE GUERNESEY (1927) (DONISTHORPE, 1927)	PAYS BAS, 2002 (VIERBERGEN, 2003)
RÉPUBLIQUE TCHÈQUE, 1947 (NOVAK, 1947)	NORVÈGE, 2004 (GOMEZ <i>ET AL.</i> , 2005)

Tableau 6 : Premières citations de la présence de la fourmi d'Argentine dans les pays européens (*in natura* & dans les zones urbaines). Modifié d'après Wetterer et al. (Wetterer et al., 2009)

En France, BLANC (Blanc, 1961) signale sa présence dans le Var à La Seyne-sur-Mer en 1905 et MARCHAL (Marchal, 1917) la signale en 1919 à Cannes, après que les habitants se soient plaints des dégâts produits par sa présence. Le 13 Juin 1920, un arrêté préfectoral des Alpes-Maritimes est émis, « *considérant que la présence sur le littoral et notamment à Cannes de la fourmi d'Argentine est de nature à porter un grave préjudice à l'agriculture et à l'hygiène des habitations* » et « *qu'il y a lieu de*

procéder d'urgence, à la destruction méthodique des foyers d'invasion » afin d' « enrayer l'extension et d'en débarrasser le littoral ». La fourmi d'Argentine aurait été introduite à La Seyne-sur-Mer via l'importation de plants de palmiers depuis les îles Canaries (Chopard, 1921; Veyret, 1961) et à Cannes via l'importation d'orchidées et de fougères tropicales depuis l'Amérique du Sud (Chopard, 1921). BERNARD la signale ensuite, en 1935 à Mandelieu et Saint Aygulf (Bernard, 1935). Elle a également été signalée en 1957 (Bernard, 1960) en Corse (Bernard, 1968; Casevitz.J, 1974). Puis en 1970, BENOIS (BENOIS, 1973) la signale à La Ciotat en 1972 et à Nice en 1973.

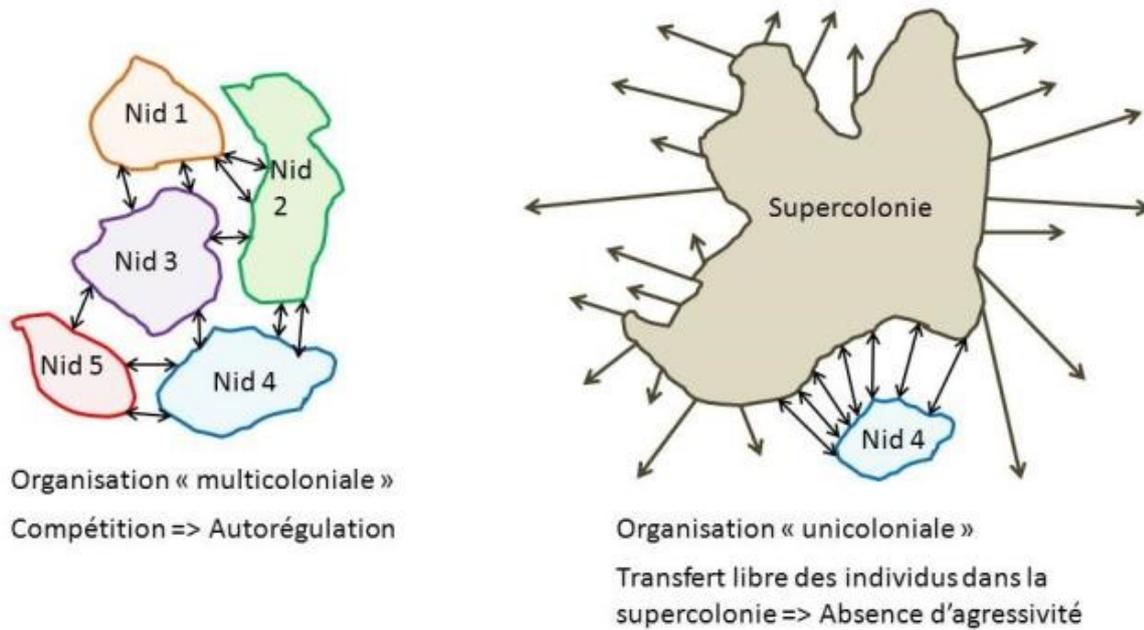
Depuis plus de trente ans, elle s'est implantée dans la région de Perpignan, à Port-Leucate (Passera, 1977). En 2005, elle est signalée sur l'île des Embiez (Blanc, 2006) et en 2006, sur les deux principales îles de l'Archipel des îles d'Or : Porquerolles et Port-Cros (Orgeas & Ponel, 2009).

c. Supercolonies : Génétique, comportement et structure coloniale

La raison fondamentale du succès écologique rencontré par *L. humile* réside dans la modification de la structure sociale quand elle envahit de nouveaux territoires. Il existe de nombreuses études sur leurs comportements en situation d'invasion et en zones natives, parfois étayées par des études génétiques (Heller, 2004; Suarez *et al.*, 1999; Tsutsui & Case, 2001; Tsutsui *et al.*, 2001). Dans les zones natives, en Amérique du Sud, les colonies de fourmis d'Argentine sont génétiquement différentes, relativement monogynes et très agressives les unes envers les autres (Suarez *et al.*, 1999). En situation d'invasion, la perte de diversité génétique (Giraud *et al.*, 2002; Suarez *et al.*, 1999), due éventuellement à un goulot d'étranglement génétique, aurait pour conséquence une homogénéisation des signatures chimiques.

Cette homogénéisation des signatures expliquerait, en partie, la modification de leurs comportements. La majorité des fourmis d'Argentine étant issue d'un faible nombre de colonies originelles (Tsutsui *et al.*, 2000) se reconnaît comme parentes, favorisant la fusion des différentes colonies (Tsutsui *et al.*, 2000) (*Schéma 5*).

Une perte des gènes intervenant au cours de la synthèse des signaux de reconnaissance pourrait avoir comme conséquence une diminution des interactions négatives entre les individus. C'est l'hypothèse du « genetic cleansing » émise par GIRAUD *et al.* (Giraud *et al.*, 2002). La diminution du coût énergétique occasionnée par l'absence d'agressivité entre colonies permettrait d'en augmenter la productivité, tout en créant des supercolonies avec de très fortes densités. Cette densité confère un avantage compétitif décisif aux *L. humile* (Holway & Case, 2001). De nombreuses études montrent ce phénomène d'unicolonialité (Giraud *et al.*, 2002; Jaquier *et al.*, 2005; Suarez *et al.*, 1999). Ces supercolonies génétiquement homogènes sont plus agressives que les colonies natives hétérogènes (Suarez *et al.*, 1999) ce qui constitue une barrière à l'établissement de nouvelles



*Schéma 5 : Organisations multicoloniale ou unicoloniale de la fourmi d'Argentine *Linepithema humile*.*

introductions de fourmis d'Argentine en provenance d'Amérique du Sud (Tsutsui *et al.*, 2003). Une étude génétique et comportementale sur les fourmis d'Argentine d'Europe conduite par GIRAUD (Giraud *et al.*, 2002) démontre que les comportements des ouvrières lors des rencontres dyadiques sont non agressifs à l'intérieur d'une même supercolonie. Ces auteurs considèrent la zone étudiée comme une gigantesque supercolonie (supercolonie principale) localisée sur plus de 6 000 Km (Giraud *et al.*, 2002) qui se compose de plusieurs millions d'individus (Jaquierey *et al.*, 2005; Wetterer & Wetterer, 2006).

Une autre supercolonie nommée « Catalane », bien plus petite est circonscrite à une zone au nord-est de l'Espagne (Giraud *et al.*, 2002). Une très forte agressivité entre individus appartenant aux deux supercolonies lorsqu'ils sont mis en présence un contre un, en laboratoire, est également montré (Giraud *et al.*, 2002; Jaquierey *et al.*, 2005). Il n'y a pas de flux de gènes entre les deux supercolonies (Jaquierey *et al.*, 2005). BLIGHT *et al.* (Blight, 2010; Blight *et al.*, 2010b) mettent en évidence une troisième supercolonie grâce à des tests comportementaux (100 ouvrières contre 100 ouvrières) couplés à l'étude des signatures chimiques. Cette supercolonie localisée en Corse et sur le littoral français a été nommée supercolonie Corse.

d. Biotope :

La fourmi d'Argentine privilégie les milieux ouverts (Way *et al.*, 1997), ne pénétrant dans les milieux fermés que lorsqu'elle atteint de fortes densités (Gomez & Oliveras, 2003; Human & Gordon, 1996; Ward & Harris, 2005; Ward, 1987; Way *et al.*, 1997). En Provence, on la retrouve le long du littoral (Blight *et al.*, 2010b) dans les zones urbaines (Orgeas & Ponel, 2009) [Cannes

(Chopard, 1921), Les Embiez, Saint Cyr (Blanc, 2006), Marseille (obs O. BLIGHT, E. PROVOST & M. RENUCCI), Toulon (Blanc, 2006)...], les cistaies (Orgeas & Ponel, 2009), les pinèdes (Blanc, 2006), les zones de « Défense des Forêts Contre les Incendies » [D.F.C.I] (Orgeas & Ponel, 2009), les oliveraies (Orgeas & Ponel, 2009), les vignes (Blanc, 2006; Orgeas & Ponel, 2009) ou les cultures (Blanc, 1951; Orgeas & Ponel, 2009). Son préférendum d'habitat est caractérisé par des taux d'humidité modérés et des températures moyennes. Les limites à l'expansion de la fourmi d'Argentine sont essentiellement abiotiques (Silverman & Brightwell, 2008). Il semble que les colonies de fourmis d'Argentine ne résistent pas à de longues périodes de froid [en dessous de 0°C (Herbert, 1932)]. C'est ainsi qu'en Nouvelle-Zélande, les basses températures limitent l'invasion des fourmis d'Argentine (Harris, 2002). Les études réalisées en Californie montrent clairement comment elle pénètre dans les zones sèches depuis les zones urbaines et ce jusqu'à environ 100 mètres dans les milieux de végétation naturelle et 25 mètres en milieu xérophile. Les zones urbaines, formant des « îlots » d'humidité, sont utilisées par la fourmi d'Argentine comme refuges (Gomez Abal & Espadaler Gelabert, 2004; Holway, 1998a; Holway *et al.*, 2002b; Human *et al.*, 1998; Suarez *et al.*, 1998). Une autre forme d'expansion en zones ripariennes^a consiste à remonter les cours fluviaux et de là, à envahir les zones périphériques (Espadaler & Gomez, 2003; Holway, 1995; Ward, 1987). Les fourmis d'Argentine sont plus abondantes dans les zones au sol très humide (Holway *et al.*, 2002b). À Hawaï, on retrouve des fourmis d'Argentine jusqu'à 2 880m d'altitude (Cole *et al.*, 1992). En Afrique du Sud, l'invasion avance plus rapidement dans la végétation riparienne que dans le finbos^b. En Californie (aux environs de San Diego), la fourmi d'Argentine n'arrive pas à pénétrer dans les zones présentant un profil de température élevée et peu de couverture végétale (Holway, 1998a, b; Holway *et al.*, 2002b). L'activité des récolteuses cesse lorsque la température dépasse les 40°C (Holway *et al.*, 2002b). Malgré ces conditions de température, c'est en général, la meilleure tolérance thermique de la fourmi d'Argentine par rapport aux espèces natives, qui est la clé de son succès, lui permettant d'être active alors que beaucoup de ses concurrentes directes sont inactives (Human *et al.*, 1998). Ces périodes peuvent être mises à profit par la fourmi d'Argentine pour envahir de nouveaux territoires pratiquement sans compétition. Quand le reste des espèces établies réapparaît après une période de léthargie, elles se trouvent confrontées à une concurrente bien établie dans l'habitat (Sanders *et al.*, 2001).

Une fois que la colonie s'est installée, il peut se passer une période de latence où elle se reproduit jusqu'à atteindre un seuil critique. Pendant cette phase, il est commun d'observer *L. humile* avec des fourmis autochtones, se partageant l'écosystème. Une fois cette phase passée, la fourmi d'Argentine va monopoliser les ressources locales, éliminant ainsi la faune locale (Holway *et al.*, 2002a).

^a Végétation présente sur les rivages des cours d'eau.

^b Formation végétale d'Afrique du Sud dans une région à climat de type méditerranéen.

3. Les interactions

a. Ecologiques :

➤ Interactions myrmécologiques :

La fourmi d'Argentine déplace ou élimine la faune locale en particulier celle des autres invertébrés, mais entre avant tout en compétition avec les fourmis locales (Holway *et al.*, 2002a; Rowles & O'Dowd, 2007; Sanders *et al.*, 2003; Silverman & Brightwell, 2008). En monopolisant à grande vitesse les ressources, elle prive les fourmis natives de leur alimentation ordinaire (Human & Gordon, 1997) (*Figure 5*). En Californie, dans les zones de contact entre les espèces indigènes et la fourmi d'Argentine, 95% des sources alimentaires sont trouvées en premier par l'espèce invasive, tant le nombre de ses exploratrices est élevé (Holway, 1995; Human *et al.*, 1998). Ces sources alimentaires sont ensuite très rapidement exploitées grâce à un recrutement de masse. La vitesse de mobilisation est encore un atout quand il faut livrer combat. Le recrutement de masse submerge les espèces locales. Bien que dépourvue d'aiguillon, la fourmi d'Argentine émet des gouttes de poison qu'elle dépose avec habileté sur la cuticule de ses adversaires (Passera, 2006). Grâce à sa mobilité, la fourmi d'Argentine initie 75% des rencontres avec les fourmis natives de Californie et donc reste maîtresse du terrain (Holway & Case, 2001; Human & Gordon, 1999). En Californie, ce sont d'autres *Dolichoderine*, *Tapinoma sessile* et *Liometopum occidentale* qui disparaissent les premières lors de l'arrivée de la fourmi d'Argentine (Ward, 1987). Entre Collioure et Narbonne-Plage, on trouve ainsi 17 espèces de fourmis locales dans les stations balnéaires non encore envahies par *L. humile* (Passera, 1977). À Port-Leucate, où la fourmi d'Argentine a été introduite vers 1963, il ne reste plus que deux espèces de fourmis indigènes, quelques nids de *Plagiolepis pygmaea* et de *Solenopsis fugax* (Passera, 1977).

➤ Interactions avec la faune native :

Compte tenu du rôle écologique joué par les fourmis éliminées par les espèces invasives, il n'est pas surprenant que d'autres invertébrés ou vertébrés, soient affaiblis, par ricochet (*Figure 5*). L'effet est particulièrement bien marqué dans des écosystèmes insulaires (Medeiros *et al.*, 1986).

En Californie, lors de l'invasion de *L. humile*, les collemboles, les diptères et les arachnides disparaissent, alors que les carabiques et isopodes sont surreprésentés (Human & Gordon, 1997). Des observations comparables, réalisées par COLE *et al.* (Cole *et al.*, 1992) et KENNEDY (Kennedy, 1998), montrent la raréfaction de la faune des pollinisateurs à Hawaï, dans les secteurs envahis par la fourmi d'Argentine. La disparition des fourmis locales entraîne à son tour la disparition des vertébrés qui s'en nourrissent. Par sa présence, la fourmi d'Argentine appauvrit ou décime la faune indigène

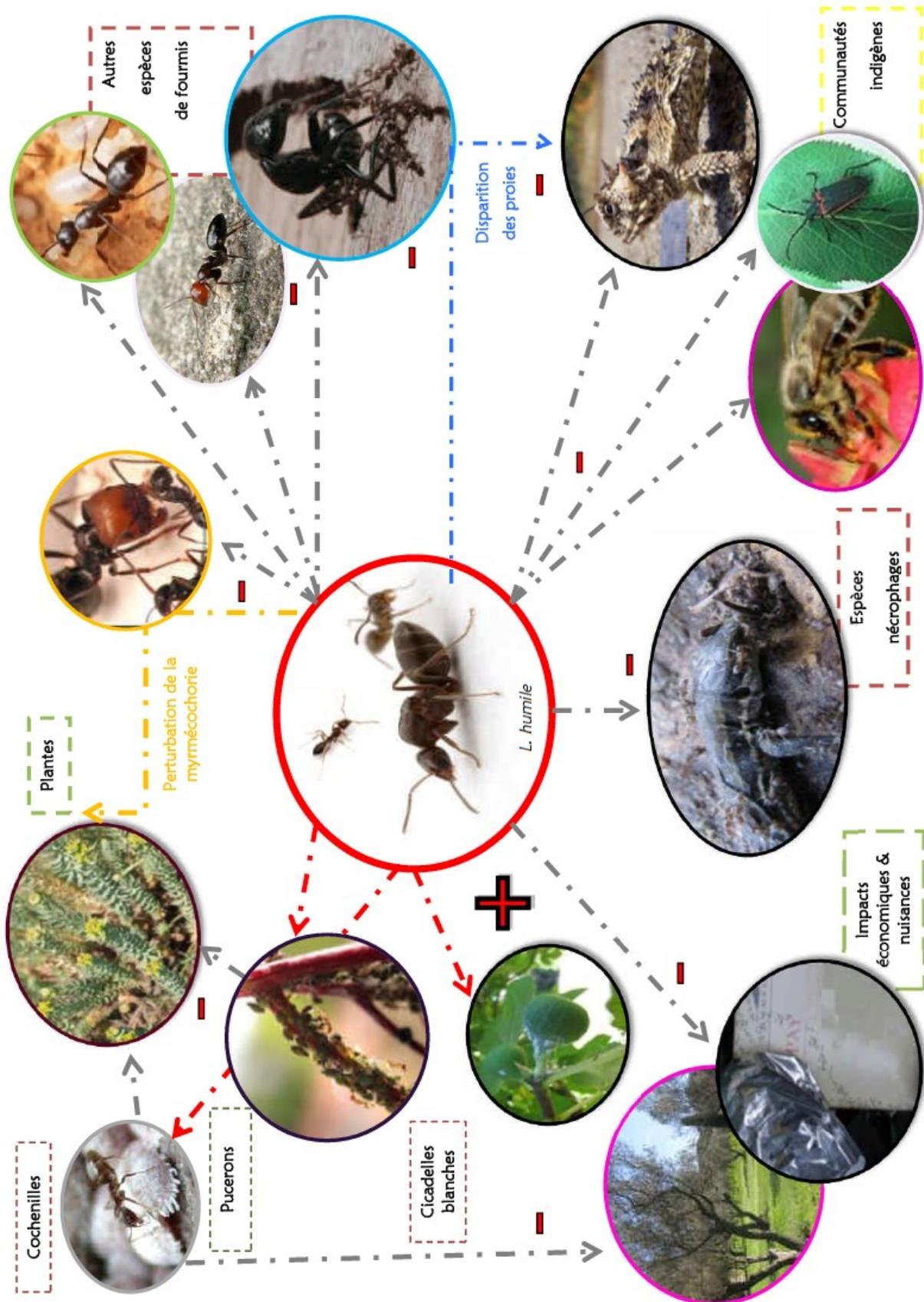


Figure 5 : Schéma des impacts de la fourmi d'Argentine.

des biotopes qu'elle colonise. Dans les régions d'Hawaï infestées par ces fourmis, le nombre de larves de papillons de nuit endémiques comme *Agrotis sp.* et *Peridroma sp.* est plus faible par rapport au nombre trouvé dans les régions non envahies. Dans ces mêmes régions, les nids des abeilles primitives *Nesoprosopis sp.*, construits dans le sol disparaissent (Medeiros *et al.*, 1986).

➤ Modifications des interactions avec la flore :

L'un des enjeux majeurs en conservation est le maintien des interactions entre les plantes et les fourmis indigènes. En effet, la dispersion des graines par les animaux est une des relations de mutualisme les plus remarquables et les fourmis y sont très impliquées (myrmécochorie). Ce mode de transport et de dispersion des graines permet de réduire la prédation des graines par les rongeurs ou les oiseaux tout en augmentant leur probabilité de germination (Christian, 2001; Ness & Bronstein, 2004). Or, les fourmis d'Argentine ne remplacent pas les fourmis qu'elles déplacent dans leurs relations de myrmécochorie (Bond & Slingsby, 1984). Dans les zones envahies par la fourmi d'Argentine, en moyenne 47 % des graines de 31 plantes étudiées (myrmécochores) ne sont pas transportées et le nombre de plantules diminuent de 76% (Rodriguez-Cabal *et al.*, 2009). En Afrique du Sud, elles sont physiquement incapables de transporter les grosses graines typiques du « fynbos ». Ces grosses graines sont donc soumises aux incendies et à la prédation (Christian, 2001). Les sites envahis sont alors dominés par un cortège végétal composé principalement de plantes à graines de petite taille (Christian, 2001). Cependant quelques interactions positives sont à noter. C'est le cas des relations entre la fourmi d'Argentine et *Anchusa crispa*, plante endémique Corse-Sarde actuellement inscrite sur la liste rouge de l'UICN en tant qu'espèce en « danger critique d'extinction ». Dans les zones non envahies par les fourmis d'Argentine, trois espèces natives de fourmis (*Aphaenogaster spinosa*, *Messor minor* & *Tapinoma nigerrimum*) sont impliquées dans la dispersion des graines d'*Anchusa crispa*; dans les zones envahies il ne reste que la fourmi d'Argentine. Cependant à l'échelle d'un nid, les auteurs observent que la fourmi d'Argentine collecte et disperse trois fois plus de graines que les fourmis natives. Dans le cas d'*Anchusa crispa*, il semble que les relations mutualistes soient maintenues, voir améliorées par la fourmi d'Argentine (Blight, 2010).

Parfois, la présence de la fourmi d'Argentine s'avère seulement partiellement bénéfique. Au Portugal, elle monte dans les pins pour y traire les pucerons et à cette occasion, elle peut compléter son régime alimentaire en chassant les chenilles processionnaires (Way *et al.*, 1999).

b. Economiques :

Les fourmis d'Argentine sont très fortement attirées par les productions sucrées des plantes (Horton, 1918). Il ne semble pas que leur régime alimentaire change après l'invasion (Passera & Aron, 2005). Elles consomment surtout les liquides sucrés exsudés par les pucerons et les cochenilles (*Figure 5*) ; d'où l'importance des interactions entre la fourmi d'Argentine et les homoptères en agriculture (Horton, 1918). La fréquentation assidue de ces homoptères a pour conséquence de faire fuir les ennemis naturels et d'en multiplier leur nombre (Barber, 1920). Le miellat^a qu'ils produisent en excès est responsable de la prolifération d'un champignon parasite, la fumagine (Passera & Aron, 2005), qui asphyxie la plante et cause sa destruction. En France, ce sont d'abord les orangers, mandariniers et citronniers, puis les figuiers, les cerisiers, les pêchers, les poiriers, voire la vigne qui sont touchés (Chopard, 1921). Dans les cultures maraîchères, les haricots sont souvent presque complètement détruits par les pucerons (Chopard, 1921). De nombreux agriculteurs de la région grasse ont rapporté être gênés pour cueillir les figues ou les fleurs à cause de la présence très importante de *L. humile* (Blanck, 1951). Pour les besoins de l'agriculture, certaines zones sont irriguées, parfois de façon abondante, favorisant ainsi l'installation de *L. humile*. Les fourmis d'Argentine sont capables de boucher et de détruire les systèmes d'irrigation (Vega & Rust, 2001). C'est le cas en Californie (Menke & Holway, 2006) mais aussi dans les jardins municipaux de certaines villes du sud de la France (Chopard, 1921) ainsi que sur l'île de Porquerolles (Orgeas & Ponel, 2009) (*Figure 5*).

Elle affecte aussi les élevages des abeilles, en pénétrant dans les ruchers pour voler le miel, manger le couvain et éventuellement attaquer les adultes (Buys, 1990; Gulati & Kaushik, 2004). Elle intervient indirectement sur la pollinisation, en empêchant le fourrage des abeilles dans les vergers et en rentrant en compétition avec ces dernières pour la collecte du nectar. Ainsi, en Afrique du Sud, elle récolterait, la nuit, 42% du nectar des fleurs d'*Eucalyptus sideroxylon* avant que les abeilles ne commencent à fourrager (Buys, 1987).

Les fourmis d'Argentine peuvent être particulièrement abondantes dans les habitations en période de sécheresse. BLANCK (BLANCK, 1951), en 1951 parle de « *pullulation sous forme de nappes couvrant le sol, à raison d'une ou deux ouvrières au centimètre carré* » obligeant les habitants à « *mettre les pieds des lits et des tables dans des boîtes avec de l'eau* ». Une habitante de l'île de Ratonneau nous a relaté (en 2009) qu'elle était obligée de mettre les matières sucrées au réfrigérateur sous peine de retrouver « *une masse grouillante* » dessus en quelques heures. Sur l'île des Embiez, les fourmis d'Argentine cherchant l'humidité s'amoncellent au niveau des robinets, pommeaux de douche et bouches d'incendie. Les nuisances sur l'économie touristique (restaurants, campings et hôtels) sont difficiles à chiffrer et à estimer mais il est certain qu'un impact négatif existe sur la clientèle qui est obligée de se « battre » avec les fourmis dans les tentes, les bungalows et les douches ... sans compter le coût des traitements chimiques effectués par les propriétaires. De plus,

^a Excrétion sucrée élaborée par des parasites phytophages à partir de la sève élaborée dont ils se nourrissent.

les fourmis d'Argentine sont parfois attirées par les champs électriques, s'entassant dans les boîtiers électriques jusqu'à y faire des courts-circuits (Barber, 1920; Blanck, 1951).

S'il semble trop tard pour envisager l'éradication des fourmis d'Argentine installées depuis des décennies dans diverses parties du monde, ces impacts écologiques et les importants coûts économiques justifient toutefois la mise en place 1.) d'unités de contrôle dans les pays directement menacés par de nouvelles invasions et 2.) de protocoles de lutte lors de l'observation de petites ou de nouvelles implantations. C'est pourquoi les efforts actuels d'éradication sont principalement concentrés dans les zones où l'infestation est encore faible, les ports et les îles (Silverman & Brightwell, 2008). Les tentatives d'éradication locales des fourmis d'Argentine sont alors possibles et sont préférables à des solutions de contrôle de densité de population (Silverman & Brightwell, 2008).

4. Cas de résistance d'espèces indigènes

Les fourmis d'Argentine déplacent les fourmis grâce à différents mécanismes de compétition (Holway, 1999), comme la dominance numérique, la faculté de trouver très rapidement la nourriture ou leur agressivité durant un combat (Human & Gordon, 1996; Rowles & O'Dowd, 2007). Ces caractéristiques permettent aux fourmis d'Argentine d'entrer en compétition avec les fourmis dominantes de l'environnement qu'elles envahissent (Holway, 1999; Human & Gordon, 1996). On observe alors parfois des résistances de la part de la myrmécofaune locale. Les fourmis natives qui résistent aux fourmis d'Argentine sont généralement cryptiques, plus tolérantes à la chaleur ou au froid (Holway *et al.*, 2002b; Tschinkel, 1987), ou comportementalement dominantes (Walters & Mackay, 2005; Way *et al.*, 1997; Wetterer *et al.*, 2006).

a. Interactions myrmécologiques : Cas de résistance

En Californie, *Prenolepis imparis* est une fourmi dominante (Lynch *et al.*, 1980) qui persiste en présence de la fourmi d'Argentine (Holway, 1998a; Human & Gordon, 1996; Suarez *et al.*, 1998). Cette fourmi, nommée aussi « winter ant » à la caractéristique d'être active à basse température (Sorrells *et al.*, 2011). Cette caractéristique, permettant aux deux espèces de fourrager à des moments différents (Sanders *et al.*, 2001; Suarez *et al.*, 1998; Ward, 1987), explique la coexistence de ces deux espèces. En outre, une étude récente montre que lors des rencontres, les ouvrières *P. imparis* utilisent sur les ouvrières *L. humile* des sécrétions chimiques provoquant parfois la mort des invasives (Sorrells *et al.*, 2011). *P. imparis* utilisent leurs défenses chimiques principalement lorsqu'elles sont en sous-effectifs lors des combats avec *L. humile*.

Le comportement des fourmis du genre *Iridomyrmex* en Australie, semble se rapprocher de celui de *P. imparis*. Les *Iridomyrmex* spp. limitent la progression de la fourmi d'Argentine grâce à une ségrégation temporelle. Mais dans ce cas, ce sont les fourmis d'Argentine qui sont actives durant

les périodes où les températures sont les plus basses et excluent les fourmis australiennes durant cette période. Lorsque les températures sont maximales (durant l'après-midi), les *Iridomyrmex* spp. sont les plus actives et déplacent à leur tour les fourmis d'Argentine (Thomas & Holway, 2005). Cette stratégie induit un partage de la ressource et donc une diminution de la compétition. En France, seules les ouvrières de la minuscule espèce *Plagiolepis pygmaea* ont été observées dans les espaces verts de Port-Leucate colonisés par les fourmis d'Argentine (Passera, 1977). On notera qu'aux Etats-Unis, une autre espèce invasive, *Solenopsis invicta*, est capable de réguler la fourmi d'Argentine (Greenberg *et al.*, 2008). Au Portugal, les fourmis dominantes *Crematogaster scutellaris*, *Pheidole pallidula*, *Tapinoma nigerrimum* et *Tetramorium hispanicum* retardent la propagation de la fourmi d'Argentine dans certaines conditions de sols et de végétation (Way *et al.*, 1997).

b. Focus sur les *Tapinoma* spp.

En 2009, BLIGHT (BLIGHT *ET AL.*, 2009) *et al.* constatent une hétérogénéité dans la distribution des populations des fourmis d'Argentine en Corse. Cette distribution pourrait s'expliquer par la présence d'une ou de plusieurs espèces indigènes comme le suggérait CASEVITZ-WEULERSSE & BRUN (CASEVITZ-WEULERSSE & BRUN, 1999). Des missions sur le terrain ont permis aux auteurs d'observer que la fourmi d'Argentine et une espèce du genre de *Tapinoma* s'excluaient quasi systématiquement (Blight *et al.*, 2009). En Corse, d'après la littérature, trois espèces du genre *Tapinoma* sont présentes. Une espèce avec des colonies et des ouvrières de petites tailles (*T. erraticum*) et deux espèces avec des ouvrières de petites et grandes tailles : *T. nigerrimum* et *T. simrothi* (Casevitz-Weulersse, 1990b; Casevitz-Weulersse & Brun, 1999)

Il semblerait que ce phénomène de résistance soit dû aux espèces considérées comme des espèces dominantes : *T. nigerrimum* et/ou *T. simrothi*. Elles sont généralement bien établies, avec des nids abondants formant des colonies polygynes de plusieurs milliers d'ouvrières.

Elles sont signalées comme des fléaux pour l'agriculture en Afrique du Nord dès 1950, par BERNARD (Bernard, 1950, 1976, 1982) et encore aujourd'hui (communication personnelle N. et M. Boukhemza). Au Portugal, *T. nigerrimum* est considérée comme une espèce dominante lors de la compétition pour la nourriture avec la fourmi d'Argentine et résistante dans certaines conditions (Way *et al.*, 1997). L'hypothèse de résistance biotique de *T. nigerrimum* en Corse (Blight *et al.*, 2009; Casevitz-Weulersse, 1990b) ou au Portugal (Way *et al.*, 1997) et de *T. simrothi* (Bernard, 1950) au Maghreb contre la fourmi d'Argentine a été plusieurs fois avancée. Cependant en 1977, PASSERA (Passera, 1977) constate que « dans les zones en cours de colonisation elle [*L. humile*] se heurte à *Tapinoma nigerrimum* et aux *Tetramorium* [...] qui ne semblent guère pouvoir résister, puisque le secteur atteint s'accroît de quelques dizaines de mètres par an depuis 1975.

c. Comportement de *T. nigerrimum* face à la fourmi d'Argentine

Afin de comprendre ce phénomène de résistance, une étude comportementale en laboratoire a été menée par BLIGHT et *al.* (BLIGHT *ET AL.*, 2010A) entre les fourmis d'Argentine et *T. nigerrimum*. Cette étude comportementale comprend quatre types de tests d'agressivité différents :

- des tests dyadiques (un contre un),
- des tests entre groupes d'individus (25 contre 25),
- des introductions d'un individu d'une espèce dans un fragment de nid de l'autre espèce,
- et un test de compétition alimentaire entre deux fragments de nids des deux espèces.

Les tests dyadiques ont permis d'affirmer que les ouvrières *L. humile* engagent les combats plus souvent que les ouvrières de *T. nigerrimum*. Lors de ces confrontations, les auteurs ont étudié les modes d'attaques de chaque espèce. Chacune des espèces utilise l'attaque physique par morsure et l'attaque chimique. Les ouvrières *L. humile* ont recours principalement à l'outil chimique alors que les ouvrières *T. nigerrimum* utilisent surtout l'agression physique (Blight *et al.*, 2010a).

Les tests d'agressivités en groupe ont pour but d'observer les stratégies d'attaque et de défense lors des confrontations. En effet, il a été démontré précédemment que les fourmis d'Argentine peuvent attaquer un même individu à plusieurs (Rowles & O'Dowd, 2007), augmentant ainsi leurs capacités aux combats. À effectif égal, les *T. nigerrimum* prennent l'avantage sur les fourmis d'Argentine, avec en moyenne moins de morts durant les confrontations. Les fourmis d'Argentine utilisent souvent la coopération lors des combats, alors que *T. nigerrimum* ne l'emploient que rarement (Blight, 2008).

L'introduction d'un individu d'une espèce dans un fragment de nid de l'autre espèce permet de connaître la réaction de chacune des espèces face à une intruse. Cette expérience simule les réponses territoriales des ouvrières « résidentes ». On observe, pour chaque espèce, un niveau d'agressivité plus important lorsque les ouvrières défendent leur territoire. Jusqu'à 8 ouvrières *L. humile* peuvent s'associer pour tuer une *T. nigerrimum*.

Enfin, afin d'évaluer le niveau de compétition pour la ressource et le contrôle du territoire entre ces deux espèces, des tests entre deux fragments de nids ont été mis en place. Les auteurs ont noté quelle espèce trouvait en premier la nourriture et qui la monopolisait, ainsi que le nombre de morts à la fin de l'expérience. Dans plus de 60% des cas, les *T. nigerrimum* étaient les premières à trouver et à monopoliser la ressource. À de rares occasions un partage de la ressource (moins de 2%) a été observé. Dans 50% des répliqués, les *T. nigerrimum* délogeaient les fourmis d'Argentine de leur nid. En fin d'expérience, le nombre de morts était supérieur chez les *L. humile*. Ces quatre expériences ont permis de montrer la capacité des *T. nigerrimum* à résister à la fourmi d'Argentine. Malgré une tendance moindre à initier les combats, les *T. nigerrimum* se défendent efficacement. Les confrontations de groupes égaux, deviennent rapidement asymétriques, car les *T. nigerrimum* sont

capables de résister à une attaque de plusieurs *L. humile*. Les auteurs (Blight *et al.*, 2010a) posent alors l'hypothèse que les traits morphologiques des *T. nigerrimum* tels que la taille et la puissance des mandibules seraient à l'origine de leur résistance. Toutefois, ces expériences montrent également que face à l'intrus, les fourmis d'Argentine sont plus agressives. Des colonies résidentes de *T. nigerrimum* seront-elles capables de « refouler » ou de contenir un début d'invasion de la fourmi d'Argentine ? Que se passera-t-il en cas de déséquilibre numérique en faveur des fourmis d'Argentine ?

La même expérience avait été mise en place par BUCZKOWSKI et BENETT (Buczowski & Bennett, 2008) entre la fourmi d'Argentine et une espèce de *Tapinoma* américaine. Lors de ces confrontations *T. sessile* n'étaient pas capable de résister.

Cependant, actuellement la phylogénie du genre *Tapinoma* en Europe est difficile.

D. Le genre *Tapinoma* du bassin méditerranéen

La sous-famille des *Dolichoderinae*, à laquelle appartiennent les *Tapinoma* et la fourmi d'Argentine, est caractérisée par l'absence de l'acidopore^a (Bolton, 1994). Le genre *Tapinoma* est défini par des individus ayant seulement quatre tergites^b visibles au niveau de l'abdomen (Bolton, 1994). Actuellement, le genre *Tapinoma* compte dans le monde 91 espèces et sous-espèces valides (Bolton, 2012). Cependant, comme dans de nombreux autres genres (ex. *Tetramorium* sp. ou *Solenopsis* sp.), un grand nombre d'études ont illustré les difficultés à déterminer ces espèces.

1. Espèces méditerranéennes et leur répartition

Actuellement, suivant les auteurs, le bassin méditerranéen compte entre 7 (Seifert, 1984) et 11 espèces ou sous-espèces : *T. christophi* (EMERY (Emery, 1925)), *T. erraticum*, *T. festae* (EMERY (Emery, 1925)), *T. israele*, *T. madeirense*, *T. melanocephalum*, *T. minor*, *T. nigerrimum*, *T. pygmaeum*, *T. simrothi* and *T. simrothi phoeniceum* (EMERY (Emery, 1925)). Nous garderons dans ce manuscrit la récente synonymie de *T. ambiguum* en *T. madeirense*, par WETTERER *et al.* (Wetterer *et al.*, 2007b). La répartition du genre *Tapinoma* est donnée dans le **Tableau 7**. Ces espèces ont été classées, depuis leur première description et à de nombreuses reprises en tant que synonymes d'autres espèces, puis élevées au rang d'espèce, puis de nouveau classées en tant que synonyme. Le **Tableau 8** et le **Tableau 9** récapitulent leurs statuts au cours du temps.

^a Situé sur le cloaque, il permet chez les Formicidae d'évacuer les excréments et l'acide formique.

^b Arceau supérieur de chaque segment de l'abdomen

Espèces	Distribution
<i>T. erraticum</i> (LATREILLE, 1798)	Europe continentale méridionale (Emery, 1925), Albanie (Agosti & Collingwood, 1987), Allemagne (Seifert, 2012), Angleterre (Emery, 1925), Belgique (Bondroit, 1918), Bulgarie (Agosti & Collingwood, 1987; Vagalinski & Lapeva-Gjonova, 2012), Espagne (Collingwood, 1978; Espadaler, 1997) dont Majorque (Bernard, 1956), France (Bernard, 1968; Bondroit, 1918; Collingwood, 1978; Seifert, 2012) dont Corse (Bernard, 1982), Grèce (Agosti & Collingwood, 1987), Israël (Martinez, 2008), Malte (Schembri & Collingwood, 1980-1981), Portugal (Collingwood, 1978), République Tchèque (Seifert, 2012), Suisse (Seifert, 2012), Turquie (Agosti & Collingwood, 1987) & Yougoslavie (Agosti & Collingwood, 1987)
<i>T. madeirensis</i> (Forel, 1895)	France dont Corse (Bernard, 1982), Espagne (Espadaler <i>et al.</i> , 2009), Madère (Emery, 1925; Seifert, 2012; Wetterer <i>et al.</i> , 2007b), Bulgarie (Vagalinski & Lapeva-Gjonova, 2012)
<i>T. israele</i> (FOREL, 1904)	Chypre (Santschi, 1934), Crète (Emery, 1925), Israël (Forel, 1904; Martinez, 2008), Liban [Beyrouth (Santschi, 1934) - Byblos (Santschi, 1934)], Palestine (Emery, 1925) & Syrie (Emery, 1925)
<i>T. nigerrimum</i> (NYLANDER, 1856)	Algérie (Bernard, 1959b, 1976; Cagniant, 1966, 1968, 1970), Allemagne (Seifert, 2012), Espagne (Collingwood, 1978; Emery, 1925; Espadaler, 1997; Seifert, 2012) dont les îles Baléares (Collingwood, 1978; Espadaler, 1997), France (Bernard, 1950; Bondroit, 1918; Collingwood, 1978; Emery, 1925), Italie (Emery, 1925), Irak (Weber, 1961), Malte (Schembri & Collingwood, 1980-1981), Maroc (Bernard, 1976; Cagniant, 2006), Portugal (Collingwood, 1978; Emery, 1925), Tunisie (Emery, 1925)
<i>T. simrothi</i> (KRAUSSE-HELDRUNGEN, 1911)	Algérie (Bernard, 1976; Cagniant, 1968, 1970), Afrique du Nord (Bernard, 1950; Emery, 1925), Egypte, Espagne (Bernard, 1950, 1976; Collingwood, 1978; Emery, 1925) donc les îles Baléares (Espadaler, 1997), France (Bernard, 1976) [Salin de Giraud, Fréjus, Camargue (Bernard, 1976) et Corse (Bernard, 1960, 1976; Casevitz-Weulersse, 1990b; Casevitz-Weulersse & Galkowski, 2009; Casevitz, 1974; Emery, 1925)], Grèce (Agosti & Collingwood, 1987), Iran, Malte (Schembri & Collingwood, 1980-1981), Maroc (Bernard, 1945, 1976; Cagniant, 2006; Emery, 1925), Palestine, Portugal (Collingwood, 1978), Sahara (Bernard, 1976) (oasis), Sardaigne (Bernard, 1950, 1976; Emery, 1925), Tunisie (Bernard, 1976) [île de Djerba (Bernard, 1971)]
<i>T. melanocephalum</i> (FABRICIUS, 1793)	Afrique, Amérique du Nord et du Sud, Asie, Océanie. Historique de l'invasion dans Wetterer (Wetterer, 2009). Europe : Allemagne (Scheurer & Liebig, 1998), Belgique (Dekoninck <i>et al.</i> , 2006), Canaries (Espadaler, 2006), Espagne (Espadaler & Espejo, 2002) France, Italie ...
<i>T. minor</i> (BERNARD, 1945)	Maghreb (Bernard, 1976), Maroc (Bernard, 1945)
<i>T. pygmaeum</i> (DUFOR, 1857)	Italie (Emery, 1925), Espagne (Espadaler, 1977, 1979, 1997; Espadaler & Garcia-Berthou, 1997) et France (Bernard, 1968; Casevitz-Weulersse & Galkowski, 2009; Dufour, 1857; Parat, 2001)
<i>T. christophi</i> (EMERY, 1925)	« Sarepta » (Emery, 1925)
<i>T. festae</i> (EMERY, 1925)	Rhodes (Emery, 1925)
<i>T. simrothi phoeniceum</i> (EMERY, 1925)	Chypre, Israël (Jaffa), Grèce, Rhodes, Syrie (Damas) (Emery, 1925)

Tableau 7 : Distribution des espèces de *Tapinoma* présentes dans le bassin méditerranéen.

Nom :	Synonymie :	Statut en 2009 :
<i>T. erraticum</i>	-	Statut d'espèce depuis 1798 (LATREILLE, 1798)

<i>T. madeirense</i>	<i>T. erraticum</i> var. <i>madeirense</i> (Emery, 1925; Forel, 1904; Forel, 1895)	Statut d'espèce depuis 2007 (Wetterer <i>et al.</i> , 2007b)
<i>T. israele</i>	<i>T. erraticum</i> r. <i>israelis</i> (Forel, 1904)	Statut d'espèce depuis 1925 (Emery, 1925)
<i>T. simrothi</i>	<i>T. erraticum</i> <i>simrothi</i> (Krausse-Heldrungen, 1911)	Statut d'espèce depuis 1925 (Emery, 1925)
<i>T. minor</i>	<i>T. simrothi</i> <i>minor</i> (Cagniant, 2006)	Mise en synonymie en 2006 (Cagniant, 2006), mais conserve son statut d'espèce dans le catalogue BOLTON 2007 (Bolton <i>et al.</i> , 2007).

Tableau 8 : Statut taxonomique des principales espèces du genre *Tapinoma* dans le bassin méditerranéen

Nom :	Synonymie :
<i>T. nigerrimum</i>	* Classification en sous-espèce de <i>T. erraticum</i> : EMERY & FOREL 1879 (Emery & Forel, 1879)
	* Sous-espèce de <i>T. erraticum</i> : ANDRÉ 1882 (André, 1882); FOREL 1902 (Forel, 1902); EMERY 1916 (Emery, 1916 [1915]); KUTTER 1928 (Kutter, 1928) (liste non-exhaustive)
	* Statut d'espèce: BONDROIT 1918 (Bondroit, 1918) : EMERY 1925 (Emery, 1925); BERNARD 1950 (Bernard, 1950), 1967 (Bernard, 1968); KUTTER 1977 (Kutter, 1977) (liste non-exhaustive)
	* Synonyme de <i>T. erraticum</i> : DLUSSKY SOYUNOV & ZABELIN, 1990 (Dlussky <i>et al.</i> , 1990); ATANASSOV & DLUSSKY 1992 (Atanassov & Dlussky, 1992); BOLTON 1995 (Bolton, 1995) & 2007 (liste non-exhaustive)
	* Classée dans le catalogue BOLTON, 2007 (BOLTON <i>ET AL.</i> , 2007) comme junior synonyme de <i>T. erraticum</i>

Tableau 9 : Les différents statuts taxonomiques de *T. nigerrimum* au cours du temps.

2. Caractéristiques morphologiques et détermination

La littérature sur *T. christophi*, *T. festae* et *T. simrothi phoeniceum* est extrêmement pauvre. D'après le catalogue BOLTON (BOLTON *ET AL.*, 2007) et HYMENOPTERA ONLINE (UNIVERSITY, 2013), aucune étude n'a porté sur *T. christophi* depuis la description originale des mâles par EMERY en 1925 (Emery, 1925). À notre connaissance, l'unique étude concernant *T. festae*, en un siècle, a été celle de LUSH quand il a élevé cette sous-espèce au statut d'espèce en 2009 (Lush, 2009). Pour l'heure cette espèce est toujours référencée en tant que *T. simrothi festae* dans la base de donnée HYMENOPTERA ONLINE (2013). Quelques études ont porté sur la distribution (Santschi, 1934) de *T. simrothi phoeniceum*, sous-espèce de *T. simrothi* (Emery, 1925; Santschi, 1939), puis sur sa biologie (Hage & Hanna, 1975). En 1994, SHATTUCK confirme son statut (Shattuck, 1994). Les caractéristiques morphologiques et comportementales des autres espèces de *Tapinoma* du bassin méditerranéen sont présentées dans les *schémas 7 à 9* et dans le *Tableau 10*. On notera qu'il est facile de discriminer l'invasive *T. melanocephalum* des autres espèces de *Tapinoma*, car cette espèce de petite

taille a la caractéristique d'être noire et blanche (pattes et abdomen). *T. pygmaeum*, espèce native, a, elle aussi, une très petite taille (Dufour, 1857), mais, contrairement à *T. melanocephalum*, elle est de couleur foncée. Elle ne peut donc être confondue avec les autres espèces de *Tapinoma* de la région. Par contre, elle peut être confondue avec *Plagiolepis pygmaeum* (Espadaler & Garcia-Berthou, 1997).

Schéma 6 : Echancre clypéale d'après Cassevitz-Weulersse (Casevitz-Weulersse, 1990a).



Pour les autres espèces, comme on peut l'observer dans le **Tableau 10**, la taille et la couleur d'une ouvrière ne sont pas des caractères fiables pour la détermination. En effet, suivant les auteurs, une ouvrière dont la taille est comprise entre 2,5 et 2,8 mm correspond à toutes les espèces sauf *T. pygmaeum* et *T. melanocephalum*. Une ouvrière dont la taille est comprise entre 2,5 et 4 mm correspond aux quatre espèces de *Tapinoma* les plus représentées dans le bassin méditerranéen (*T. erraticum*, *T. israele*, *T. nigerrimum* et *T. simrothi*).

	<i>T. erraticum</i>	<i>T. minor</i>	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. simrothi</i>
Bord antérieur du clypeus				
Article médian du funicule antennaire				

Schéma 7 : Schéma des bords antérieurs des clypeus et des articles antennaires selon la clé de Bernard (Bernard, 1945)

Les caractéristiques de recrutement en masse, de polygynie et de trophobie^a semblent être partagées par tous les membres du genre *Tapinoma*, même si ces caractéristiques restent à être confirmées pour les espèces les moins étudiées. En 1925, EMERY (EMERY, 1925) effectue un travail de synthèse des espèces connues de *Tapinoma* pour toute la région Paléarctique (Europe, Afrique du

^a Relation mutualiste avec les insectes suceurs de sèves telles que les pucerons et les cochenilles.

Nord et l'Asie septentrionale). Il étudie en particulier, toutes les castes connues des espèces de la région méditerranéenne et son étude confirme que la distinction entre certaines espèces est ardue. Il base ses déterminations sur les génitalia des mâles, tant « il est problématique de déterminer les espèces sur la base des ouvrières seules ». Cependant, les mâles sont parfois difficilement observables car présents dans les nids seulement quelques semaines par an. De plus, pour certaines espèces, les mâles n'ont pas encore été décrits (*T. israele* & *T. minor*). Par la suite, différentes études ont été consacrées à la discrimination morphologique des individus du genre *Tapinoma* permettant l'obtention de clés de détermination (Agosti & Collingwood, 1987; Collingwood, 1978; Schembri & Collingwood, 1980-1981). Ces clés concernent soit un caractère morphologique (*Schémas 6 à 9*) pour distinguer les ouvrières (Agosti & Collingwood, 1987; Seifert, 1984; Seifert, 2012), soit le caractère des génitalia des mâles et certains caractères des reines (Schembri & Collingwood, 1980-1981), mais aucune ne concerne toutes les espèces méditerranéennes à la fois. Les clés basées sur les ouvrières concernent la forme des segments antennaires (Bernard, 1945) (*Schéma 7*), la courbure du corselet (Emery, 1925), le contour des têtes (Emery, 1925) mais principalement la forme (*Schéma 7*) et la profondeur de l'échancre du clypeus^a (Bernard, 1945; Seifert, 1984) (*Schémas 6 et 8*).

^a Partie la plus antérieure de la tête située juste derrière les mandibules. Cf. Schéma 6.

SEIFERT (SEIFERT, 1984) estime pouvoir différencier les ouvrières de *T. erraticum* et *T. ambiguum* (synonyme de *T. madeirense*) par un indice qui séparerait correctement 87% des individus.. Le *Schéma 8* représente les variations intraspécifiques dans la forme et la profondeur du clypeus chez *T. madeirense* et *T. erraticum* (Seifert, 1984).

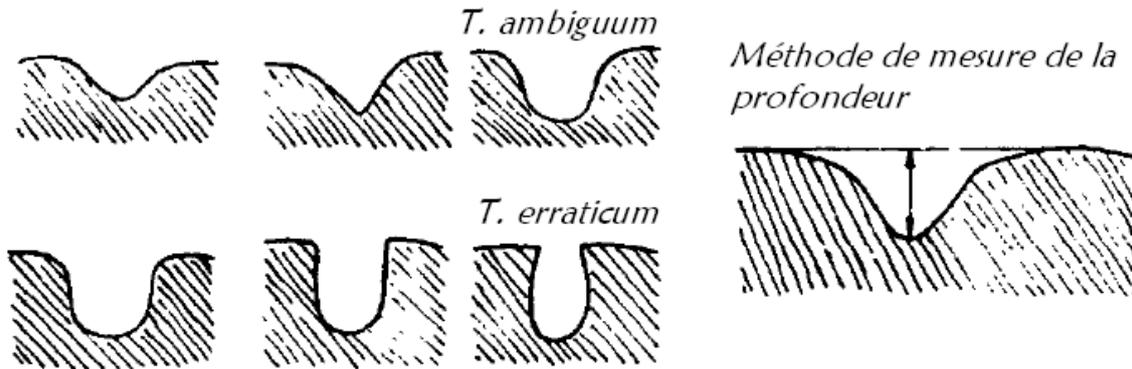


Schéma 8 : Variation intraspécifique de la forme de l'échancrure du clypeus chez différentes ouvrières de T. ambiguum et T. erraticum et la méthode pour la mesurer. D'après Seifert (Seifert, 1984).

En 1990, malgré les différentes clés, CASSEVITZ-WEULERSSE (CASEVITZ-WEULERSSE, 1990B) estime qu'il est « impossible de distinguer morphologiquement *T. simrothi* de *T. ambiguum* [présentes en Corse] à partir des femelles (reines et ouvrières) ». En 2009, la détermination du genre *Tapinoma* (en absence de mâle,) est encore peu fiable. Il était donc important pour la suite de notre étude et pour la communauté des myrmécologues de trouver un outil nous permettant de discriminer les différentes espèces de *Tapinoma* méditerranéennes sans aucune ambiguïté.

Schéma 9 Caractéristiques morphologiques utilisées par différents auteurs pour définir une clé de détermination chez les *Tapinoma* (ouvrières et mâles). Modifié d'après Bernard (Bernard, 1950), Emery (Emery, 1925), Kutter (Kutter, 1977) & Seifert (Seifert, 1984).

T. madeirensis
(*T. ambiguum*)

T. israeli

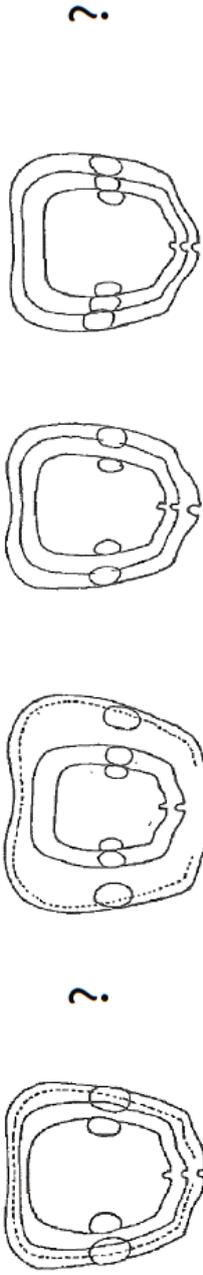
T. simrothi

T. nigerrimum

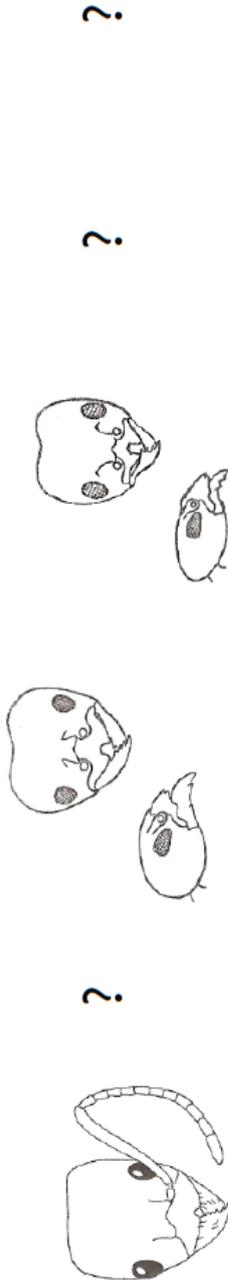
T. minor

T. erraticum

Contour de têtes de différentes
ouvrières
(Emery, 1925)



Tête de face
& de profil (Bernard, 1950)



Profil du corselet (Emery, 1925)



Vue dorsale de l'armature génital du
mâle
(Emery, 1925) & (KUTTER, 1977)



(sq = squamula; sa = sagittae; st = stipes)

Vue dorsale de l'armature génital du
mâle
(Seifert, 1984)

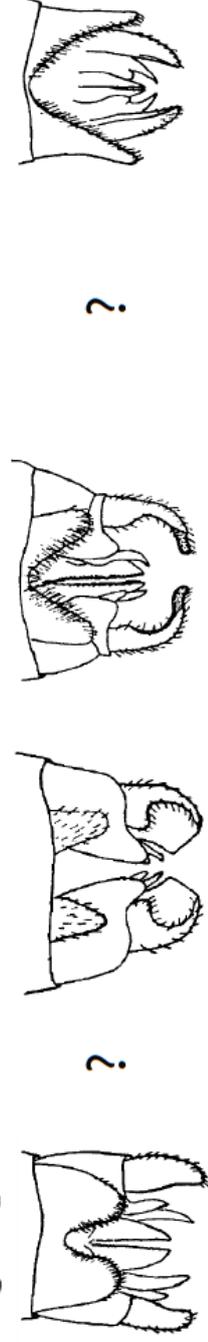


Tableau 10 a & b, ci-contre : Caractéristiques morphologiques et comportementales des espèces de *Tapinoma* les plus étudiées.

	Taille de la colonie	Polygyne	Dominance	Trophobie	Aptitude
<i>T. erraticum</i> (LATREILLE, 1798)	Moins de 2 000 (Meudec, 1979; Meudec & Dubuc, 1989)	Facultative (1 à 10 reines (Meudec, 1973) (Collingwood, 1979)	?	Oui (Collingwood, 1979; Martinez <i>et al.</i> , 2011; Suay-Cano <i>et al.</i> , 2002)	Recrutement en masse (Beckers <i>et al.</i> , 1989; Couret & Passera, 1979), Combative(Suay -Cano <i>et al.</i> , 2002)
<i>T. madeirense</i> (Forel, 1895)	?	?	?	?	?
<i>T. israele</i> (FOREL, 1904)	?	?	Subdominante (Martinez, 2008)	?	Recrutement en masse (Szlep & Jacobi, 1967)
<i>T. nigerrimum</i> (NYLANDER, 1856)	+ 10 000 ouvrières (Bernard, 1982)	oui, + de 360 reines/ nid(Bernard, 1982)	Envahissante, Dominante (Bernard, 1959b; Cerda <i>et al.</i> , 1989), Nuisible (Bernard, 1950, 1976)	Oui (Bernard, 1950, 1959b; Cerda <i>et al.</i> , 1989; Suay- Cano <i>et al.</i> , 2002)	Recrutement en masse et morsure (Bernard, 1959b) Agressive (Cerda <i>et al.</i> , 1989; Weber, 1961) Poison (Pavan & Trave, 1958; Weber, 1961)
<i>T. simrothi</i> (KRAUSSE- HELDRUNGEN, 1911)	2 000 à + 20 000 (Belkadi, 1990; Bernard, 1976) 5 000 à 15 000(Bernard, 1959b)	Oui(Belkadi, 1990; Bernard, 1959b)	Envahissante, Dominante (Bernard, 1959b, 1961, 1982), Nuisible (Bernard, 1945, 1950, 1959b, 1976, 1980a, 1981, 1982)	Oui(Bernard, 1950, 1959b)	Recrutement en masse et morsure (Bernard, 1959b)
<i>T. melanocephalum</i> (FABRICIUS, 1793)	?	Oui, + 25 reines / nid (Bustos & Cherix, 1998)	Invasive (Wetterer, 2009), Nuisible (Wetterer, 2009)	Oui(Smith, 1965)	Recrutement en masse (von Aesch & Cherix, 2001)
<i>T. minor</i> (BERNARD, 1945)	?	?	?	?	?
<i>T. pygmaeum</i> (DUFOR, 1857)	?	?	-	?	« très active (Dufour, 1857) »

	Taille d'une ouvrière (mm)	Ouvrière Polymorphe	Couleur
<i>T. erraticum</i> (LATREILLE, 1798)	2,1 à 3,5 (Bondroit, 1918) 2 à 3,5 (Bernard, 1945, 1968, 1976, 1982) 2 à 4,5 (Meudec, 1979) 2,2 à 4 (Emery, 1925) 2,5 à 4 (Della Santa, 1995) 2,6 à 4,2 (Collingwood, 1979)	Oui, continue ^a (Meudec, 1979)	« aspect noir » (Bernard, 1976) « noir luisant à brun clair » (Della Santa, 1995) « noirâtre, en partie brun obscur par-dessous » (Bondroit, 1918) « marron foncé à noire » (Collingwood, 1979)
<i>T. madeirensis</i>	2,5 à 3 (Emery, 1925)	Non ?	« brune ou noire » (Emery, 1925) « brun-noir à reflets argentés faibles » (Bernard, 1976, 1982)
<i>T. israele</i>	2,5 à 4 (Emery, 1925) 2,3 à 3,2 (Forel, 1904)	Oui (Emery, 1925) ?	« noir-brunâtre, pattes brunes » (Emery, 1925) »
<i>T. nigerrimum</i>	2,5 à 4,5 (Bondroit, 1918) 3 à 5 (Bernard, 1976) 3 à 4,5 (Bernard, 1950) 3 à 5 (Bernard, 1968; Emery, 1925) 3 à 4 (Nylander, 1856) 2,8 à 5 (Della Santa, 1995)	Oui, continue (Bernard, 1950, 1982)	« pruinose ^b bronzé-cendré » (Bernard, 1976, 1982) « noire, articulation des pattes et tarsi bruns » (Emery, 1925) « brun foncé à reflets cendrés » (Della Santa, 1995) »
<i>T. simrothi</i>	2,5 à 3,5 (Bernard, 1976; Emery, 1925) 2,5 à 4,2 (Bernard, 1982) 2,6 à 3,9 (Bernard, 1950) 2,8 à 4,0 (Bernard, 1959b)	Oui, continue (Belkadi, 1990)	« marron-foncé » (Belkadi, 1990) « noire avec pubescence cendrée » (Bernard, 1982)
<i>T. melanocephalum</i>	1,3 à 1,5 (Creighton, 1950; Wetterer, 2009) 1,5 à 2 (Collingwood, 1979)	Non	Noir et blanc (Creighton, 1950; Fabricius, 1793)
<i>T. minor</i>	1,9 à 2,7 (Bernard, 1945, 1976) 2,5 à 2,8 (Bernard, 1982)	Oui (Bernard, 1945)	« reflets plus ou moins cendrés » (Bernard, 1976) « brun foncé ou noir glauque » (Bernard, 1945)
<i>T. pygmaeum</i>	1,6 à 2,25 (Espadaler, 1977) 1,5 à 1,8 (Bernard, 1968)	Non	« noir obscur ou châtain foncé » (Dufour, 1857)

^a : Polymorphisme continu : Les ouvrières se présentent sous différentes tailles et formes de la tête. Aucune classe distincte ne peut être mise en avant car il existe un continuum dans les traits.

^b : Sorte de pellicule cireuse, glauque et légèrement poudreuse recouvrant l'individu, lui conférant un aspect givré ou poussiéreux

E. Objectifs

La fourmi d'Argentine, *L. humile*, fait partie de ces fourmis invasives largement étudiées principalement à cause de l'importance des conséquences de sa présence sur les écosystèmes mais aussi sur l'économie. Cependant, bien qu'il existe une importante littérature sur la fourmi d'Argentine et malgré l'enjeu majeur qu'elle constitue pour la conservation des milieux

naturels, rares sont les données sur cette invasive en Provence continentale et insulaire où presque tout reste à découvrir. En Corse, de nouvelles données ont mis en évidence une possible résistance biotique de la part d'une fourmi du genre *Tapinoma* vis-à-vis de la fourmi d'Argentine. Cette résistance constituerait l'une des dernières barrières face à l'invasion et donc un moyen de défense de l'écosystème.

Ce travail de thèse s'appuie sur cette observation et a pour objectif d'apporter de plus amples connaissances sur les interactions *Tapinoma* sp. / *Linepithema humile* en laboratoire mais aussi *in natura*. En ce sens, cinq axes principaux de recherche ont été développés, à savoir la discrimination systématique des espèces du genre *Tapinoma* présentes en Provence, leurs distributions géographiques ainsi que celle de la fourmi d'Argentine, la structure sociale de *L. humile*, les interactions comportementales entre une espèce du genre *Tapinoma* et *L. humile* et enfin la dynamique d'expansion de celle-ci face à *Tapinoma* sp. *in natura*. Ces problématiques s'inscrivent dans le cadre de la gestion et du contrôle de cette espèce invasive et à fait l'objet d'une bourse BDE (Région PACA-EcoMéd). En effet, mieux connaître les effets de l'invasion des fourmis d'Argentine, les possibles résistances biotiques et sa vitesse de dispersion permet de mieux évaluer les risques. Ces connaissances constitueront une base pour de futures actions de contrôle et de gestion visant à protéger la biodiversité des îles de Provence.

Le genre *Tapinoma* représente peut-être une résistance face à l'une des fourmis les plus invasives et les plus nuisibles du monde. Différents auteurs ont montré la présence de ces espèces en Europe notamment sur le littoral français (continental et Corse). Ces espèces européennes sont étudiées depuis plus de 150 ans. Cependant, elles sont difficilement différenciables. Des doutes subsistent quant à leurs déterminations et donc, par conséquent, également dans leurs distributions géographiques. La discrimination, l'identification et la distribution géographique des espèces de *Tapinoma* présentes en Provence et sur les îles sont un préalable à la suite de nos travaux (**Chapitre 2, p75**). Peut-on clarifier la distribution géographique des *Tapinoma* en France, voire apporter un indice sur la présence d'autres espèces appartenant au même genre, par l'utilisation des signatures chimiques ? Peut-on confirmer le statut d'espèce de *T. nigerrimum*, *T. madeirense* ?

Dans un deuxième temps, nous chercherons à connaître quel est le patron de dispersion des fourmis d'Argentine en Provence. Le but étant de positionner les populations de fourmi d'Argentine de Provence dans le patron d'organisation européen (**Chapitre 3, p107**). Observe-t-on des différences dans la structure sociale des colonies sur une petite ou moyenne échelle ? Existe-t-il des zones de contact entre les deux supercolonies françaises et si oui, des fusions ont-elles eu lieu ? Quel sera le comportement des ouvrières de la nouvelle colonie vis-à-vis des ouvrières des deux supercolonies d'origine ? Existe-t-il toujours une homogénéité génétique et

chimique en l'absence d'agressivité ? Pour répondre à ces questions nous utiliserons un ensemble d'outils pluridisciplinaires.

Dans un troisième temps, nous nous attacherons à étudier les interactions comportementales ainsi que la dynamique d'expansion de l'invasive face à *Tapinoma sp.* (*Chapitre 4, p151*). Quelles sont les aptitudes de *T. nigerrimum* à défendre leurs territoires face à l'intrusion de fourmis d'Argentine ? Jusqu'à quel désavantage numérique ? Observe-t-on une différence dans la vitesse de l'invasion de la fourmi d'Argentine dans les zones avec *T. nigerrimum* comparées aux zones naturelles sans *T. nigerrimum* ? Sur le long terme, observe-t-on une résistance des fourmis natives face à l'invasion des fourmis d'Argentine ? Pour répondre à ces questions et essayer de mieux appréhender les interactions qui opposent l'espèce native et l'espèce invasive deux approches différentes et complémentaires seront mises en place. La première approche comportementale consiste en une analyse des comportements -en laboratoire- dans différentes situations de rencontre (sous-effectif / sureffectif ; résidents ou intrus). La seconde approche, comporte un suivi d'un front, sur le terrain, entre les deux espèces. Ce suivi permettra d'observer et de mesurer la vitesse d'invasion de la fourmi d'Argentine face à une communauté de fourmis natives avec ou sans *Tapinoma sp.* L'ensemble de ces études devrait nous permettre d'affiner nos connaissances sur la résistance des *Tapinoma* face aux fourmis d'Argentine. L'observation de leurs comportements devrait nous permettre de « définir les prédispositions » de *Tapinoma* comme outil biotechnologique pour ralentir l'invasion de la fourmi d'Argentine.

Un dernier aspect, différent mais lié, sera abordé en annexe. Il s'agit d'une étude sur les capacités d'un appât toxique à diminuer le nombre de nids de fourmis d'Argentine dans une zone donnée avant un transfert possible de nids de *Tapinoma* (*Annexes, p 185*). Il s'agit de connaître, l'appétence de l'appât face aux ressources naturellement exploitables par les fourmis d'Argentine, l'impact sur la densité des fourrageuses et la vitesse de recolonisation par les apports extérieurs.

***II.* Systématique morphologique et
chimique des ouvrières *Tapinoma*
du bassin Méditerranéen**

Article A:

Differentiation of the ant genus *Tapinoma*
(Hymenoptera: Formicidae) from the
Mediterranean Basin by species-specific
cuticular hydrocarbon profiles

L. BERVILLE,* A. HEFETZ,‡ X. ESPADALER,† A. LENOIR,∞ M. RENUCCI,§ O.
BLIGHT,* AND E. PROVOST§



T. erraticum (©KIKO GÓMEZ & XAVIER ESPADALER)



T. madeirense (©KIKO GÓMEZ & XAVIER ESPADALER)

Avant-propos :

Dans le contexte actuel de la 6^e crise mondiale d'érosion de la biodiversité, les « points chauds » de biodiversité sont considérés comme les zones les plus menacées de la planète puisque ces écosystèmes fragiles possèdent une biodiversité parmi les plus rares du monde. Sur le territoire français, il y a 5 points chauds : le bassin méditerranéen, les Antilles, la Polynésie, la Nouvelle-Calédonie et l'Océan Indien. Cela place la France au 4^{ème} rang du patrimoine mondial en termes de biodiversité. La France abrite plus d'espèces que toute l'Europe continentale et, selon la liste rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN), elle est au 9^{ème} rang mondial pour le nombre d'espèces animales et végétales menacées. La région Provence Alpes Côte-d'Azur en tant que fragment du « point chaud Méditerranéen » présente donc un enjeu majeur en termes de conservation.

Les espèces exotiques envahissantes représentent l'une des principales causes de l'érosion de la biodiversité au niveau mondial (Mack *et al.*, 2000; Vitousek *et al.*, 1997) et plus particulièrement au niveau des systèmes insulaires (Donlan & Wilcox, 2008; Sax & Gaines, 2008). Les fourmis invasives sont parmi les plus néfastes. Cinq d'entre elles sont inscrites sur la liste des 100 espèces parmi les plus invasives du monde (Lowe *et al.*, 2007). L'une d'entre elles, la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) s'est établie dans le sud de la France métropolitaine depuis plus de 120 ans. Cette espèce invasive y est un agent de nuisance pour l'économie, la santé et la diversité biologique.

Cependant, certaines espèces de fourmis semblent résister à cette invasion. Ainsi en Corse, malgré une forte expansion de la fourmi d'Argentine depuis dix ans, celle-ci n'est présente que de façon discontinue le long des côtes (Blight *et al.*, 2009). Cette distribution hétérogène peut être due à différents facteurs abiotiques ou bien à des facteurs biotiques, comme des résistances des communautés locales (Casevitz-Weulersse & Brun, 1999). Dans leurs travaux, BLIGHT *et al.* (Blight *et al.*, 2009) ont noté l'absence de co-occurrence entre la fourmi d'Argentine et une espèce locale du genre *Tapinoma*, due probablement à des exigences écologiques proches.

Cependant, de nombreuses études ont démontré la difficulté de déterminer les espèces du genre *Tapinoma*. EMERY (EMERY, 1925), dès 1925 étudie toutes les castes de plusieurs espèces de la région méditerranéenne et son étude confirme que la distinction entre *T. simrothi* et *T. erraticum* est très délicate. Il base ces déterminations sur les génitalia des mâles, tant il est problématique de déterminer les espèces sur la base des ouvrières seules. Cependant, les mâles sont parfois difficilement observables car présents dans les nids que quelques

semaines par an. De plus, pour certaines espèces, les mâles n'ont pas encore été décrits (ex : *T. israele*). BARONI-URBANI (BARONI-URBANI, 1971), en 1971, réunit les espèces *T. nigerrimum*, *T. simrothi* et *T. erraticum* sous le nom de *T. erraticum*. Plusieurs auteurs ont depuis publié des clés de détermination (Agosti & Collingwood, 1987; Collingwood, 1978; Schembri & Collingwood, 1980-1981) pour les *Tapinoma*, soit à partir d'un caractère morphologique pour distinguer les ouvrières, soit à partir des mâles et des reines (Schembri & Collingwood, 1980-1981), mais aucune ne concerne toutes les espèces méditerranéennes à la fois. La France compte donc à l'heure actuelle, suivant les auteurs, entre quatre et six espèces du genre *Tapinoma*.

- *Tapinoma pygmeum* (DUFOUR, 1857). Beaucoup plus petite que les autres espèces de *Tapinoma* et donc facilement différenciable (Bernard, 1968; Espadaler & Garcia-Berthou, 1997). En France [Landes(Dufour, 1857), Centre (Péru, 1999), Manche (Livory, 2008)].
- *Tapinoma ambiguum* (EMERY, 1925) : France métropolitaine (Casevitz-Weulersse & Galkowski, 2009) dont la Corse (Casevitz-Weulersse, 1990b). SEIFERT (1984) estime pouvoir différencier *T. erraticum* et *T. ambiguum* par un indice qui séparerait correctement à 87% les ouvrières. Synonyme de *T. erraticum* d'après EMERY (EMERY, 1925) ou de *T. madeirense* d'après WETTERER et al. (Wetterer et al., 2007b)
- *Tapinoma erraticum* (LATREILLE, 1798) : En France(Casevitz-Weulersse & Galkowski, 2009; Meudec & Lenoir, 1973) dont la Corse (Bernard, 1968). CASSEVITZ-WEULERSSE (CASEVITZ-WEULERSSE, 1990B) note que « l'existence de *T. erraticum* en Corse paraît douteuse ».
- *Tapinoma nigerrimum* (NYLANDER, 1856) : Sud de la France(Bernard, 1983; Casevitz-Weulersse & Galkowski, 2009; Emery, 1925) dont la Corse (Bernard, 1968; Casevitz-Weulersse, 1990b). Synonyme de *T. erraticum* (Bolton et al., 2007).
- *Tapinoma simrothi* (KRAUSSE, 1925) : Corse (Bernard, 1968; Casevitz-Weulersse, 1990b; Casevitz-Weulersse & Galkowski, 2009) seulement. CASSEVITZ-WEULERSSE (CASEVITZ-WEULERSSE, 1990B) mentionne qu'il est « impossible de distinguer morphologiquement *T. simrothi* de *T. ambiguum* à partir des femelles (reines et ouvrières) ».
- *Tapinoma madeirense* (FOREL, 1895) : Sud de la France (Casevitz-Weulersse & Galkowski, 2009; Emery, 1925). Synonyme de *T. ambiguum* (Wetterer et al., 2007b).



T. nigerrimum (©KIKO GÓMEZ & XAVIER ESPADALER)



T. simrothi (©KIKO GÓMEZ & XAVIER ESPADALER)

Le problème scientifique de l'identification des espèces est bien connu et présent dans de nombreux genres et/ou phylums (Saez & Lozano, 2005). L'identification des espèces, unité de base en biologie, est une précondition à toutes études écologiques et/ou éthologiques. En effet, les espèces peuvent être morphologiquement très semblables (« sibling species ») mais avoir des comportements et une écologie très variés (Saez & Lozano, 2005). L'impact d'une mauvaise identification, sur la conservation et/ou sur le contrôle d'espèces nuisibles ou invasives est reconnu et largement documenté (Seifert, 2009).

Différentes études montrent une variété de comportements chez les *Tapinoma*. *T. nigerrimum* et *T. simrothi* par exemple sont considérées comme des espèces dominantes. Elles sont généralement bien établies, avec des nids abondants formant des colonies polygynes de plusieurs milliers d'ouvrières. BERNARD, les signale comme des fléaux pour l'agriculture en Afrique du Nord (Bernard, 1950, 1976, 1982). Au Portugal, *T. nigerrimum* est considérée comme une espèce dominante lors de la compétition pour la nourriture avec la fourmi d'Argentine (Way *et al.*, 1997). L'hypothèse de résistance biotique de *T. nigerrimum* en Corse (Blight *et al.*, 2009; Casevitz-Weulersse, 1990b) et de *T. simrothi* (Bernard, 1950) au Maghreb sur la fourmi d'Argentine a été avancée.

Afin d'établir un consensus sur le statut des *Tapinoma* de France et de lever le voile sur la distribution et la systématique des *Tapinoma* du bassin méditerranéen nous avons décidé d'utiliser un outil chimique pour déterminer l'identité de ces espèces, les signatures chimiques étant de bons indicateurs de l'identité des espèces (Seifert, 2009). Pour faciliter la détermination de ces espèces de *Tapinoma* sur la base d'une seule ouvrière nous avons donc utilisé la signature chimique des ouvrières couplée à une étude morphologique.

Problématiques :

- Peut-on discriminer les ouvrières de différentes espèces de *Tapinoma* originaires du bassin méditerranéen sur la seule base de leurs hydrocarbures cuticulaires ?
- Peut-on confirmer le statut d'espèce de *T. nigerrimum*, *T. madeirense* ?
- Peut-on clarifier la distribution géographique des *Tapinoma* en France, voire apporter un indice sur la présence d'autres espèces appartenant au même genre, par l'utilisation des signatures chimiques ?

Myrmecological News	18	77-92	Online Earlier, for print 2013
---------------------	----	-------	--------------------------------

Differentiation of the ant genus *Tapinoma* (Hymenoptera: Formicidae) from the Mediterranean Basin by species-specific cuticular hydrocarbon profiles



Laurence BERVILLE, Abraham HEFETZ, Xavier ESPADALER, Alain LENOIR, Marielle RENUCCI, Olivier BLIGHT & Erick PROVOST

Abstract

Correct species identification is a precondition for biological study, yet despite a long history of morphological investigations, the systematic position of many ant species remains unclear. Here, we compared and identified cuticular hydrocarbon profiles of workers of several species of *Tapinoma* from Algeria, Morocco, Israel, France (mainland and Corsica) and Spain. We used the CHC profiles of workers to identify five *Tapinoma* species: *T. erraticum*, *T. israele*, *T. madeirense*, *T. nigerrimum* and *T. simrothi*. No cryptic species were detected. The species-specific hydrocarbon profiles were found to remain remarkably stable between Morocco and Northern France and between Israel and Algeria. They were not influenced by ecological factors such as vegetation type, soil and climate. In *Tapinoma* genus, cuticular hydrocarbon profiles were found to have a high diversity in CHC composition. These five identified *Tapinoma* species shared only three CHC. Combined with morphological analyses, this result confirms the species status of *T. madeirense*, *T. nigerrimum* and *T. israele*. This study also clarifies the geographical distribution of *T. simrothi* and *T. israele* and gives some indication of the preponderant frequency of *T. nigerrimum*.

Key words: *Tapinoma* complex, cuticular hydrocarbon profiles, gas chromatography-mass spectrometry, sibling species, chemosystematics.

Myrmecol. News 18: 77-92

ISSN 1994-4136 (print), ISSN 1997-3500 (online)

Received 2 October 2012; revision received 11 December 2012; accepted 12 December 2012
Subject Editor: Birgit C. Schlick-Steiner

Laurence Berville (contact author), Marielle Renucci, Olivier Blight & Erick Provost, Aix-Marseille Université, CNRS, IMBE, 7263 UMR, Campus Aix Technopôle Arbois-Méditerranée, Pavillon Villemin, F-13545 Aix-en-Provence Cedex 04, France. [E-mail: laurence.berville@imbe.fr](mailto:laurence.berville@imbe.fr) or laurence-berville@hotmail.fr

Abraham Hefetz, Department of Zoology, George S. Wise, Faculty of Life Sciences, Tel Aviv University, Ramat Aviv, 69978, Israel.

Xavier Espadaler, Universitat Autònoma de Barcelona, Departament de Biologia Animal de Biologia Vegetal i d'Ecologia, 08193 Bellaterra, España.

Alain Lenoir, Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, UMR CNRS 7261, Université François Rabelais, Faculté des Sciences et Techniques, Parc Grandmont, 37200 Tours, France.

Introduction

In biology, species are basic units; nevertheless, organisms are sometimes morphologically nearly indistinguishable from each other. Both cryptic and sibling species are species with a very close phenotypic resemblance. "Cryptic species are two or more species which are not separable by primary visual [...] of an expert" (Seifert, 2009). In other words, these species cannot be "safely separable by training of innate pathways of the human cognition system" (Seifert, 2009). Cryptic species "must not necessarily be the closest of relatives, though a high relatedness is usually the case", whereas, sibling species are "derived from the same common ancestor and are not separable without application of special identification methods" (Seifert, 2009). Consequently, their reliable identification requires elaborate methods in multimodal approaches such as high precision morphology analysis, DNA analysis and / or cuticular hydrocarbon compositions (Seifert, 2009; Seppa *et al.*, 2011). Identifying cryptic or sibling species is essential because morphological similarity may mask great differences in behavior and ecology (Guillem *et al.*, 2012; Saez & Lozano, 2005). Typical examples in ants are the genera *Tetramorium* (MAYR(Mayr, 1855), 1855), *Solenopsis* (WESTWOOD (Westwood, 1840), 1840), or *Tapinoma* (Förster, 1850). The impact of misidentification of cryptic or sibling species, for example in pest control,

endangered species (Guillem *et al.*, 2012) or nature conservation, is increasingly documented and recognized (Paterson, 1991; Saez & Lozano, 2005; Seifert, 2009). Recently, *T. nigerrimum* (Nylander, 1856) (*Dolichoderinae*) was proposed as a factor limiting the wild spread of the invasive Argentine ant (*Linepithema humile* (Mayr, 1855)) in Corsica (Blight *et al.*, 2009; Blight *et al.*, 2010a). However, to date, taxonomists worldwide have not reached a consensus on its taxonomical status, which hinders ecological investigation.

Discrimination and identification are central processes for social insects. Ants employ complex forms of chemical communication to maintain the cohesion and survival of a colony (Hölldobler & Wilson, 1990). They produce numerous chemical signals that encode information about an individual's sex, caste and relatedness, in addition to trail and alarm pheromones (Blomquist & Bagnères, 2010; Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1987; Howard, 1993; Howard & Blomquist, 2005; Lenoir *et al.*, 1999). Colony members learn the recognition cues shortly after hatching, allowing them to form a "template" that serves as a reference (Blomquist & Bagnères, 2010; Lacy & Sherman, 1983). Cuticular lipids – particularly hydrocarbons (HCs) – are thought to be involved in species and colony recognition in ants (Howard, 1993; Lucas *et al.*, 2005; Provost *et al.*, 2008; Singer, 1998). Cuticular hydrocarbon (CHC) profiles are usually

colony-specific, with colonies having different relative concentrations of compounds (Baroniurbani & Nielsen, 1990; Martin *et al.*, 2008a; Nielsen *et al.*, 1999). These CHCs consist of a complex mixture of long straight-chain saturated alkanes, which can be modified by addition of methyl groups attached to the chain or introduction of one or more double bonds (Martin & Drijfhout, 2009). All these combinations have led ants to evolve very complex CHC profiles (Dahbi *et al.*, 1996; Elmes *et al.*, 2002). Species-specific hydrocarbon compositions have been characterized for example for *Camponotus vagus* (Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1987) (SCOPOLI, 1763), *Cataglyphis cursor* (Nowbahari *et al.*, 1990) (FONSCOLOMBE, 1846), two *Tetramorium* spp. (Steiner *et al.*, 2002), thirteen species of *Formica* (Martin *et al.*, 2008a), seven *Temnothorax* spp. (Foitzik *et al.*, 2007; Provost *et al.*, 2008) and two *Lasius* spp. (Morrison & Witte, 2011) and reviewed in 2007, by HEFETZ (Hefetz, 2007).

Today, the genus *Tapinoma* is commonly acknowledged to contain 91 valid names and subspecies, and five fossil species (Bolton, 2012; Bolton *et al.*, 2007). To illustrate the complexity of the *Tapinoma* European group, since the first description of *T. nigerrimum* by NYLANDER (1856), its status has changed 12 times from species to subspecies of *T. erraticum* (Latreille, 1798) (LATREILLE, 1798) or *vice versa* (André, 1882; Atanassov & Dlussky, 1992; Bolton, 2012; Bolton *et al.*, 2007; Bondroit, 1918; Dlussky

et al., 1990; Forel, 1902; Shattuck, 1994). In 1925, EMERY classified *T. nigerrimum* as a species in his revision of the Palearctic members of this genus, but only after changing his mind four times (Emery, 1869, 1916 [1915], 1925; Emery & Forel, 1879). *T. nigerrimum* was considered until recently (Casevitz-Weulersse & Galkowski, 2009; Shattuck, 1994) as a synonym of *T. erraticum*, in spite of "[...] its very characteristic genital morphology (Seifert, 1984) and its characteristic formation of large supercolonies containing very large workers in addition to smaller ones [...]" (Seifert, 2012). "A partial explanation of this [...]" was given by SEIFERT (SEIFERT, 2012) when he suggested that "[...] all the synonymizing authors may have based their conclusions on worker material only". In the genus *Tapinoma*, males offer a reliable method of differentiation via the obvious genitalia differences, whereas difficulties arise with workers and even gynes (Emery, 1925; Seifert, 1984). However, the short lifespan of males makes their capture uncertain and some, like *T. israele* FOREL, 1904, have yet to be formally described. Workers of some species can only be discriminated by using the depth of clypeal incision (Seifert, 1984; Seifert, 2012), but variation in the clypeal cleft shape even within a nest makes this character unreliable. SEIFERT (SEIFERT, 1984) did not include in his statistical study individuals of species from Mediterranean countries like Algeria, Portugal, and Spain because he was not always able to distinguish

them from other *Tapinoma* species expected in this area, but he expected seven species of *Tapinoma* for the Mediterranean Basin, including *T. erraticum*, *T. simrothi* (Krausse-Heldringen, 1911), *T. nigerrimum*, *T. ambiguum* (EMERY, 1925), *T. pygmaeum* (Dufour, 1857) and two other as yet unidentified species (Seifert, 1984). Currently, according to the literature, the *Tapinoma* genus has eleven species with established populations in the Mediterranean Basin (*T. pygmaeum*, *T. melanocephalum* (FABRICIUS, 1793), *T. christophi* (EMERY, 1925), *T. festae* (EMERY, 1925), *T. simrothi phoeniceum* (EMERY, 1925), *T. erraticum*, *T. israele*, *T. madeirense* (FOREL, 1895), *T. minor* (BERNARD, 1945), *T. simrothi* and *T. nigerrimum*). The following is a brief account of *Tapinoma* species with established populations in the Mediterranean Basin.

Tapinoma pygmaeum and *T. melanocephalum* can easily be distinguished from the other *Tapinoma* species by their smaller size (1.3 - 1.7 mm long)(Creighton, 1950; Menozzi, 1925) and extremely reduced polymorphism. The head and thorax of the exotic *T. melanocephalum* are a deep dark brown with gaster and legs opaque or milky white (Fabricius, 1793). Outside the tropics, this species is a nuisance and has always been found inside buildings (Dekoninck *et al.*, 2006; Dubois & Danoffurg, 1994.), and greenhouses (Espadaler, 2006; Högmo, 2003). *T. pygmaeum* has been recorded only ten times in France (Dufour, 1857; Livory,

2008; Parat, 2001; Péru, 1999), Italy (Menozzi, 1925) and Spain (Espadaler, 1977, 1979; Espadaler & Garcia-Berthou, 1997). Due to their special features and the ease with which these two species can be distinguished from the other *Tapinoma*, they are not included in this study. Three other species belonging to the eastern Mediterranean *Tapinoma* are extremely poorly known: *T. christophi* from Lebanon, known exclusively through the male caste, *T. festae* from Greece, recently proposed as a valid species (Lush, 2009) and known through its workers and queens, and *T. simrothi phoeniceum* from Cyprus, Lebanon and Greece, known through all three castes. They are not included in this work.

Workers of *Tapinoma erraticum* were initially found in France near Brive and described by LATREILLE(LATREILLE, 1798) in 1798. Males have subgenital plates with strong broad lobes truncated terminally (Wetterer *et al.*, 2007b). This species has a Palearctic distribution, and is recorded for example, in several central and southern European countries (Bernard, 1968; Boer, 2010; Czechowski *et al.*, 2012; Emery, 1925; Seifert, 1984; Seifert, 2012) and also from Algeria, Egypt and Israel (Emery, 1925; Shattuck, 1994) although samples named as *T. erraticum* from those last three countries are probably misidentifications. The biology of this species was investigated by MEUDEEC (MEUDEEC, 1973).

Tapinoma israele: Workers of *Tapinoma erraticum israele* were found for the first time in Jerusalem and described by FOREL (FOREL, 1904) in 1904. Subsequently, Emery described queens and workers from Palestine, Syria and Crete, thereby raising *T. israelis* to species status (Emery, 1925). Workers of *T. israele*, hereafter named following the latest version of BOLTON's Catalogue (Bolton *et al.*, 2007), show longer antennae and a smaller depth of clypeal incision than *T. erraticum* (Emery, 1925; Forel, 1904). Emery reported that he was unable to distinguish *T. israele* from *T. simrothi* based on queens alone (Emery, 1925). Since then, there has been no description of males, nor any genetic or chemical investigations of this species. In this study, *Tapinoma israele* was named based on FOREL's description (Forel, 1904) and EMERY's revision (Emery, 1925), many samples from Israel having been made available to one author (X.E.) by Israeli entomologists. They included both samples preserved in alcohol and samples prepared dry. Workers and worker-associated males and a few queens, were available from two species: *Tapinoma israele* and *Tapinoma simrothi phoeniceum*. The former definitely differs from *Tapinoma erraticum* based on the much more shallow clypeal incision and male genitalia (X. ESPADALER, unpubl.). Factors indicating male genitalia are noted by EMERY (EMERY, 1925). Forthcoming work will present the evidence and propose minor taxonomic

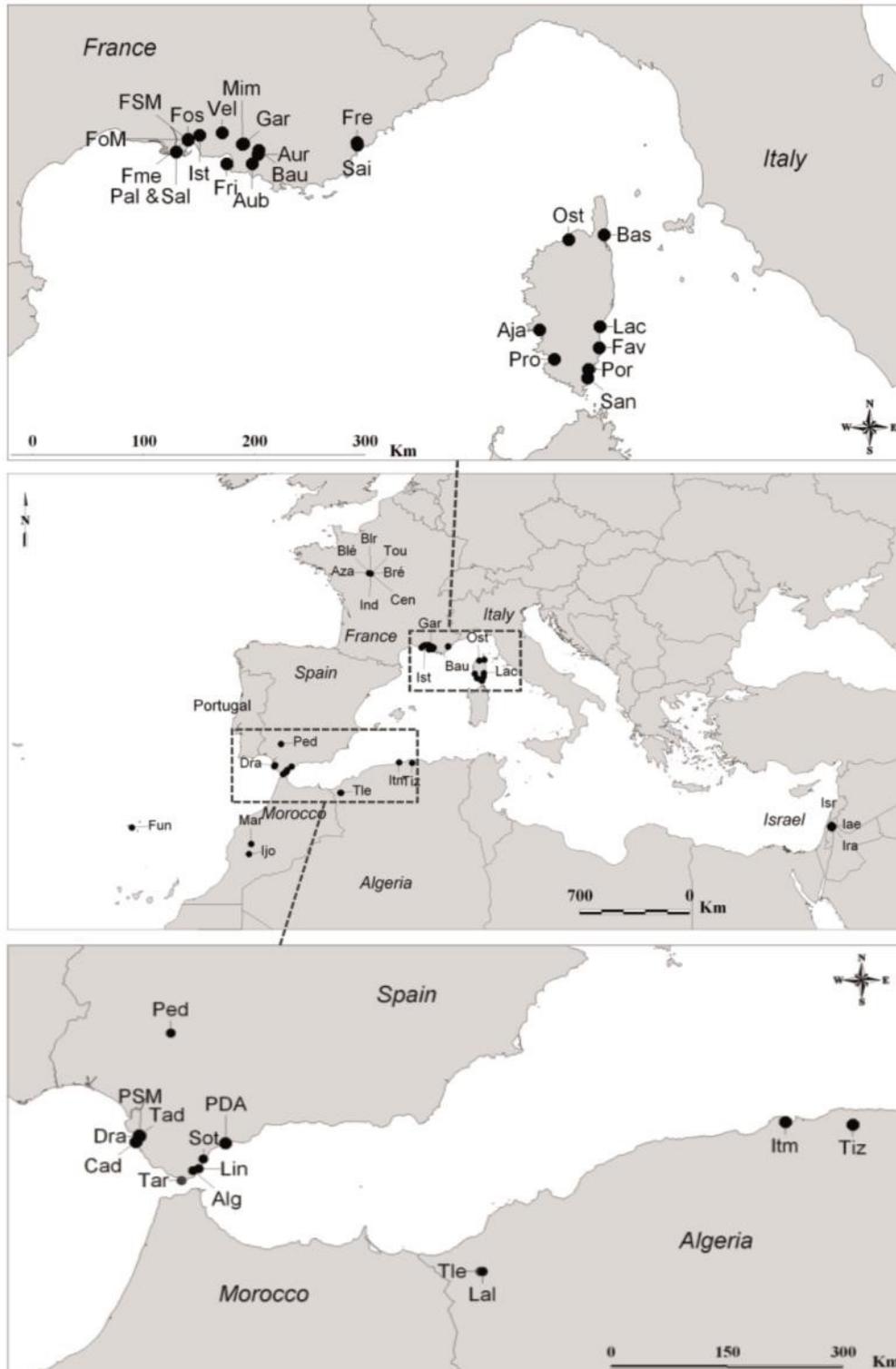
rearrangements and synonymies in Eastern Mediterranean *Tapinoma*.

Tapinoma madeirense: In 1895, FOREL (FOREL, 1895) described workers from Madeira (Portugal), distinguishing them from the other *Tapinoma*: *T. erraticum* var. *madeirense*. The queen was described by EMERY (EMERY, 1925). The female caste differs in the degree of clypeal incision, which is shorter in *T. madeirense* (Seifert, 1984). The males of *T. madeirense*, described as *T. ambiguum* by EMERY (EMERY, 1925), have genitalia with thin elongated lobes, directed somewhat externally (Wetterer *et al.*, 2007b).

First described by BERNARD (BERNARD, 1945) (1945), *Tapinoma minor* has been cited only from Morocco by CAGNIANT (Cagniant, 2006) as a junior synonym of *T. simrothi*. Workers are black with a head longer than its width (Bernard, 1982). No further investigations have been undertaken.

In 1911, KRAUSSE-HELDRUNGEN (KRAUSSE-HELDRUNGEN, 1911) described workers from Sardinia as *Tapinoma erraticum* var. *simrothi*; then in 1925, EMERY (EMERY, 1925) described queens and males, and raised *T. simrothi* to species status. Small workers are very similar to *T. erraticum* but male genitalia are easily distinguishable (Emery, 1925). *T. simrothi* are currently recorded in several countries like France (Corsica (Casevitz Weulersse, 1989; Emery, 1925)), Italy (Sardinia – Sicily (Emery, 1925)), Spain

Figure 6: Location of the 51 studied nesting sites (Tableau 11) of *Tapinoma* in the Mediterranean Basin.



(Carpintero *et al.*, 2000; Emery, 1925), Morocco (Cagniant, 1964, 2006) and Algeria (Bernard, 1976; Cagniant, 1968, 1970). *T. simrothi* was characterized as a tramp species (Bernard, 1976) owing to its massive exploitation of aphids (Bernard, 1982).

Oddly enough, while *Tapinoma nigerrimum* was listed as a junior synonym of *T. erraticum* by BOLTON & *al.* (Bolton *et al.*, 2007), this polygynic "species" is one of the best known European *Tapinoma*. Large workers of *T. nigerrimum* differ from *T. erraticum* not only in absolute size (Emery, 1925), but also in their proportionally shorter scape and a much more elongated second funiculus segment. Although equally-sized workers of both species have almost the same scape length, clypeal notch is deeper in *T. nigerrimum*. Other statistical differences are shown in Table 1 of SEIFERT (SEIFERT, 2012). *T. nigerrimum* is an originally Ibero-Mauritanian ant with a Mediterranean distribution; it has shallow extensive nests and is particularly abundant in man-influenced areas (Comin & De Haro, 1980; Espadaler, 1986; Passera, 1977). Colonies are composed of several nests, with many entrances inter-connected with trails (Cerdeira *et al.*, 1989). The species builds nests preferentially in spaces with scarce arboreal strata (Bernard, 1980b); their entrances are characteristically domed (Castello & Arias de Reyna, 1982) or delimited by accumulated sand (Bonaric, 1971). Its capacity to withstand floods (Bernard, 1983), together

with its biological features and the ability to colonize degraded areas (Acosta, 1980), enable this species to colonize coastal areas, where it is particularly abundant (Fernandez & Rodriguez, 1982; Passera, 1977).

The impact of misidentification of cryptic or sibling species, for example in pest control or nature conservation, is increasingly documented and recognized (Paterson, 1991; Saez & Lozano, 2005; Seifert, 2009). *Tapinoma nigerrimum* has been proposed as a factor limiting the wild spread of the invasive Argentine ant (Blight *et al.*, 2009; Blight *et al.*, 2010a), but in the Mediterranean Basin, several *Tapinoma* species may also occupy the same type of habitat. We thus decided to study the Mediterranean *Tapinoma* complex, which is widespread and ecologically important in many ecosystems, using both morphological and chemical analyses. Our principal aims were 1.) To facilitate reliable determination of the Mediterranean *Tapinoma* species, 2.) To confirm the species status of *T. israele*, *T. madeirense* and *T. nigerrimum*, and 3.) To clarify the complex Mediterranean *Tapinoma* distribution.

Materials & methods

Field collection

Workers of *Tapinoma* sp. were collected from 51 nesting sites in Algeria, France, Israel, Morocco, Madeira Island and Spain (*Figure 6 & Tableau 11*). The nesting sites sampled ranged over 1900 km from the

northern to the southern part and over 4800 km from the eastern to the western part of the study area. Four colony fragments were collected in Algeria: two in Tlemcen [Tlemcen University and Tlemcen Lalla Setti], one in Tizi-Ouzou and one in Itma. Thirty one colony fragments were collected in France: eight along the Corsican coast [Ajaccio; Bastia; Favona; Lac Palo; Ostriconi; Porto-Vecchio; Propriano; Santa Giulia] and 23 in continental France [Aubagne; Auriol; Sainte Baume; Azay-sur-Cher; six close to Bléré; four near Fos-sur-Mer; Fréjus; Frioul island; Gardanne; Istres; Mimet; Plage de Piemanson; Saint Aygulf; Salin de Giraud and Velaux]. Two nesting sites were sampled in Morocco [Ijjoukak and Marrakech]. Three colony fragments were collected in Israel [Lower Galilee]. One colony fragment was sampled in Madeira Island [Funchal]. The remaining ten colony fragments were collected in Spain [Algéciras; Bahía de Cadiz; Dragados; Línea de la Concepción; San Pedro de Alcántara; El Pedroso; Puerto Santa María; Sotogrande; Tadeo and Tarifa].

Fields for ant collection were chosen following the literature. Algeria, South of Spain, Morocco and Corsica were chosen for *Tapinoma simrothi* (Bernard, 1976, 1982; Cagniant, 1968, 1970; Carpintero *et al.*, 2000; Casevitz Weulersse, 1989), Israel for *T. israele* (Emery, 1925), southern France and Spain for *T. nigerrimum* (Bernard, 1983; Carpintero *et al.*, 2000; Emery, 1925), Morocco for *T. minor* (Bernard, 1982;

Cagniant, 1964, 2006), Madeira island for *T. madeirense* (Wetterer *et al.*, 2007b) and central France for *T. erraticum* (Meudec, 1973; Meudec & Lenoir, 1973).

Colony fragments (about 50 workers) were collected in 2009, 2010 and 2011, between April and October from a variety of habitats including landscaped residential lots or sand dunes, but only three workers from Madeira Island arrived alive at the laboratory, so we did not include them in the statistical analyses. Workers were killed by freezing and maintained at -18°C, in separate glass tubes.

Chemical analyses of cuticular hydrocarbons

Seven samples from each nesting site (7 × 50 = 350), consisting of a single worker, were immersed in 5 µl of hexane for 15 minutes in order to extract and estimate cuticular hydrocarbons. 3 µl of this extract were used for capillary gas chromatography (GC), carried out using a Varian 3 900 gas chromatograph equipped with a flame ionization detector (FID) and a Chrompack CPSil5WCOT apolar capillary column (fused silica, 25 m × 250 µm; thickness of stationary phase, 0.12 µm) and interfaced with Star 5.5 (Varian) software. Oven temperature was held at 100°C, then increased to 220°C at 10°C / min, then to 320°C at 3°C / min and finally held at constant temperature for 10 min. The injector and flame-ionization detector were at 280 and 250°C respectively, with helium

N°	Nesting-sites and abbreviations	Countries	X	Y	Morphological determination	Chemical determination
1	Itma	Itm Algeria	36.74733333	3.0754	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
2	Tizi-Ouzou	Tiz Algeria	36.71666667	4.05	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
3	Tlemcen	Tle Algeria	34.87855	-1.313116667		<i>T. nigerrimum</i>
4	Tlemcen : Lalla setti	Lal Algeria	34.87875	-1.275466667		<i>T. israele</i>
5	Ajaccio	Aja France	41.91923333	8.738616667	♂ <i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
6	Aubagne	ub France	43.28065	5.579866667	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
7	Auriol	Aur France	43.35691667	5.6408	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
8	Auriol : Sainte Baume	Bau France	43.38835	5.6537		<i>T. erraticum</i>
9	Azay-sur-Cher	Aza France	47.32741667	0.809666667	<i>T. erraticum</i>	<i>T. erraticum</i>
10	Bastia	Bas France	42.70213333	9.45075	♂ <i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
11	Bléré	Blé France	47.30955	0.952916667	<i>T. erraticum</i>	<i>T. erraticum</i>
12	Bléré	Blr France	47.30941667	0.953616667	<i>T. erraticum</i>	<i>T. erraticum</i>
13	Bléré	Bré France	47.30925	0.9532	<i>T. erraticum</i>	<i>T. erraticum</i>
14	Bléré	Tou France	47 3094	0.953583333	<i>T. erraticum</i>	<i>T. erraticum</i>
15	Bléré	Cen France	47.30918333	0.953016667	<i>T. erraticum</i>	<i>T. erraticum</i>
16	Bléré	Ind France	47.30921667	0.952816667	<i>T. erraticum</i>	<i>T. erraticum</i>
17	Favona	Fav France	41.7729	9.396816667	♂ <i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimu</i>
18	Fréjus	Fre France	43.45233333	6.734833333	<i>T. madeirense</i>	<i>T. madeirense</i>
19	Fréjus : Saint Aygulf	Sai France	43.43246667	6.735183333	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
20	Frioul island	Fri France	43.28	5.297666667	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
21	Istres	Ist France	43.51013333	4.9994	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
22	Lac Palo	Lac France	41.94758333	9.40755	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
23	Plage de l'Ostriconi	Ost France	42.66136667	9.063016667	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
24	Plage de Piémanson	Pla France	4.347166667	4.78475	♂ <i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
25	Porto-Vecchio	Por France	41.59098333	9.279483333	♂ <i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
26	Propriano	Pro France	41.67585	8.9032	♂ <i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
27	Salin de Giraud	Sal France	43.37545	4.741333333	♂ <i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
28	Santa Giulia	San France	41.51973333	9.271666667	♂ <i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
29	Velaux	Vel France	43.53098333	5.250166667	<i>T. madeirense</i>	<i>T. madeirense</i>
30	Fos-sur-Mer	Fme France	43.47751667	4.874733333	<i>T. madeirense</i>	<i>T. madeirense</i>
31	Fos-sur-Mer	FoM France	43.47865	4.8744	<i>T. madeirense</i>	<i>T. madeirense</i>
32	Fos-sur-Mer	Fos France	43.47798333	4.874883333	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
33	Fos-sur-Mer	FSM France	43.4729	4.876083333	<i>T. madeirense</i>	<i>T. madeirense</i>
34	Gardanne	Gar France	43.44311667	5.483016667	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
35	Mimet	Mim France	43.44021667	5.472583333	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
36	Lower Galilee	Ira Israel	32.72973333	35.44328333	<i>T. israele</i>	<i>T. israele</i>
37	Lower Galilee	Isr Israel	32.75086667	35.43805	<i>T. israele</i>	<i>T. israele</i>
38	Lower Galilee	Iae Israel	32.74455	35.48606667	<i>T. israele</i>	<i>T. israele</i>
39	Ijjoukak	Ijo Morocco	30.9967	-8.159883333	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
40	Marrakech	Mar Morocco	31.63333333	-8	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
41	Funchal	Fun Portugal	32.664159	-16.87515	<i>T. madeirense</i>	<i>T. madeirense</i>
42	Algéciras	Alg Spain	36.14578333	-5.448633333	<i>T. simrothi</i>	<i>T. simrothi</i>
43	Cadiz : Bahia de Cadiz	Cad Spain	36.5004	-6.273566667	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
44	El Pedroso	Ped Spain	37.84103333	-5.768416667	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
45	El puerto de Santa María	PSM Spain	36.57793333	-6.214166667	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
46	Dragado	Dra Spain	36.56831667	-6.2223	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
47	Tadeo	Tad Spain	36.58045	-6.226816667	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
48	La Línea de la Concepción	Lin Spain	36.16758333	-5.36665	<i>T. simrothi</i>	<i>T. simrothi</i>
49	San Pedro de Alcántara	PDA Spain	36.48356667	-4.980633333	<i>T. nigerrimum</i>	<i>T. nigerrimum</i>
50	Sotogrande	Sot Spain	36.28703333	-5.301483333	<i>T. simrothi</i>	<i>T. simrothi</i>
51	Tarifa	Tar Spain	36.02183333	-5.615283333	<i>T. simrothi</i>	<i>T. simrothi</i>

Tableau 11 : Collection sites for *Tapinoma* ants. Latitude and longitude are given in decimal World Geodetic System (WGS 84). ♂ represents nesting sites morphologically determined via the male genitalia.

<i>Tapinoma</i>	b/a	Funicle segments
<i>israele</i>	>4	2 ≥ 3
<i>madeirense</i>	> 4	2 < 3
<i>erraticum</i>	~ 3.2	2 = 3
<i>nigerrimum</i>	2 - 2.3	2 > 3
<i>simrothi</i>	1.6 - 2	2 ≥ 3

Tableau 12 : Indices and Key for measurements of *Tapinoma* species.

the carrier gas. Quantitative data were obtained by integrating peaks. Gas chromatography analysis of the 350 worker profiles yielded five different types of chromatograms. Cuticular compounds of workers from two nesting sites of each of the five profiles were determined by coupled Gas Chromatography /Mass Spectrometry (GC-MS) [Aza and Blé for *group 1*; Isr and Ira for *group 2*; Fre and FoM for *group 3*; Fri and Sai for *group 4*; Sot and Tar for *group 5*] as reference nests. Total body washes of 20 pooled workers from each reference nest were used for extraction. Workers were immersed in 100 μ l of hexane for 20 min. Four μ l of each extract were run into an Agilent 6890N GC equipped with Chrompack CPSil5WCOT apolar capillary column (25 m \times 0.25 mm, 0.12 μ m). The GC was coupled with a 5375 Agilent Technologies Mass Spectro-meter. Electron impact mass spectra were obtained with an ionization voltage of 70 eV. The carrier gas was helium at 1 ml / min with the injector in splitless mode. Oven temperature was isothermal at 70°C for 1 min, followed by 30°C / min to 180°C, then increased at a rate of 5°C / min to 320°C, and finally held for 15 min. Specific peak identity was determined with hydrocarbon standards and by matching diagnostic peaks with those from published spectra. Subsequently, quantitative analyses obtained by gas chromatography were performed with only the hydrocarbons as variables. CHC peaks

areas were standardized to 100% by calculating the percentage contribution of each compound to the cuticular hydrocarbon blend. Comparison of cuticular profiles was based on this proportion. A correction coefficient (K) was applied in order to adjust the integrated values to the sensitivity of the detector according to the number of carbon atoms of molecules. We determined this coefficient after injection of the same quantity of 10 n-alkanes (18, 20, 22, 24, 28, 32, 34, 36, 38 and 40 carbon atoms, respectively) where $K = 0.0038x^2 - 0.1738x + 2.9683$ (x is the number of carbon atoms per molecule of the substance).

Morphological analyses

Immediately following field collection and during chemical analyses, several workers from each nesting site were morphologically identified (*Tableau 11*). Morphological identification and chemical analyses were performed in blind tests in different laboratories (respectively Spain and France). Over the fifty nesting sites, two kinds of morphological analyses were used, according to whether or not males were present in the nest. During field collection, males were found in eight nesting sites, two in continental France (Pla and Sal) and six in Corsica (Aja; Bas; Fav; Por; Pro and San: *Tableau 11*). The morphological identification of these eight nesting sites was based on male genitalia.

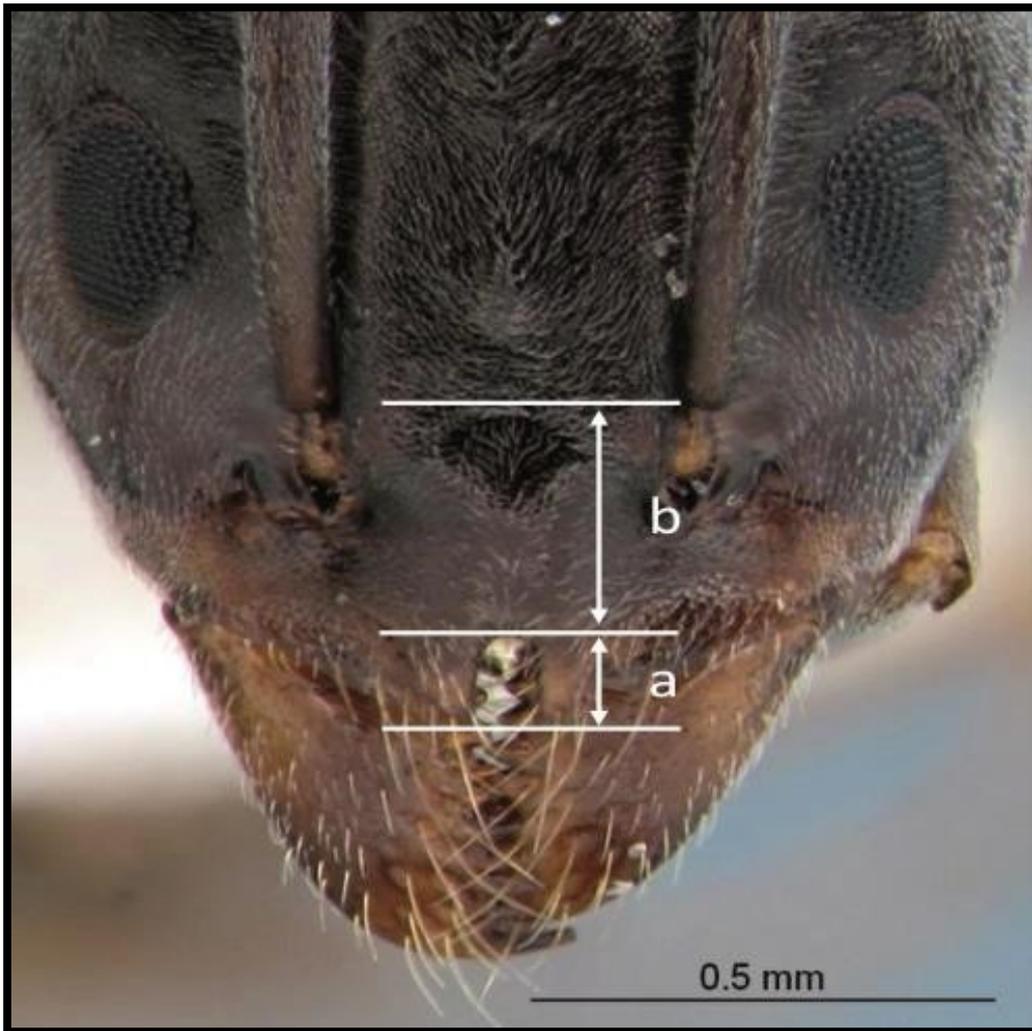


Photo 1: Metric characters measured in Tapinoma species: a, maximum depth of clypeal notch as it appears in frontodorsal view. B, distance from deepest point of clypeal notch to most posterior point of clypeus. Example of a head of T. nigerrimum. Photo X. Espadaler.

Identifications of the species from the other nesting sites were based on worker cephalic characteristics: clypeal notch, clypeal seta insertion and antennal segments. Two to five workers per sample were examined. The following characteristics and measurements were used: a.) depth of clypeal notch / distance from deepest point of clypeal notch to most posterior point of clypeus, which is easily seen on clean, dry

specimens and using tangential illumination; b.) relative length of second and third antennal segments (*Photo 1 & Tableau 12*). We measured mounted, dried specimens. A stereomicroscope Nikon SMZ-U with magnification (up to 112.5X) and dual arm fiber optic illuminator was used to measure the two described variables and get the corresponding indices. Measurements and indices used have not been validated as a

formal statistical and revisionary tool for *Tapinoma*; however, they have been routinely used over the past years and have been confirmed whenever worker-associated males have been available.

Statistical analyses

Statistical analyses were performed using hydrocarbons as sole variables, ignoring fatty acids and all other compounds. One hundred sixty-eight cuticular compounds were separated and identified by GC-MS. Multivariate data analyses were performed using R language and environment (R 2.15.1 software). The standardized peak areas were used to perform multivariate principal component analyses (PCA). The PCA were performed on the principal factors of overall variance. We also conducted a separate *K-means* cluster analysis to group together data points (factor coordinates of the variables) showing similar cuticular hydrocarbon profiles.

A pairwise matrix of CHC differences was constructed by measuring the binary squared Euclidean distance (the total number of CHCs that are absent in one species but present in the other, and vice versa), in order to look at the relationship between species using Ward's linkage method (Euclidean distance) (Ward, 1963) with Statistica 6.0 software.

Results

Morphological analyses

Workers from 39 nesting sites were morphologically analyzed on the basis of several workers each using the morphological indices (*Photo 1 & Tableau 12*). These analyses revealed the presence of five species: *Tapinoma erraticum*; *T. israele*; *T. madeirense*; *T. nigerrimum* and *T. simrothi*. Workers from 21 nesting sites were identified as *T. nigerrimum*. Workers from eight nesting sites, all in France, were identified as *T. erraticum*. Workers from four nesting sites, all in Spain, were identified as *T. simrothi*. Workers from three nesting site, all in Israel, were identified as *T. israele*, and workers from five nesting sites, all in France, as *T. madeirense*. The three workers from Madeira Island were also morphologically identified as *T. madeirense*. Workers from Tle, Lal and Bau nesting sites could not be identified morphologically due to their deterioration in transit from France to Spain (*Tableau 12*). Field collection yielded eight nesting sites with males (Aja; Bas; Fav; Pla; Por; Pro; Sal and San). For these sites, therefore, identification was based on male genitalia; all were morphologically identified as *T. nigerrimum* (*Tableau 11*).

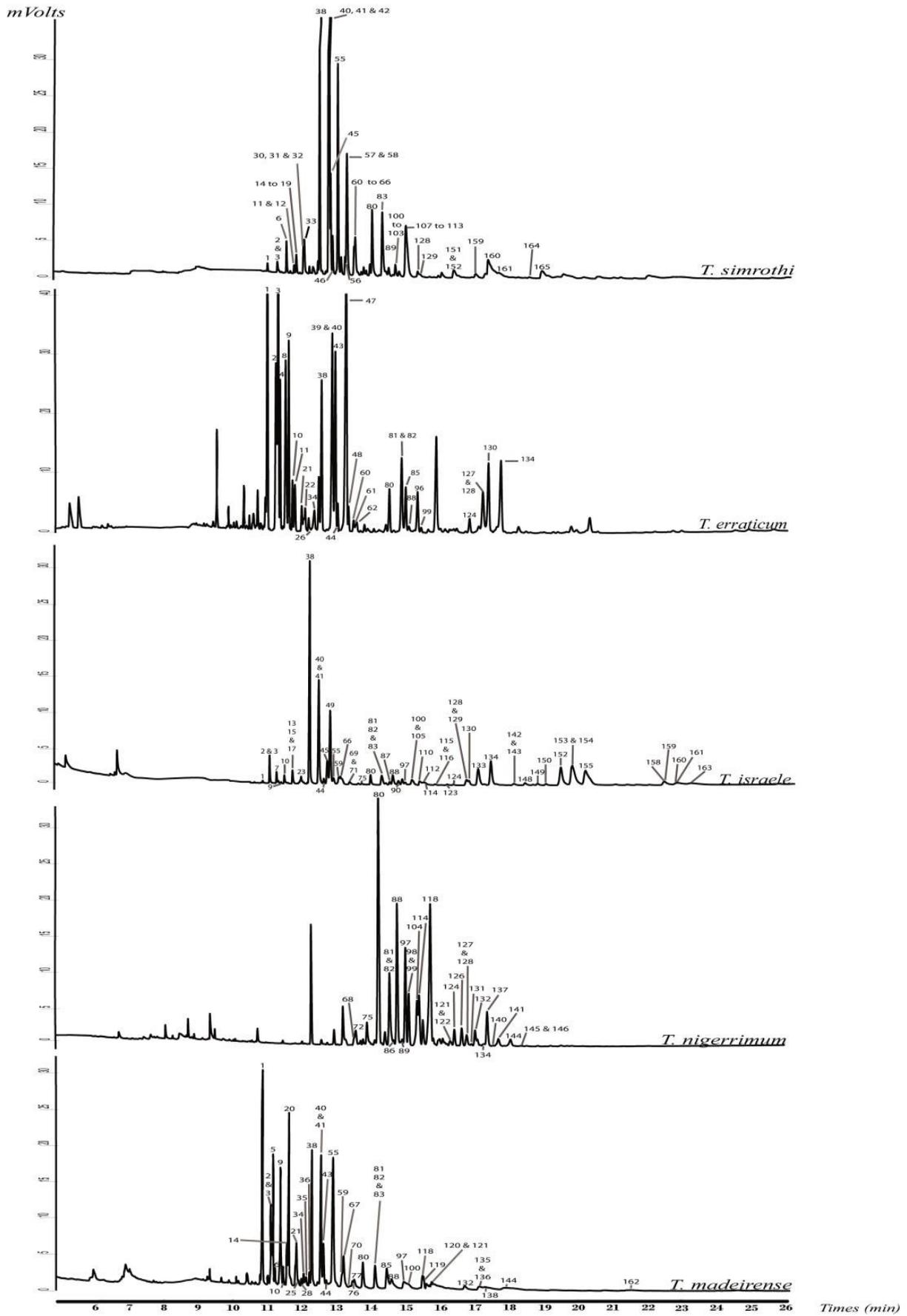


Figure 7:

Cuticular hydrocarbon analysis

Chemical analyses of all 350 worker-profiles revealed clearly five qualitative and quantitative CHC profiles (*Figure 7*), leading us to expect five *Tapinoma* species over the 50 nesting sites. In order to visualize the different chemical signatures, multivariate principal component analysis (PCA) was performed (*Erreur! Source du renvoi introuvable.*) on the cuticular hydrocarbons found in the seven workers from each of the 50 nesting sites (*Tableau 11*).

The PCA was performed on 53 factors which accounted for 95.1% of overall variance. The PCA (*Erreur! Source du renvoi*

introuvable.) revealed a marked discrimination on axis 1 between on one side, workers from group one [dark grey triangles] and, on the other side, workers from group two [light grey circles]. The first axis accounted for 33.29% of total variance. The second axis, which accounted for 26.41% of cumulative variance, revealed a marked separation between both sides of the axis, with group 4 on the negative side [black circles] and both groups 1 and 2 on the positive side. Group 3 was located near the axis intersection, in the middle of the three other groups. All GC-MS control individuals from groups 1, 2 and 4 from a given location were assigned to the same group.

Figure 7: Chromatograms obtained by injection of total body wash of workers of T. israele (Ira), T. simrothi (Tar), T. madeirense (Fre), T. nigerrimum (Fri) and T. erraticum (Aza).

Tableau 13 : (next double page) : List of the 168 compounds identified by GC-MS and their percentage contribution (Mean), in the cuticular extract sample of workers from field populations of the five Tapinoma species. All nests were summed per site ($N_{T.erraticum} = 56$; $N_{T.israele} = 28$; $N_{T.madeirense} = 35$; $N_{T.nigerrimum} = 203$; $N_{T.simrothi} = 28$).

Tableau 13:

compound n°	Compounds	T. madeirensis	T. israeli	T. nigerrimum	T. erraticum	T. simrothi
1	n-Pentacosane n-C25	7.27	0.90		12.86	8.45
2	13-Methylpentacosane 13-Me C25	4.02	1.08		4.69	12.77
3	11-Methylpentacosane 11-Me C25	2.50	1.06		4.44	12.77
4	7-Methylpentacosane 7-Me C25				5.62	
5	5-Methylpentacosane 5-Me C25	8.24			2.22	
6	3-Methylpentacosane 3-Me C25	4.04	0.62		5.23	8.27
7	11,15-Dimethylpentacosane 11,15-DimeC25		0.78			
8	7,9-Dimethylpentacosane 7,9-Dime25				2.06	
9	5,13-Dimethylpentacosane 5,13-DimeC25	12.70	0.22		7.49	
10	n-Hexacosane n-C26	1.30	0.87		2.25	
11	4,11,13-Trimethylpentacosane 4, 11, 13-Trime C25				1.57	1.60
12	4,9,13-Trimethylpentacosane 4,9,13-TrimeC25					1.60
13	14-Methylhexacosane 14-Me C26	2.44	0.46			
14	13-Methylhexacosane 13-Me C26					0.99
15	12-Methylhexacosane 12-Me C26		0.31			0.99
16	11-Methylhexacosane 11-Me C26					0.99
17	10-Methylhexacosane 10-Me C26		0.26			0.99
18	9-Methylhexacosane 9-MeC26					0.99
19	8-Methylhexacosane 8-Me C26				1.59	0.99
20	5,9,11-Trimethylpentacosane 5,9,11-Trime C25	3.56				
21	12,14-Dimethylhexacosane 12,14-Dime C26	1.67			0.57	
22	12,13-Dimethylhexacosane 12,13-Dime C26				0.59	
23	n-Heptacosane C27:1		0.83			
24	X,Y-Dimethylhexacosane X,Y-Dime C26				0.65	
25	8,12-Dimethylhexacosane 8,12-Dime C26	1.20				0.99
26	6-Methylhexacosane 6-Me C26				0.63	
27	5-Methylhexacosane 5-Me C26	0.57				
28	4-Methylhexacosane 4-Me C26	0.32				
29	3-Methylhexacosane 3-Me C26					0.99
30	10,16-Dimethylhexacosane 10,16-DimeC26					0.80
31	10,14-Dimethylhexacosane 10,14-DimeC26					0.80
32	10,12-Dimethylhexacosane 10,12-DimeC26					0.80
33	2-Methylhexacosane 2-Me C26	0.38				1.76
34	6,12-Dimethylhexacosane 6,12-Dime C26	0.68			0.68	
35	5,12-Dimethylhexacosane 5,12-Dime C26	0.53				
36	4,12-Dimethylhexacosane 4,12-Dime C26	0.63				
37	4,6-Dimethylhexacosane 4,6-Dime C26				0.42	
38	n-Heptacosane n-C27	4.52	16.16	1.12	6.44	6.21
39	15-Methylheptacosane 15-Me C27				3.65	
40	13-Methylheptacosane 13-Me C27	3.95	6.05		3.65	3.01
41	11-Methylheptacosane 11-Me C27	3.59	4.33			3.01
42	9-Methylheptacosane 9-Me C27					3.01
43	7-Methylheptacosane 7-Me C27	1.35			3.30	
44	5-Methylheptacosane 5-Me C27	1.25	0.78		1.23	
45	11,15-Dimethylheptacosane 11,15-Dime C27		2.41			0.40
46	11,13-Dimethylheptacosane 11,13-Dime C27					0.40
47	7,15-Dimethylheptacosane 7,15-Dime C27				7.50	
48	5,15-Dimethylheptacosane 5,15-Dime C27				1.93	
49	5,13-Dimethylheptacosane 5,13-Dime C27	5.97	0.59			0.18
50	5,12-Dimethylheptacosane 5,12-Dime C27					0.18
51	5,11-Dimethylheptacosane 5,11-Dime C27					0.18
52	5,9-Dimethylheptacosane 5,9-Dime C27					0.18
53	4,16-Dimethylheptacosane 4,16-Dime C27			0.15		
54	4,12-Dimethylheptacosane 4,12-Dime C27			0.15		
55	3-Methylheptacosane 3-Me C27	4.23	6.53			2.86
56	3,14-Dimethylheptacosane 3,14-Dime C27					2.40
57	3,12-Dimethylheptacosane 3,12-Dime C27					2.40
58	3,7-Dimethylheptacosane 3,7-Dime C27					2.40
59	n-octacosane n-C28	1.19	1.19			
60	14-Methyloctacosane 14-Me C28	1.27	0.27		1.23	0.18
61	13-Methyloctacosane 13-Me C28				0.74	0.18
62	12-Methyloctacosane 12-Me C28		0.27		0.67	0.18
63	11-Methyloctacosane 11-Me C28					0.18
64	10-Methyloctacosane 10-Me C28					0.18
65	9-Methyloctacosane 9-Me C28					0.18
66	8-Methyloctacosane 8-Me C28		0.35			0.18
67	5,9,13-Trimethylheptacosane 5,9,13-Trime C27	1.11				
68	14,15-Dimethyloctacosane 14,15-Dime c28			0.63		
69	12,16-Dimethyloctacosane 12,16-Dime C28		0.43			
70	12,14-Dimethyloctacosane 12,14-Dime C28	0.67				
71	10,14-Dimethyloctacosane 10,14-Dime C28		0.41			
72	8,12-Dimethyloctacosane 8,12-Dimethyl C28			0.71		
73	6-Methyloctacosane 6-Me C28	0.60				
74	4-Methyloctacosane 4-Me C28	0.34				
75	n-Nonacosane C29:1		2.39	0.1		
76	6,14-Dimethyloctacosane 6,14-Dime C28	0.35				
77	5,13-Dimethyloctacosane 5,13-Dime C28	0.42				
78	4,14-Dimethyloctacosane 4,14-Dime C28	0.22				
79	4,12-Dimethyloctacosane 4,12-Dime C28	0.22				
80	n-Nonacosane n-C29	1.16	3.28	12.34	2.20	1.34
81	15-Methylnonacosane 15-Me C29	0.64	0.29	2.58	1.40	
82	13-Methylnonacosane 13-Me C29	0.69	0.28	3.98	1.40	
83	11-Methylnonacosane 11-Me C29	0.62	0.28			3.73
84	4,8,12-Trimethyloctacosane 4,8,12-TrimeC28			2.52		

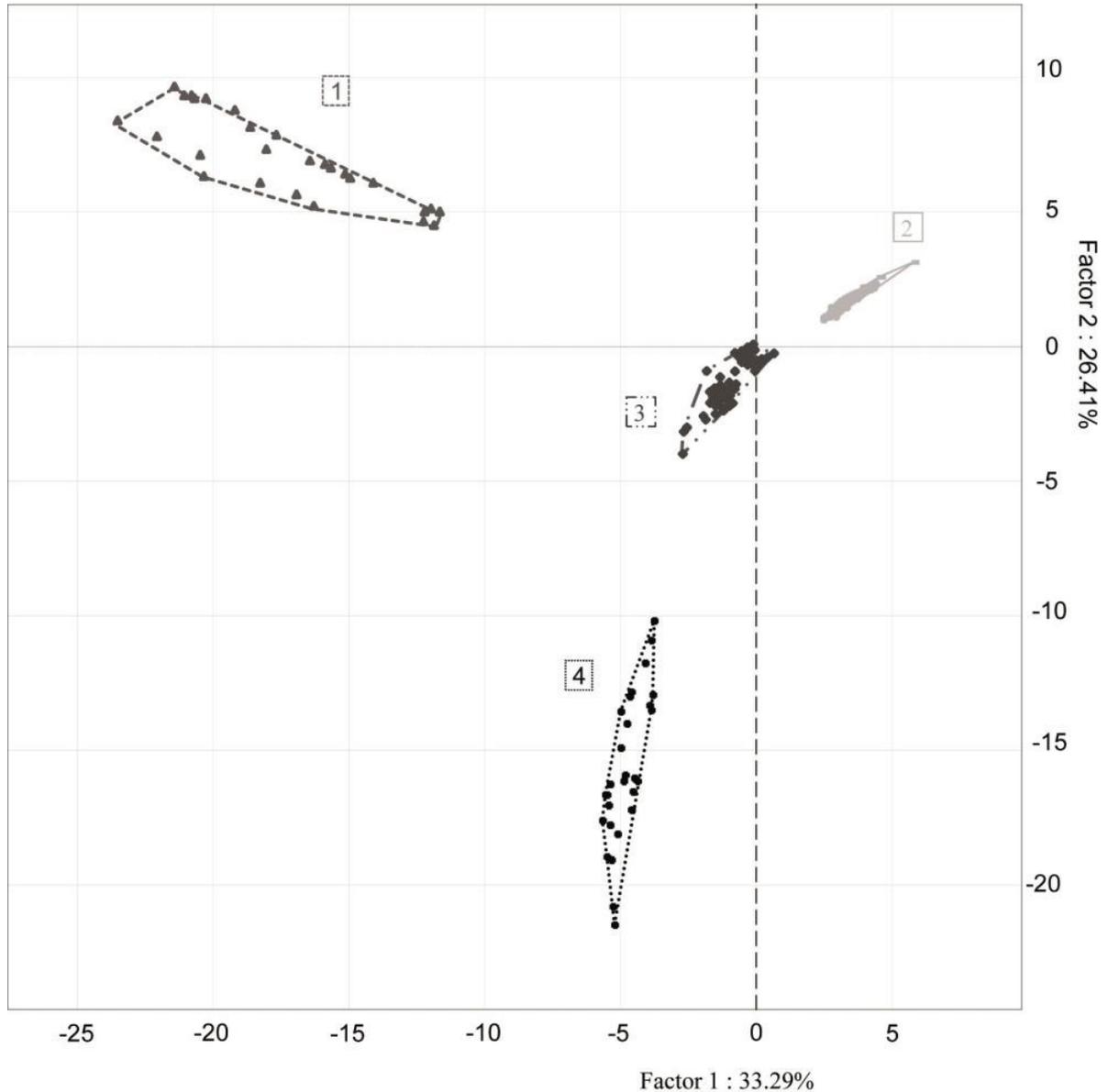
Tableau 13 (suite) :

compound n°	Compounds	<i>T.</i> <i>madeira</i>	<i>T.</i> <i>israele</i>	<i>T.</i> <i>nigerrimum</i>	<i>T.</i> <i>erraticum</i>	<i>T.</i> <i>simrothi</i>
85	7-Methylnonacosane	7-Me C29	0.66		1.47	
86	2,6,12-Trimethyloctacosane	2,6,12-Trime C28		0.34		
87	13,15-Dimethylnonacosane	13,15-Dime C29				
88	5-Methylnonacosane	5-Me C29	0.62	1.05		
89	11,17-Dimethylnonacosane	11,17-Dime C29		0.76	9.92	0.59
90	11,15-Dimethylnonacosane	11,15-Dime C29		0.77	0.49	0.15
91	11,13-Dimethylnonacosane	11,13 Dime C29				0.15
92	9,17-Dimethylnonacosane	9,17 Dime C29				0.05
93	9,15-Dimethylnonacosane	9,15 Dime C29				0.05
94	9,13-Dimethylnonacosane	9,13 Dime C29				0.05
95	7,19-Dimethylnonacosane	5,19-Dime C29			1.32	
96	7,15-Dimethylnonacosane	7,15-Dime C29			1.25	
97	3-Methylnonacosane	3-Me C29	0.46	0.39	5.12	
98	5,17-Dimethylnonacosane	5,17-Dime C29			1.39	
99	5,15-Dimethylnonacosane	5,15-Dime C29			1.28	0.61
100	5,13-Dimethylnonacosane	5,13-Dime C29	1.17	0.80		0.07
101	5,12-Methylnonacosane	5,12 Dime C29				0.07
102	5,11-Dimethylnonacosane	5,11 Dime C29				0.07
103	5,9-Dimethylnonacosane	5,9 Dime C29				0.07
104	3,17-Dimethylnonacosane	3,17-Dime C29			4.89	
105	11,15,17-Trimethylnonacosane	11,15,17-Trime C29		3.62		
106	16-Methyltriacontane	16-Me C30	0.33			
107	15-Methyltriacontane	15 Me C30				1.12
108	14-Methyltriacontane	14-Me C30	0.32			1.12
109	13-Methyltriacontane	13 Me C30				1.12
110	12-Methyltriacontane	12-Me C30		0.26		1.12
111	11-Methyltriacontane	11 Me C30				1.12
112	10-Methyltriacontane	10-Me C30		0.25		1.12
113	9-Methyltriacontane	9 Me C30				1.12
114	8-Methyltriacontane	8-Me C30		0.25	6.32	
115	14,20-Dimethyltriacontane	14,20-Dime C30		0.09		
116	12,18-Dimethyltriacontane	12,18-Dime C30		0.09		
117	10,14-Dimethyltriacontane	10,14-Dime C30	0.40			
118	8,12-Dimethyltriacontane	8,12-Dime C30	4.91		24.31	
119	6,14-Dimethyltriacontane	6,14-Dime C30	0.40			
120	4,14-Dimethyltriacontane	4,14-Dime C30	0.31			
121	4,12-Dimethyltriacontane	4,12-Dime C30	0.30		0.44	
122	4,8-Dimethyltriacontane	4,8-Dime C30			0.43	
123	n-Untriacontane	n-C31		0.08		
124	n-Untriacontane	n-C31	0.21	0.19	1.47	0.84
125	2,8,12-Trimethyltriacontane	2,8,12-Trime C30	0.07			
126	4,8,12-Trimethyltriacontane	4,8,12-Trime C30			3.03	
127	15-Methyluntriacontane	15-Me C31	0.07		0.83	1.19
128	13-Methyluntriacontane	13- Me C31	0.07	0.70	0.81	1.21
129	11-Methyluntriacontane	11-Me C31	0.07	0.70		0.17
130	7-Methyluntriacontane	7-Me C31	>0.01	0.89		2.08
131	13,24-Dimethyluntriacontane	13,24-Dime C31			0.43	
132	5-Methyluntriacontane	5-Me C31	0.42		1.89	
133	13,15-Dimethyluntriacontane	13,15- Dime C31		4.30		
134	7,15-Dimethyluntriacontane	7,15-Dime C31		0.25	0.61	1.86
135	7,13-Dimethyluntriacontane	7,13-Dime C31	0.63			
136	7,11-Dimethyluntriacontane	7,11-Dime C31	0.51			
137	5,17-Dimethyluntriacontane	5,17-Dime C31			3.91	
138	5,13-Dimethyluntriacontane	5,13-Dime C31	0.45			
139	11,15,17-Trimethyluntriacontane	11,15,17 -Trime C31		3.81		
140	7,11,15-Trimethyluntriacontane	7,11,15 -Trime C31			0.21	
141	5,9,13-Trimethyluntriacontane	5,9,13 -Trime C31	0.25		2.79	
142	12-Methyldotriacontane	12-Me C32		0.10		
143	11-Methyldotriacontane	11-Me C32		0.10		
144	8,12-Dimethyldotriacontane	8,12-Dime C32	0.56		3.36	
145	8,12,16-Trimethyldotriacontane	8,12,16-Trime C32			0.11	
146	6,10,14-Trimethyldotriacontane	6,10,14-TrimeC32			0.11	
147	X,Y-Dimethyldotriacontane	x,y-Dime C32		0.41		
148	n-Tritriacontane	C33:1		0.63		
149	14,18,22-Trimethyldotriacontane	14,18,22-Trime C32		0.34		
150	n-Tritriacontane	n-C33		0.34		
151	13-Methyltritiacontane	13 Me C33				0.09
152	11-Methyltritiacontane	11-Me C33		4.55		0.09
153	13,19-Dimethyltritiacontane	13,19-Dime C33		4.03		
154	13,17-Dimethyltritiacontane	13,17-Dime C33		4.26		
155	11,15,17-Trimethyltritiacontane	11,15,17 -Trime C33		6.24		
156	12-Methyltétratriacontane	12-Me C34		0.13		
157	11-Methyltétratriacontane	11-Me C34		0.13		
158	13-Methylpentatriacontane	13-Me C35		1.04		
159	11-Methylpentatriacontane	11-Me C35		1.02		0.06
160	13,19-Dimethylpentatriacontane	13,19-Dime C35		1.11		>0.01
161	13,17-Dimethylpentatriacontane	13,17-Dime C35		1.17		>0.01
162	5,13-Dimethylpentatriacontane	5,13-Dime C35	0.44			
163	11,15,17-Trimethylpentatriacontane	11,15,17 -Trime C35		1.45		
164	11-Methylheptatriacontane	11 Me C37				>0.01
165	15,19-Dimethylheptatriacontane	15, 19 Dime C37				>0.01
166	15,17-Dimethylheptatriacontane	15, 17 Dime C37				>0.01
167	13,17-Dimethylheptatriacontane	13,19 Dime C37				>0.01
168	13,17-Dimethylheptatriacontane	13,17 Dime C37				>0.01

The K-means analysis identified four chemical groups.

Figure 8: Principal Component Analysis (PCA) was based on the proportion of worker cuticular hydrocarbons from the 51 nesting sites. The projection was performed on two dimensions, where the first axis accounts for 33.29% of the total variance and the

Group 1 (grey triangles,) was composed of all the workers from Alg; Lin; Sot and Tar (GC-MS controls), all from Spain. Group 2 (light grey circles) was composed of workers from Algeria (Itm; Tiz and Tle),



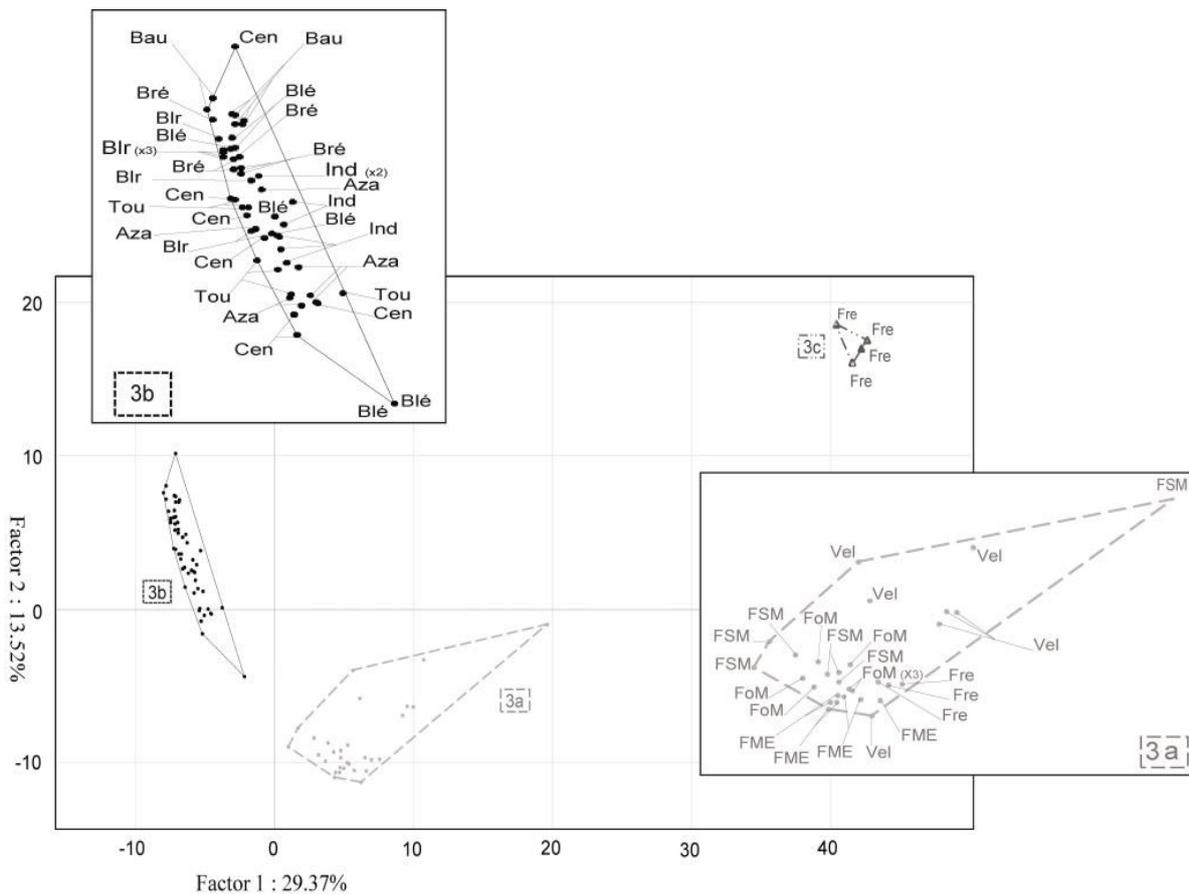
second for 26.41%. K-means cluster analysis distinguishes four groups. Morphological analysis allows us to identify these groups as *Tapinoma simrothi* [1-grey triangles], *T. nigerrimum* [2-light grey circles], indistinguishable *T. madeirense* and *T. erraticum* [3-black rectangles] and *T. israele* [4-black circles]. The areas correspond to the 95% confidence limit of the data.

France (Aub; Aur; Cad; Fos; Fri; Gar; Ist; Lac; Mim; Ost and Sai), Morocco (Ijo and Mar) and Spain (Dra; PDA; Ped; PSM and Tad). Group 3 (dark grey rectangle) was composed of all the workers from Aza; Bau; Blé; Blr;

Bré; Cen; Fre; FSM; FMe; FoM; Ind; Tou and Vel (France). Group 4 (black circles) was composed of all the remaining workers [Israel: Iae; Isr; Ira and Algeria: Lal]. Given the perfect concordance between the morphological and chemical discriminations, groups 1, 2 and 4 were identified as *T. simrothi*, *T. nigerrimum*, and *T. israele* respectively. In order to discriminate workers of the remaining species, a new PCA (Figure 9) was performed on worker profiles of all the nesting sites of group 3 from the first PCA. This PCA was based on their 77 CHCs and was performed on the 37 major factors which accounted for 95.2% of the overall variance.

This second PCA (Figure 9) revealed a marked discrimination between the four Fréjus worker profiles and the other nesting sites.

Figure 9 : Principal Component Analysis based on the 77 CHCs of worker profiles of the third group of the first PCA. The projection was performed on factorial plane 1-2. Axis 1 accounts for 29.37% of the total variance and axis 2 for 13.52%. K-means cluster analysis distinguishes three groups: *T. madeirense* [3a-grey circles], *T. erraticum* [3b-black circles] and 4 workers from Fréjus [3c-dark grey triangles]. The areas correspond to the 95% confidence limit of the data.



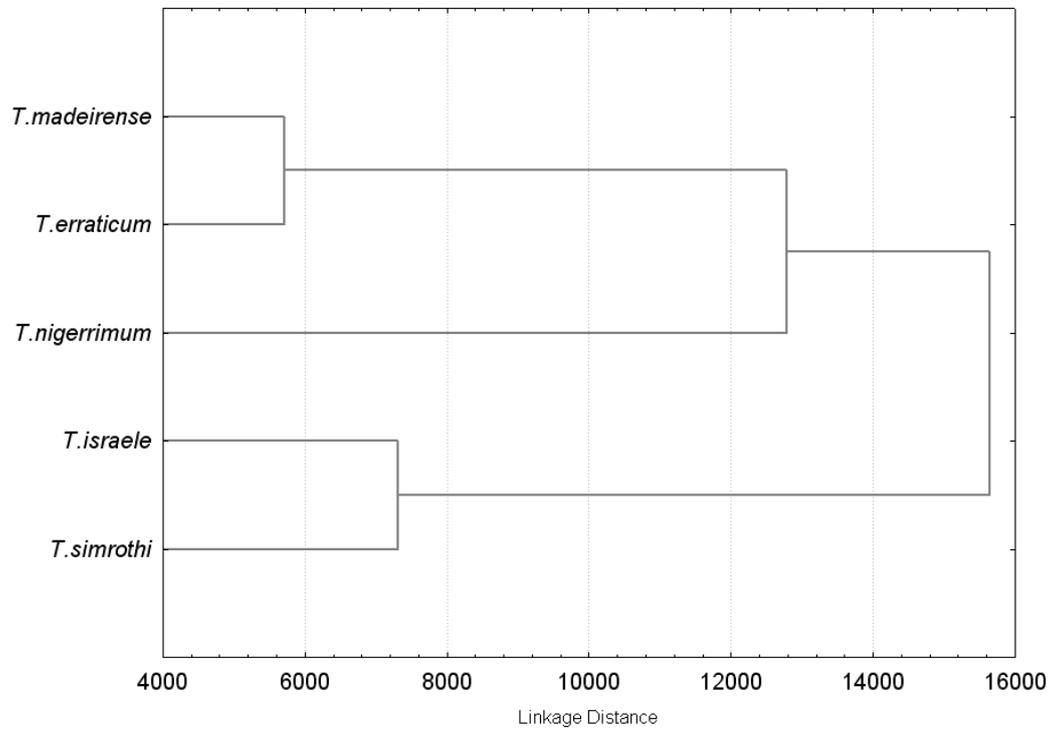


Figure 10 : Cluster analysis of cuticular hydrocarbon compositions of workers of T. erraticum, T. madeirense, T. israele, T. nigerrimum and T. simrothi using Ward's linkage method (Euclidean distance) (Ward, 1963).

The first and the second axes, which accounted respectively for 29.37% and for 13.52% of total variance, discriminated between, on one side, workers from group 3a (grey circles) and on the other side, workers from group 3b (black circles). The *K-means* analysis distinguished three chemical groups. The first group [3a] was composed of workers from southern France [Fre; FSM; FMe; FoM and Vel (grey circles, *Figure 9*)]. The second group [3b] was composed of workers from southern and central France [Aza; Bau; Blé; Blr; Bré; Cen; Ind and Tou (black circles)]. In the first two groups, all the individuals from a given location were assigned to the same group, except for four workers from Fréjus which formed a separate group [3c, dark grey triangles].

Morphological and chemical discriminations led to groups 3a and 3b being identified *T. madeirense* and *T. erraticum* respectively (*Tableau 11*). Given their chemical composition and their morphological discrimination, workers from Fréjus were identified *T. madeirense*. Across the five species, 168 distinct CHCs were found, belonging to five distinct hydrocarbon groups (*Tableau 13*). These 168 CHCs were identified as ranging from 25 to 39 carbon atoms. Among the five species, the sequence of occurrence is as follows: mono-methylalkanes > dimethylalkanes > *n*-alkanes > trimethylalkanes > *n*-alkenes (*Tableau 13*).

Tableau 13).

. Cuticular profiles of all *Tapinoma* species present methyl-branched alkanes (mono-, di- and trimethyl) and some straight-chain *n*-alkanes, but only *T. israele* and *T. nigerrimum* present *n*-alkenes.

Cuticular profiles of *Tapinoma erraticum*, *T. israele*, *T. madeirense* and *T. simrothi* (*Figure 7*) were dominated by monomethylalkanes (respectively 44%, 30.5%, 42% and 68%), while the cuticular profile of *T. nigerrimum* workers was dominated by dimethylalkanes (43%) (

Tableau 13 & Figure 7). The profile of the *T. simrothi* worker was more diverse and wide-ranging (70 CHCs ranging from C25 to C39) than that of the four other species. The profile of the *T. israele* worker ranged from C25 to C38 (65 CHCs), while that of the *T. erraticum* worker presented 35 CHCs ranging from C25 to C33 carbon atoms. *T. nigerrimum* worker profile ranged from C27 to C35 (35 CHCs) and that of the *T. madeirense* worker was composed of 62 CHCs ranging from C25 to C35 carbon chain lengths (*Tableau 13*). Only *n*-C27, *n*-C29 and 13-MeC31 were common to all five species (1.9%).

Ten cuticular hydrocarbons were common to four species (5.9%), 14 were common to three species (8.3%), 33 were common to two species (19.6%) and 108 were found in the profile of workers from one species only (64.3%). On average, workers from two different species had 16 CHCs in common; however *Tapinoma*

israele and *T. madeirense* workers shared 26 compounds (respectively 40% and 42% of their entire profile), whereas *T. simrothi* and *T. nigerrimum* shared only four compounds (C27, C29, 11, 17 dimethyl-C29 and 13me-C31), respectively 5.7% and 11% of the entire profile of each species. *T. erraticum* shared 48.7% of its profile with *T. israele* (19 CHCs), while *T. israele* shared with this species only 29% of its own profile (

Tableau 13). It is possible, using putative species recognition cues, to correctly identify each *Tapinoma* species through compounds which greatly contribute to their discrimination. *T. israele* can be identified easily by the presence of C27, C29 and C33 alkene, dimethyl-C33, methyl-C34, and a suite of 11, 15, 17 trimethyl- C29 / C31 / C33 / C35. The *T. nigerrimum* CHC profile is dominated by compounds greatly contributing to the discrimination of this species (8, 12 dimethylC30 (24.3%); 7, 9- & 3, 17- dimethylC29 and 4, 8, 12 trimethyl C28 / C31). *T. simrothi* can be easily discriminated from the other *Tapinoma* species by the presence of suites like 9 to 13 methyl- C26 / C30; 5, 13- 5, 12- & 5,9- dimethyl-C27 and 3, 12- 3, 7- & 3,4- dimethyl-C27. Four dimethyl-alkanes (7, 5 dimethyl-C25; 12, 13- & 4, 6- dimethyl-C26 and 7, 15 dimethyl-C27) greatly contributed to the discrimination of *T. erraticum*. *T. madeirense* can be identified by using both methyl-alkane (5 & 4 methyl-C26 and 6 & 4 methyl-C28) and dimethyl- alkane (5, 12- &

4, 12 dimethylC26; 6, 14- & 5, 13- dimethyl-C28; 4, 14- & 4, 12 dimethyl-C28; 7, 13- 7, 11- dimethyl-C31 and 5, 13 dimethyl-C31) (

Tableau 13).

In order to better understand the contribution of the five hydrocarbon groups in the species determination, a PCA based only on dimethyl- and trimethyl- alkanes was performed. The same discrimination (PCA not shown) between the five species was obtained irrespective of the presence or not of the alkenes, alkanes and methyl-alkanes. The *K*-means analysis identified the same four chemical groups. Moreover, the exclusion of the dimethyl- and / or trimethyl- alkanes significantly decreases the capacity to distinguish species.

A hierarchical cluster analysis was performed on all the qualitative cuticular hydrocarbon dissimilarities (**Figure 10**). This cluster was constructed by measuring the binary squared Euclidean distance, in order to look at the relationship between species using Ward's linkage method. This cluster shows a first separation between, on the one hand *Tapinoma simrothi* and *T. israele* and, on the other hand, *T. madeirense*, *T. erraticum* and *T. nigerrimum*. A second separation distinguishes *T. nigerrimum* from *T. erraticum* and *T. madeirense*.

Cuticular hydrocarbons from the three workers from Madeira Island which arrived alive at the laboratory were analyzed by gas chromatography. Their profiles were

qualitatively identical to the profile of *T. madeirense*.

Discussion

High correlation and reliability between CHCs and morphological analyses for species identification has previously been shown, for example, with the cryptic *Pachycondyla villosa* complex (Lucas *et al.*, 2002) or the European *Tetramorium* sibling species (Schlick-Steiner *et al.*, 2006). CHCs can discriminate sibling species (Cremer *et al.*, 2008), cryptic species (Lucas *et al.*, 2002), or even hybrids (Vander Meer, 1986), like any phenotypic character that is an expression of DNA (Seifert, 2009). Here, based on multiple comparisons, both chemical and morphological, we concluded that all the groups studied are distinct *Tapinoma* species. Chemical analyses support and corroborate the morphological separation of the total nesting sites into five groups and allow us to identify them as *T. israele*, *T. erraticum*, *T. nigerrimum*, *T. simrothi* and *T. madeirense*. These differences lend support to the species status of the five studied taxa.

Our study shows that the CHCs are extremely different among all five species. The species can be reliably separated by principal component analysis of their cuticular hydrocarbons, since considerable interspecific dissimilarities were found in the composition of the five *Tapinoma* CHC profiles. Recently, MORRISON & WITTE

(MORRISON & WITTE, 2011) showed strong differences in chemical recognition cues between two species of *Lasius*. *Lasius niger* and *L. platythorax* shared 17 compounds (i.e., 26.6% of the *L. niger* CHCs and 34% of those of *L. platythorax*). Here, we found that *T. israele* shared with *T. nigerrimum* only ten compounds (i.e., 15.4% of the *T. israele* CHCs and 28.6% of those of *T. nigerrimum*) and *T. erraticum* shared with *T. simrothi* 13 compounds (i.e., 33.33% of the *T. erraticum* CHCs and 18.6% of those of *T. simrothi*). Maximum interspecific dissimilarities were found between *T. simrothi* sharing 5.7% of its profile and *T. nigerrimum* sharing 11.4% of its profile, with only four compounds in common. All five *Tapinoma* species share only three CHCs and only *T. nigerrimum* and *T. israele* have *n*-alkenes. Of the three shared CHCs, two are odd-numbered *n*-alkanes (C27 and C29) which are typically dominant in ant CHC profiles (Martin & Drijfhout, 2009). They may be used as chemical communication signals, but their ubiquity means that they could be general indicators only (Martin & Drijfhout, 2009). As previously shown by MARTIN & *al.* (Martin *et al.*, 2008a), the exclusion of the methyl-alkane, alkane and alkene did not significantly reduce the capacity of distinguish species. However, the exclusion of the dimethyl and / or trimethyl-alkanes in the PCA significantly decreases the discrimination, suggesting that it is these

compounds that contain the maximum information.

Moreover, VAN WILGENBURG & *al.* (van Wilgenburg *et al.*, 2011) showed that ant species have on average 18.7 ± 9.84 different homologous alkenes and methyl branched alkane series within their profile; *Tapinoma* species have on average 53.6 ± 16.02 different CHCs. These closely-related *Tapinoma* species appear to differ strongly in their CHCs, as with *Formica fusca* and *F. lemmani* (Martin *et al.*, 2008a) or others (Akino *et al.*, 2002; Lucas *et al.*, 2005), suggesting that major changes in their composition may have occurred during speciation events (van Wilgenburg *et al.*, 2011).

In addition to being very different chemically, these closely-related *Tapinoma* species seem to produce a wide range of CHCs, leading to diverse biophysical properties. Across the 78 ant species included in their review, MARTIN & DRIJFHOUT (MARTIN & DRIJFHOUT, 2009) found 993 different compounds; these five *Tapinoma* species presented more than 16% of the total of these compounds. The image of the ant as a chemical factory is fully reinforced by the *Tapinoma* genus.

Because of their species-specificity, CHCs were first considered for chemotaxonomy in 1970 (Jackson & Baker, 1970). They may help to delimit a number of different species and can be used as an additional taxonomic tool in combination with morphological

methods. Cluster analysis was based here on the presence / absence of hydrocarbons rather than on their proportions, because conspecific colony profiles differ in CHC ratios. In the light of the chemical cluster analysis, *T. simrothi* seems to be closer to *T. israele* and *T. erraticum* to *T. madeirense*, with *T. nigerrimum* in between. This result converges with morphological characteristics. However, a cluster tree based on the presence or absence of compounds must be taken with precaution. Using CHC profile information is potentially problematic when major changes in species composition have occurred at speciation events, as with several *Formica* (Martin *et al.*, 2008a) or with our *Tapinoma* species. For example, these five *Tapinoma* species belonging to the same genus would not be clustered together in the dendrogram of MARTIN & DRIJFHOUT (MARTIN & DRIJFHOUT, 2009) because they do not all produce *n*-alkenes. When such speciation events are involved, it is preferable to use CHC profiles only for intra-genus phylogeny. Chemical cuticular profiles are known to be influenced by genetic and environmental factors (Crosland, 1989; van Zweden *et al.*, 2009; Wagner *et al.*, 2001). If adaptations to abiotic parameters such as humidity or temperature (Wagner *et al.*, 2001) were the driving force for chemical differentiation between species, we would expect longer-chained hydrocarbons with the more xero- and thermophilic species (*Tapinoma simrothi* and *T. israele*), as they

offer better protection against desiccation (Gibbs, 1998). *Tapinoma erraticum* presented shorter-chained hydrocarbons than *T. simrothi* or *T. israele* (Tableau 13).

Chemical profiles of species can be altered by a close contact with the prey profiles (Liang & Silverman, 2000) or by environmental factors. In most cases, the changes remain small or moderate, mainly affecting the proportions of some of the compounds (Morrison & Witte, 2011). But in our study, the chemical similarity within *Tapinoma* species is remarkable. The effect of environmental factors and diet seems negligible in spite of the obvious environmental gradient induced by the fact that some of these populations are separated by 900 kilometers (*T. erraticum*), 1300 km (*T. nigerrimum*) and even more than 3000 km (*T. israele*). At shorter distances, the same stability of CHCs has been shown, for example, in *Lasius niger* in western Europe [France and Belgium (Lenoir *et al.*, 2009); Germany (Dinter *et al.*, 2002) and Denmark (Dreier & D'Ettorre, 2009)], in *Formica lemani* [England, Finland and Ireland (Martin *et al.*, 2009; Seppa *et al.*, 2011)], and in *Formica exsecta* (Martin *et al.*, 2008a).

Although the pronounced interspecific dissimilarities found here may well result from ecological differences, this cannot explain the intraspecific similarities. In addition to passive mechanisms, adaptations to specific niches might have been expected

to lead to chemical differences between *T. israele* from Algeria and from Israel, or between *T. nigerrimum* from Morocco and from France. If the parameters principally influencing CHCs were environmental, species would consequently have been more similar within sites, where they share the same environment. If CHCs serve mainly protective functions, selection should drive the species' profiles apart, but we did not find intermediate chemical phenotypes.

Among all the nesting sites, 58% of the nesting sites were identified as *Tapinoma nigerrimum*. This species seems to be well spread around the Mediterranean Basin. Despite the major search made, *T. simrothi* nesting-sites were not found in southern mainland France and Corsica. This absence of *T. simrothi* in southern mainland France and Corsica could be explained by misidentification, insufficient field collection or the disappearance of the species.

The presence of the nesting site from Lalla Setti (Lal) permits us to demonstrate the existence of *T. israele* in Algeria. Despite the major search made in France and Spain, no *T. israele* nesting-sites were found.

The findings from our work clearly show how using chemical and morphological techniques together facilitates the study of these species, by allowing precise differentiation and identification. The chemistry of the CHC bouquet is shown to be an excellent tool for taxonomists, being species-stable over thousands of kilometers.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank M. BOUKHEMZA and N. BOUKHEMZA – ZEMMOURI (University of Tizi-Ouzou), A. PAYAN, E. BERVILLE, P. PONEL (IMBE), J. OFER (Israel), A. IONESCU (Tel-Aviv University, Israel), C. PLATNER (University of Bielefeld, Germany) and Y. BEN MORDECHAI (Israel) for providing preserved and/or live ant samples. We are very grateful to J-P. CHRISTIDÈS (IRBI) and to S. GREFF (IMBE) for their help and advice with the FID and the GC-MS. We thank M. SWEETKO for English language revision. This work was supported by the Provence-Alpes-Côtes d'Azur Region. X.E. is currently supported by MCYT-FEDER CGL2010-18182. We thank S.J. MARTIN and an anonymous referee for their constructive comments.



III. Expansion de la fourmi d'Argentine : supercolonies et fusion.

Article B:

Variation in the level of aggression, chemical and genetic distance among three supercolonies of the Argentine ant in Europe

O. BLIGHT,*¹ L. BERVILLE,*¹ V. VOGEL,†¹ A. HEFETZ,‡M. RENUCCI,§ J. ORGEAS,* E. PROVOST§ AND L. KELLER†

Molecular Ecology (2012) 21, 4106–4121

Received 8 March 2011; revision received 15 March 2012; accepted 24 March 2012

¹These authors contributed equally to this study.

Article C:

A Peaceful zone bordering two Argentine ant (*Linepithema humile*) supercolonies

L. BERVILLE,*¹ O. BLIGHT,*¹ A. HEFETZ,‡M. RENUCCI,§ AND E. PROVOST§

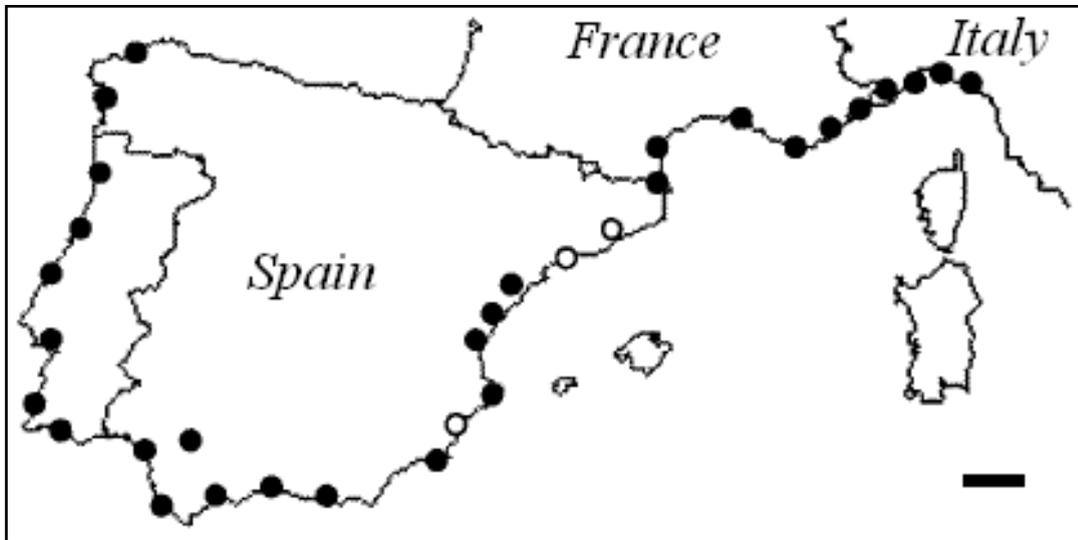
Chemoecology DOI: 10.1007/s00049-013-0135-0

¹These authors contributed equally to this study.

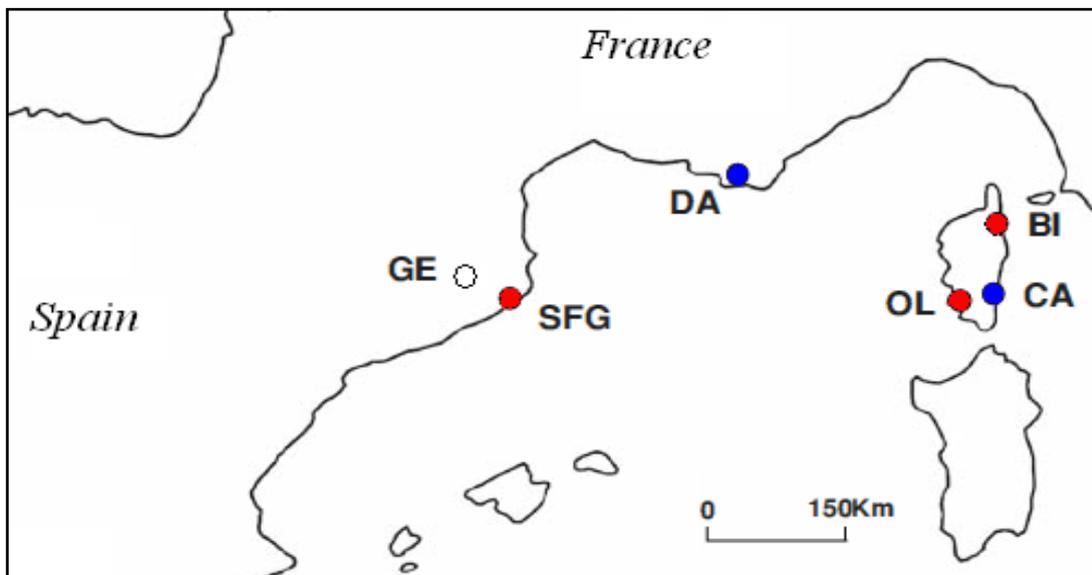
*Aix-Marseille Université, CNRS§ Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (UMR 7263 CNRS/IRD), Europôle Méditerranéen de l'Arbois BP 80, 13545 Aix-en-Provence Cedex 4, France.

†Department of Ecology and Evolution, University of Lausanne, Biophore, CH-1015 Lausanne, Switzerland.

‡Department of Zoology, George S. Wise Faculty of Life Sciences, Tel Aviv University, Ramat Aviv 69978. Israel.



Carte 2 : Carte des 33 populations de *L. humile* prélevées par Giraud et al. (Giraud et al., 2002). Les cercles blancs représentent les populations appartenant à la supercolonie catalane. Les cercles noirs représentent les populations appartenant à la supercolonie principale. L'échelle représentait par le trait est de 100km.



Carte 3 : Carte des 6 populations de *L. humile* prélevées par Blight et al. (Blight et al., 2010b). Les cercles rouges représentent les populations appartenant à la supercolonie principale. Le cercle blanc représente la population appartenant à la supercolonie catalane. Les cercles bleus représentent les populations appartenant à la supercolonie corse. OL: Olmeto, CA: Cannelle, BI: Biguglia, DA: Danio, GE: Gerona, SFG: Sant Feliu de Guixols.

Avant-propos :

Alors qu'elle passe inaperçue dans son milieu naturel (Suarez *et al.*, 1999), la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) étend sa domination depuis plus de 120 ans dans toutes les régions du globe (Wetterer *et al.*, 2009) à climat de type méditerranéen (Wetterer *et al.*, 2009) et également de type subtropical et tempéré-doux (Silverman & Brightwell, 2008). Profitant de l'explosion des relations internationales humaines, elle colonise l'Amérique du Nord (NEWELL & BARBER, 1913), puis l'Europe (Wetterer & Wetterer, 2006), l'Afrique (Skaife, 1955), Océanie (Passfield, 1968) et enfin l'Asie (Sugiyama, 2000).

La principale raison du succès écologique des fourmis d'Argentine résulte de son changement de structure sociale quand elle envahit un nouveau territoire (Suarez *et al.*, 1999). En zone envahie, *L. humile* met en place une supercolonie qui englobe toutes les colonies au sein d'un gigantesque territoire (Giraud *et al.*, 2002). Cette organisation sociale est très spécifique des fourmis invasives et est appelée unicolonialité (Wilson, 1971). L'unicolonialité est caractérisée par de constants échanges d'individus entre les différents nids sans aucune agressivité. Les ouvrières, le couvain ou des reines peuvent ainsi être transférés d'un nid à l'autre sans susciter de réaction hostile. Ce phénomène, observé par NEWELL & BARBER (NEWELL & BARBER, 1913) dès 1913, a été confirmé à de multiples reprises en Californie (Suarez *et al.*, 1999; Tsutsui *et al.*, 2000), même lorsque les nids ne sont pas physiquement connectés. En France, cette tolérance se retrouve entre les populations prélevées dans l'Hérault et dans l'Aude (Kaufmann & Passera, 1991), ainsi que celles prélevées dans le Var et les Pyrénées-Orientales (Passera & Aron, 2005).

Chaque fois qu'un individu d'une colonie est confronté à un autre individu, il compare la signature coloniale de ce dernier avec la sienne. Si les deux individus portent une signature différente alors il y a une confrontation qui finit souvent par un combat à mort ; si deux individus portent la même signature alors ils appartiennent à la même colonie. Cette reconnaissance est basée sur la variation quantitative et/ou qualitative de composés odorants présents à la surface de la cuticule des fourmis. Chaque individu synthétise grâce à des glandes phéromonales et des œnocytes des hydrocarbures qui se retrouvent sur la cuticule (Wicker-Thomas & Chertemps, 2010). Ces hydrocarbures forment la signature coloniale ; celle-ci est la résultante du brassage des signatures individuelles, qui sont homogénéisées par des échanges trophallactiques, des contacts antennaires, des frottements corporels et/ou des léchages. Ce brassage est défini par le terme allemand « Gestalt (Crozier & Dix, 1979)».

Cette variation quantitative et/ou qualitative dans la signature chimique peut avoir différentes origines : 1- génétique (Tsutsui *et al.*, 2003; Tsutsui *et al.*, 2000), 2-

environnementale (Liang & Silverman, 2000) ou 3- subissant l'action conjointe des deux (Vonshak *et al.*, 2009).

En 2002, GIRAUD *et al.* (Giraud *et al.*, 2002) effectuent des prélèvements dans le sud de l'Europe le long des côtes de la Méditerranée et de l'Atlantique depuis le Nord-ouest de l'Espagne, jusqu'au Golfe de Gênes en Italie (**Carte 2**). Des tests d'agressivité dyadiques (une ouvrière contre une ouvrière), en laboratoire, révèlent alors l'existence de deux supercolonies. Au sein de chaque supercolonie les ouvrières se reconnaissent et ne s'agressent pas, mais entre les deux supercolonies, les ouvrières se battent à mort. Une première supercolonie localisée en Catalogne sera nommée « supercolonie catalane », la seconde supercolonie localisée sur plus de 6 000km sera nommée « supercolonie principale ». Ces auteurs (Giraud *et al.*, 2002) montrent également que ces populations introduites présentent une perte limitée de diversité génétique.

En Corse à Calvi, les fourmis d'Argentine sont présentes depuis plus de 55 ans (Bernard, 1960). Dans l'optique de connaître la répartition des fourmis d'Argentine en Corse (Blight *et al.*, 2009) ainsi que leur intégration dans le patron des supercolonies européennes, BLIGHT *et al.* ont effectué des prélèvements sur le littoral provençal et corse (**Carte 3**) (Blight *et al.*, 2010b). Ils ont constaté la présence de populations appartenant à la supercolonie principale mais aussi d'une troisième supercolonie. Cette troisième supercolonie est aussi présente sur le littoral de Provence.

Les travaux de BLIGHT *et al.* et de GIRAUD *et al.* ont soulevé de nombreuses problématiques (Blight *et al.*, 2010b) (Giraud *et al.*, 2002). Comment les populations de *L. humile* françaises s'incorporent-elles dans la trame des supercolonies européennes ? Quelle est l'origine de la supercolonie corse ? Observe-t-on des différences dans la structure sociale des colonies sur une petite ou moyenne échelle ? Afin de répondre à ces questions, nous avons effectué une nouvelle étude, utilisant l'outil génétique, en plus de l'outil chimique, couplé à une étude comportementale. Cette étude réalisée en collaboration a porté sur un plus grand nombre de populations. Les résultats sont rapportés ci-après (Blight *et al.*, 2012). Ces travaux ont soulevé de nouvelles questions et ont permis de mettre en évidence une zone géographique située dans la zone de la presqu'île de Giens et de l'île de Porquerolles, où les deux supercolonies pourraient former un front. En situation d'invasion, la fusion des colonies faiblement agressives pourrait conduire à la formation de supercolonies. Au point de contact entre les supercolonies principale et corse y a-t-il des confrontations ? Une fusion ?

VASQUEZ et SILVERMAN ont montré en laboratoire que des transferts libres d'ouvrières entre deux supercolonies faiblement agressives étaient possibles (Vasquez & Silverman, 2008). Est-ce possible *in natura* ? S'il y a fusion, la nouvelle colonie sera-t-elle agressive vis-à-vis des deux supercolonies d'origines ?

Variation in the level of aggression, chemical and genetic distance among three supercolonies of the Argentine ant in Europe

Abstract

In their invasive ranges, Argentine ant populations often form one geographically vast supercolony, genetically and chemically uniform within which there is no intraspecific aggression. Here we present regional patterns of intraspecific aggression, cuticular hydrocarbons (CHCs) and population genetics of 18 nesting sites across Corsica and the French mainland. Aggression tests confirm the presence of a third European supercolony, the Corsican supercolony, which exhibits moderate to high levels of aggression, depending on nesting sites, with the Main supercolony, and invariably high levels of aggression with the Catalonian supercolony. The chemical analyses corroborated the behavioural data, with workers of the Corsican supercolony showing moderate differences in CHCs compared to workers of the European Main supercolony and strong differences compared to workers of the Catalonian supercolony. Interestingly, there were also clear genetic differences between workers of the Catalonian supercolony and the two other supercolonies at both nuclear and mitochondrial markers, but only very weak genetic differentiation between nesting sites of the Corsican and Main supercolonies ($F_{ST} = 0.06$). A detailed comparison of the genetic composition of supercolonies also revealed that, if one of the last two supercolonies derived from the other, it is the Main supercolony that derived from the Corsican supercolony rather than the reverse. Overall, these findings highlight the importance of conducting more qualitative and quantitative analyses of the level of aggression between supercolonies, which has to be correlated with genetic and chemical data.

Keywords: aggression, cuticular hydrocarbons, *Linepithema humile*, population genetics, supercolonies

Introduction

The ability to recognize self from non-self is a central characteristic of social insects and is crucial for maintaining social structure (Hölldobler & Wilson, 1990; Smith & Breed, 1995). Social insects have a highly developed recognition system that enables them, on the one hand, to behave altruistically towards nestmates and, on the other hand, to act aggressively towards non-nestmates, thus protecting the colony from colony resource exploitation by conspecific intruders. Nestmate recognition is based on a distinct colony odour (label), which in social insects, including ants, bees, wasps and termites, is composed of cuticular hydrocarbons (CHCs) (Hefetz, 2007; Lahav *et al.*, 1999; Provost *et al.*, 2008). A mismatch between the CHCs of intruder and resident workers generally leads to aggression.

Most ant species are multicolonial, with well-developed nestmate discrimination whereby workers aggressively defend territories against either conspecifics or heterospecific colonies (Hölldobler & Wilson, 1990). However, in some species, there is greatly reduced aggression between colonies. An extreme case of such reduced levels of aggression occurs in unicolonial species that are characterized by the presence of supercolonies consisting of

large networks of nests exhibiting no aggression within supercolonies but high aggression between supercolonies (Errard *et al.*, 2005; Giraud *et al.*, 2002; Le Breton *et al.*, 2004; Pedersen *et al.*, 2006; Thomas *et al.*, 2010; Tsutsui *et al.*, 2000). A peculiarity of supercolonies is that they range over spatial scales that are so large that direct interactions among workers of all nests are impossible (Pedersen *et al.*, 2006). Unicolonial species are ecologically among the most successful organisms, with very high invasive potential (Holway *et al.*, 2002a).

The Argentine ant (*Linepithema humile*) provides a good example of the invasion success of unicolonial species. This invader has successfully spread across many zones of the globe with Mediterranean and subtropical climates, through the intensification of human activities over the last century (Suarez *et al.*, 2001). Its unicolonial structure affords it major ecological advantages in terms of colonization ability (Giraud *et al.*, 2002; Holway, 1999; Tsutsui *et al.*, 2000), resource exploitation (Holway & Case, 2001) and interspecific competition (Holway, 1999; Human & Gordon, 1996), allowing Argentine ant populations to reach high densities of workers (Holway *et al.*, 2002a; Holway *et al.*, 1998). In their introduced range, Argentine ant

populations often form one geographically vast supercolony, genetically and chemically uniform within which there is no intraspecific aggression (Giraud *et al.*, 2002; Sunamura *et al.*, 2009b; Tsutsui *et al.*, 2000). Studies on the Argentine ant in its introduced range have described a large number of supercolonies worldwide (Giraud *et al.*, 2002; Suhr *et al.*, 2009; Sunamura *et al.*, 2009b; Tsutsui *et al.*, 2000). Interestingly, several supercolonies extending over hundreds of kilometers in the USA, Europe, Australia and Hawaii have been found to be chemically and genetically similar (Brandt *et al.*, 2009; Vogel *et al.*, 2010) and exhibit no mutual aggression (Sunamura *et al.*, 2009a; Sunamura *et al.*, 2009b; van Wilgenburg *et al.*, 2010), suggesting that they belong to a single global supercolony. Frequent movements and introductions of Argentine ant propagules in distant parts of the global supercolony may facilitate its persistence by avoiding genetic and chemical changes resulting from isolation by distance (van Wilgenburg *et al.*, 2010). While it was thought that there are two supercolonies in Europe (Giraud *et al.*, 2002), a recent study identified a third supercolony, the Corsican supercolony, which elicited moderate levels of aggression toward the Main European supercolony and was chemically closer to the Main European supercolony than to the Catalanian supercolony (Blight *et al.*, 2010b). On the

basis of these results, the authors suggested that the Corsican supercolony may represent a third European supercolony originating either from the Main European supercolony or from an independent introduction event. Unfortunately, no information is available on the genetic composition of the Corsican supercolony. Moreover, a misidentification was made on the identity of the Main and the Corsican supercolonies with the control nesting site previously used for the Main supercolony actually belonging to the Corsican supercolony (see results of this study).

To get a better understanding of the process by which invasive ant supercolonies are segregated and their evolutionary trajectories, we first conducted additional behavioural tests to obtain quantitative data on the level of aggression between putative nesting sites from the Corsican and Main supercolonies. In addition to the six previously studied nesting sites (Blight *et al.*, 2010b), we investigated 12 additional nesting sites, seven from Corsica and five from continental France. Moreover, to determine whether the Corsican supercolony may possibly originate from the Main or Catalanian supercolonies, we conducted a genetic analysis where we compared the genotypes of workers from each of the three supercolonies at 12 microsatellites loci and one fragment of the mitochondrial cytochrome b gene (Vogel *et al.*, 2010).

Finally, we complemented these studies by analysing the CHCs of workers collected from all the studied sites. This allowed us to compare the behavioural, genetic and chemical differentiation of individuals from each of the three supercolonies.

Materials & methods

Study context and field collection

We collected nests of *Linepithema humile* from 18 sites in southern Europe. Sixteen colony fragments were collected in France: 10 along the Corsican coast (Ajaccio - AJA, Bigulia - BIG, Calvi - CAL, Campomoro - CAM, Canella - CAN, Liamone - LIA, Olmeto - OL, Porto Vecchio - PVE, Santa Giulia - SGI, and Tizzano - TIZ) and six on the coast of continental France (Anthéor - ANT, Ceyreste - CEY, Danio - DAN, Les Embiez - EMB, Fréjus - FRE and Théoule - THE). The remaining two nesting sites were collected in Spain, one in Caldès d'Estrac (CDE) and the other in Sant Feliù de Guixols (SFG).

Unfortunately, only one of these nests (CDE) was found to actually belong to the Catalanian supercolony (see results), hence requiring to use a single nesting site for all the tests including the Catalanian supercolony. However, the inclusion of a single nesting site for the Catalanian supercolony has only limited consequences for this study whose primary aim is to

compare the Main and Corsican supercolonies. In that respect, it is important to note that the previous studies have shown that aggression is invariably high between nests of the Catalanian supercolony and nests of both the Corsican and Main supercolonies (Blight *et al.*, 2010b; Giraud *et al.*, 2002; Jaquier *et al.*, 2005). The level of aggression observed in the present study was the same as that observed in those studies. Moreover, the hydrocarbon profiles of the workers from CDE were typical of those of nests of the Catalanian supercolony (Blight *et al.*, 2010b). Finally, the genetic data on individuals of the nesting site CDE are also completely congruent with those obtained with other nests of the Catalanian supercolony (Giraud *et al.*, 2002; Vogel *et al.*, 2010). In particular, the alleles of the microsatellites loci Lhum-18 and Lhum-28 and the haplotype H9 characteristic of the Catalanian supercolony (Jaquier *et al.*, 2005; Vogel *et al.*, 2010) were all detected in the nesting site of CDE (see result section). Thus, although we acknowledge a problem of pseudoreplication in the statistical analyses, we believe that the main results of this study are not influenced by the inclusion of a single nest of the Catalanian supercolony.

Colony fragments were collected in October 2008 with a minimum of 10 000 workers and 20 queens. These were kept in a plastic nest container (360 x 240 x 110 mm) filled with their original substrate. In

addition to the arthropods caught with the original substrate that served as a protein source, the colonies were supplied with honey and water ad libitum. Colony fragments were maintained in the laboratory at 23 ± 2 °C with soil moisture. From each of the 18 nesting sites, we also froze some workers immediately upon collection for chemical analyses and stored others in alcohol for the genetic analyses.

Behavioural assays

We assessed the level of worker-worker aggression between all nesting sites using combinations of pairwise encounters consisting of confrontations between two groups of 100 workers that were competing for food and nesting space (Blight *et al.*, 2010b). Before each assay, workers from each of the two nesting sites were placed in closed artificial nests (60 x 45 x 50 mm) with their own nest material and moist cotton for 1 h, for acclimatization and construction of small galleries.

The nests were connected via plastic tubes to a common foraging arena (60 x 90 x 50 mm) provided with honey in the center; following acclimatization, the workers were allowed access to the foraging arena. We monitored behavioural interactions among workers for 20 min, using the following classification of interactions: (1) touch (contacts including prolonged antennation); (2) avoidance

(contacts followed by at least one ant running away); (3) aggression (<2 s, lunging, biting); (4) asymmetrical intense aggression (>2 s, at least one aggressor and one non-aggressive individual, lunging, biting, pulling legs or antennae) and (5) symmetrical intense fighting (all individuals are aggressors; gaster flexion; death a few seconds after the beginning of fights). Scores 3, 4 and 5 were considered as aggressive interactions. The highest score observed during the 20 min for each assay was recorded. To minimize the effect of pseudoreplication, aggression scores were averaged across replicates and used as the aggression index of the nest pair. Twenty-four hours after the beginning of the experiment, the trial was stopped to count dead and living workers. Three replicates were conducted for each of the 153 pairs of nesting sites and 16 within-nest confrontations (control). Due to limiting number of individuals, we were not able to conduct three replicates for all confrontations involving the CAL and BIG nesting sites, as well the within-nest confrontations in these nesting sites. Individuals were used only once per behavioural test. The supercolony affiliation of each nesting site was determined according to the above bioassay. Two nesting sites exhibiting aggression (score above 2) were classified as belonging to different supercolonies, whereas those with indices of 1 or 2 were classified as belonging

to the same supercolony. Differences in levels of aggression and mortality rates were compared with the non-parametric *Mann-Whitney U test*.

Cuticular hydrocarbon analyses

We first identified by gas chromatography / mass spectrometry (GC / MS) the cuticular compounds of a pool of 30 workers from one nesting site of each of the three European supercolonies (CDE for the Catalanian supercolony, CEY for the Main European supercolony and FRE for the Corsican supercolony). For extractions, we immersed 30 workers of each nesting site for 1 h in 100 μ L of hexane. After extract concentration, 2 mL of each sample were injected into an Agilent 6890N GC equipped with Chrompack CPSil5WCOT apolar capillary column (fused silica, 25 m x 0.25 mm; thickness of stationary phase, 0.12 μ m). The injector was in splitless mode with helium carrying gas flow at 1 mL/min. Initial oven temperature was held at 70 °C for 1 min and then increased at a rate of 30 °C / min to 180 °C, followed by 5 °C / min to 320 °C, and a final hold of 15 min. The GC was coupled with a 5375 Agilent Technologies Mass Spectrometer, using 70 eV electron impact ionization. Compounds were identified on the basis of their mass spectra in comparison with standard compounds, when available, and published spectra. Second, we quantified CHCs of 10 individual

workers from each of the 18 nesting sites by individually immersing them in 10 μ L of hexane for 15 min. The samples were analysed using capillary gas chromatography (Varian 3900 Gas chromatograph), equipped with a flame ionization detector and a Chrompack CPSil5WCOT apolar capillary column (fused silica, 25 m x 0.25 mm; thickness of stationary phase, 0.12 μ m). Oven temperature was programmed from 100 to 220 °C at the rate of 10 °C / min, then from 220 to 320 °C at the rate of 3 °C / min, with a final hold of 10 min. Comparison of cuticular profiles was based on the proportions of 51 major CHCs displayed on a chromatogram by using Star 5.5 (Varian) software. Integrated values were adjusted by applying the correction coefficient $K = 0.0038x^2 + 0.1738x + 2.9683$, where x is the number of carbon atoms, which corrects variations in detector sensitivity as a function of carbon chain length. This coefficient was determined after injection of the same quantity of 14 n-alkanes with chain-lengths of 18, 20, 22, 24, 28, 32, 34, 36, 38, 40, 42, 44, 46 and 48 carbon atoms, respectively. Between nesting-site variability in profile composition was assessed using multivariate principal component analysis (PCA; Statistica v.6, Statsoft 2001) based on the relative proportion of the CHCs identified. In total, we identified 130 peaks but only used the 51 peaks that accounted for at least 0.5% of the overall peak area of the whole profile in one of the nesting sites. As the resulting data

matrix contained many zeros (CHCs present in a profile but absent from another), standard multivariate procedures were not applicable. We thus attributed a very small value (0.001%) to eliminate the zeros. We also conducted a separate *K-means* cluster analysis to group together data points showing similar cuticular hydrocarbon profiles (Hartigan & Wong, 1979). The number of groups to be obtained is unknown a priori, and the choice is somewhat arbitrary. To select an optimum number, we used the ratio of inter- to intragroup variance of an increasing number of groups, considering a stopping rule when the gain was <0.10 .

Genetic analyses

DNA was extracted from 10 workers per nesting site (total 180) using the Puregene DNA Isolation Kit (Gentra Systems) and analysed at 12 microsatellite loci: Lhum-3, Lhum-11, Lhum-13, Lhum-19, Lhum-28, Lhum-33, Lhum-35, Lhum-39, Lhum-52, Lhum-62, Lihu-S3 and LihuT1 (Krieger & Keller, 1999; Tsutsui *et al.*, 2000). PCR products were separated on polyacrylamide gels and run on an ABI 377 XL automated sequencer (Applied Biosystems) with subsequent scoring of alleles using GENEMAPPER 4.0 (Applied Biosystems). One fragment of the mitochondrial DNA was also amplified for one worker per nesting site [524 bp of the cytochrome b

gene, PEDERSEN *et al.* (Pedersen *et al.*, 2006)]. After PCR products were checked on a 1.5% agarose gel, they were purified using the QIAquick purification kit (Qiagen, Valencia, CA, USA) and directly double-stranded sequenced by the automated sequencer using the BigDye terminator ready-reaction kit. Sequence data were edited and compiled using LASERGENE 7.1.0 (Dnastar Inc., USA).

To confirm the assignment of nesting sites to the Main, the Corsican and the Catalonian super-colonies, we used a Bayesian clustering method. Bayesian clustering methods were used to determine, without a priori assumptions, the number of genetic groups in a data set and subsequently to assign individuals or groups of individuals to these genetic groups. This approach has been recognized as efficient for the identification of supercolonies, because the clustering of nests is highly congruent with aggression tests (Jaquierey *et al.*, 2005; Pedersen *et al.*, 2006; Vogel *et al.*, 2010). We used the clustering method implemented in STRUCTURE 2.1 (Pritchard *et al.*, 2000). This method infers the number of different clusters (K) that best suit a data set and assigns individuals to the inferred clusters. All simulations performed in STRUCTURE featured 500 000 runs following a burn-in period consisting of 100 000 runs. Ten separate runs were performed for each value of K tested (between 1 and 15). We ensured accurate estimates of the simulation values

by checking that model parameters equilibrated before the end of the burn-in phase and that posterior probabilities were consistent across all ten runs. Then, we determined the appropriate value of K for each data set using the DK method of EVANNO *et al.* (Evanno *et al.*, 2005). For the analyses, each nesting site was considered as a group, and the maximum number of genetically divergent groups (K) was set at 18, the number of nesting sites included in the data set. Each analysis was repeated 10 times to ensure consistency of results between different runs. To prevent the high level of genetic differentiation owing to the presence of Catalonian samples from obscuring the structure of the two supercolonies of interest here, we performed all the above analyses both with and without the Catalonian nesting site (CDE).

To determine the genetic structure of the 18 nesting sites forming the three supercolonies, we assessed genetic differentiation with three different approaches. First, pairwise PST we computed with FSTAT 2.9.3.2 (Goudet, 1995) between all pairs of supercolonies and nesting sites. For these pairwise comparisons, significance levels for multiple tests were adjusted according to the BOFERONI corrections. Second, to compare the level of structure between and within the three supercolonies, a hierarchical analysis was performed with HIERFSTAT (Goudet, 2005). The different levels considered were the

individuals (Ind), within nesting sites (Nest) and nesting sites within the supercolonies (Sc). Significance of FNest / Sc was tested in HIERFSTAT (de Meeus & Goudet, 2007) with 10 000 permutations of individuals between nests within supercolonies and FSc / Pop with 10 000 permutations of nests between supercolonies. This analysis was performed with and without the nesting site belonging to the Catalonian supercolony (CDE). Finally, to infer the relationship between the nesting sites, we performed a principal component analyses (PCA) on the microsatellite data using the program PCAGEN 1.2 (Goudet, 2000). The per cent inertia of each principal component axis and its respective P value were estimated by performing 10 000 randomizations of multilocus genotypes. This analysis was also performed with and without the nesting site belonging to the Catalonian supercolony (CDE).

To investigate the relationship between the different nesting sites sampled and the worldwide supercolonies described in VOGEL *et al.* (Vogel *et al.*, 2010), we performed a principal component analyses (PCA) on the microsatellite data using the program PCAGEN 1.2 (Goudet, 2000) by using all the nesting sites of the present study and those of VOGEL *et al.* (Vogel *et al.*, 2010). To obtain more detailed information on the relationship between the Main and Corsican supercolonies, we conducted the same analysis by considering only

supercolonies harboring the H1 haplotype and excluding the South Africa population because it was clearly differentiated from all other supercolonies with the H1 haplotype (*Figure 16a*). The same set of 12 microsatellites was used for all analyses and all the analyses performed by the same person (V.V.) in the same laboratory (Lausanne). The per cent inertia of each principal component axis and its respective P value were estimated by performing 10 000 randomizations of multilocus genotypes.

To test the hypothesis that the Corsican supercolony derived from the Main supercolony, we measured the allelic richness for each nesting site and each supercolony, correcting the observed number of alleles to the estimated value for the minimum common sample size using rarefaction statistics (Petit *et al.*, 1998). Statistical significance of differences in allelic richness (corrected number of alleles) per locus between the Main and Corsican nesting sites were assessed in two-sided permutation tests applying 15 000 randomizations. We also estimated the allelic nestedness by estimating, for each pair of nesting sites, the percentage of alleles found in one nesting site that were also present in the other nesting site and vice versa. This analysis was based on the principle that nesting sites deriving from secondary introductions should contain a subset of the alleles present in the nesting site of origin.

Association between levels of aggression, chemical and genetic distances

To test for an association between the level of aggression, chemical distance (*Euclidian distance* based on CHCs) and genetic distance (pairwise *F_{ST}*) between nesting sites, we performed *Mantel tests* by using the non-parametric *Spearman test* with XLSTAT 2011. We determined statistical significance by performing 10 000 random permutations. *Mantel tests* were performed both with and without the Catalonian supercolony.

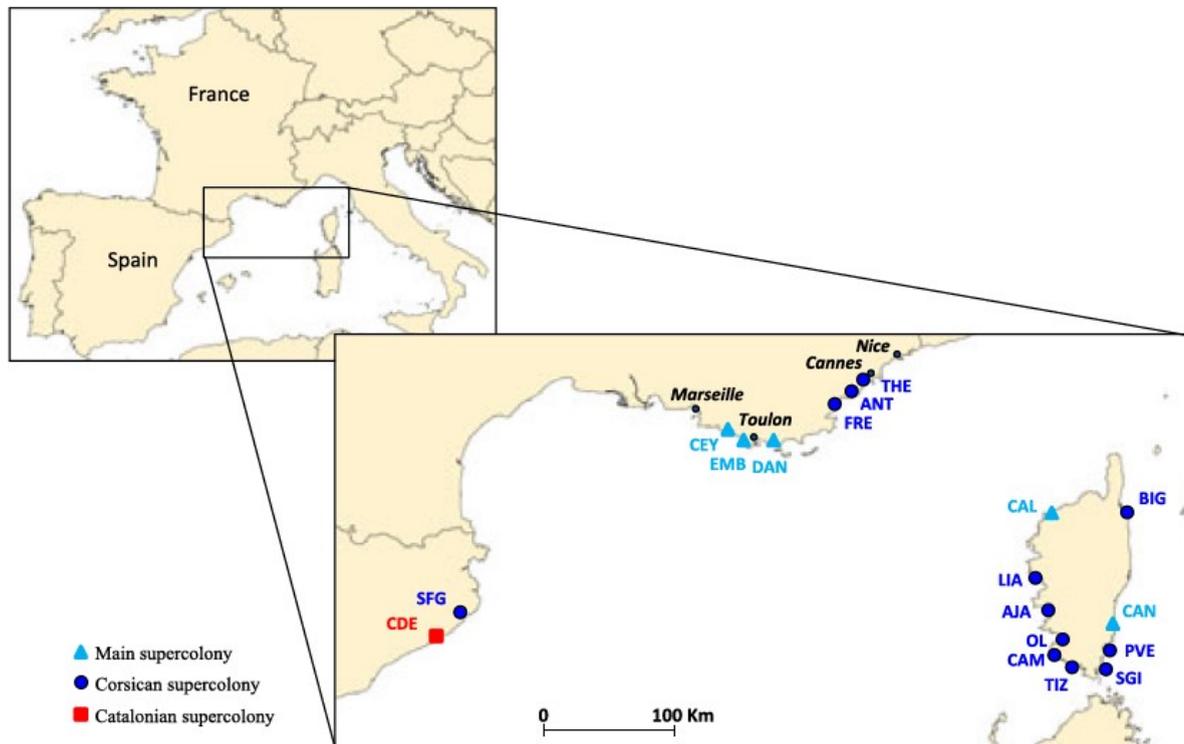
Results

Behavioural tests

The tests of aggression between workers from all nesting sites confirmed the existence of three supercolonies in southern Europe, the Catalonian supercolony and the Main supercolony already described by GIRAUD *et al.* (Giraud *et al.*, 2002), as well as the Corsican supercolony identified by BLIGHT *et al.* (Blight *et al.*, 2010b) (*Tableau 14*). This Corsican supercolony was composed of eight nesting sites in Corsica (AJA, BIG, CAM, LIA, OL, PVE, SGI and TIZ), three in continental France (ANT, FRE and THE) and one in Spain (SFG). The Main supercolony contained two nesting sites in Corsica (CAL and CAN) and three in continental France (CEY, DAN and EMB) (*Carte 4*).

Tableau 14 : Indices of aggression (left part) and percentages of mortality after 24 h (right part) for each nest pair across replicates and within-nest confrontations. Values in bold indicate pairs of nesting-sites assigned to the Main and Corsican supercolonies. AJA, Ajaccio; ANT, Anthéor; BIG, Biguglia; CAL, Calvi; CAM, Campomoro; CAN, Cannella; CDE, Caldès d'Estrac; CEY, Ceyreste; DAN, Danio; EMB, Les Embiez; FRE, Fréjus; LIA, Liamone; OL, Olmeto; PVE, Porto-Vecchio; SFG, Sant Feliù de Guixols; SGI, Santa Giulia; THE, Théoule; TIZ, Tizzano.

	OL	AJA	LIA	BIG	PVE	SGI	TIZ	CAM	FRE	ANT	THE	SFG	CAL	CAN	CEY	EMB	DAN	CDE
OL	1-0	3.7	4.7	4.2	3.2	1.8	5.9	2.8	4.7	6.2	3.8	4.4	19.5	15.9	12.9	31.7	49	80.1
AJA	1	1-1.5	8.8	3.1	1.7	4	5.2	5	2.8	6.4	3.8	4.8	3.6	24.3	21	16.3	17	75.8
LIA	1.33	1	1-6.1	5	4.6	3.8	4.6	1.8	2.8	2.3	2.9	5.6	9.9	3.7	11.2	9.2	11.9	70
BIG	1	2	1	-	5.7	6.4	3.1	1.5	3.6	2.5	4.1	3.9	12.3	2.3	8.8	26.5	17.7	64.2
PVE	1	1	1.33	1.33	1-5.1	4.5	1.5	1.2	4.8	8.8	3.9	3.1	4.7	5.1	5.6	16.8	24.1	57.3
SGI	1	1	1	1	1	1-2.4	3.8	3.7	4.5	5.5	3.8	5.2	4.7	11.7	4.6	36.6	32.7	65.3
TIZ	1	1.33	1	1	1	1	1-1.1	3.4	2.6	6.4	3	1.1	4.6	10	20.5	22.4	23	70.8
CAM	1	1	1	1	1	1	1	1-0.8	2.5	9	1.3	2.2	16	17.3	10.1	19	18.9	68.6
FRE	1	1	1	1	1	1	1	1	1-0.5	6.3	2.1	4.4	5.3	6.7	3.6	7.6	4.8	72.4
ANT	1.67	1	1	1	1	1	1	1	1	1-1.5	3.7	10.8	1.6	8.9	8.3	18.7	29.2	69.5
THE	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1.33	1-0.5	3.6	3.6	5.2	4.3	17.9	18.6	72
SFG	2	1.33	2	1	1	1.33	1.33	1	1	3.67	1	1-0.5	3.9	4.9	6.6	13.9	12.7	74
CAL	4	4	3	4	3	4	3.5	3.5	3	3	3	4	-	3	7.2	2	2	61
CAN	4.67	4.33	3.33	3	3.33	3.67	3.67	4	3	4.5	4	4	1	1-2.5	5	3.5	5	68.1
CEY	4.33	4.33	4	3.67	3.67	3.67	4	4	3.67	3.67	3.67	4	1.5	1	1-1.5	1.6	1.9	72.1
EMB	4.67	4	4	4.33	4	4	4	4	4	4.33	4	3.67	1	1	1	1-3.6	3.2	74.8
DAN	4.67	4	4	4.33	3.67	4	4	4	4	4	3.33	4	1	1	1	1	1-2.7	71.3
CDE	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	1-4.1



*Carte 4: Geographical location of the 18 studied nesting sites of *Linepithema humile* in southern Europe, and their affiliation to the three supercolonies based on the behavioural data; the Catalanian supercolony (square), the Corsican supercolony (dots) and the Main supercolony (triangles).*

No aggression was recorded between workers from the same nesting site (Main super-colony: mean \pm SE = 1 ± 0 , n = 4; Corsican super-colony: mean \pm SE = 1 ± 0 , n = 11; Catalanian supercolony: 1, n = 1) and from sites of the same supercolony (Main supercolony: 1.05 ± 0.05 , n = 10; Corsican super-colony: 1.05 ± 0.03 , n = 66). The level of aggression between sites of the Corsican and Main supercolonies varied from moderate to high (mean \pm SE = 3.80 ± 0.05 , n = 60) and was significantly higher than the level of aggression within the Main and Corsican supercolonies (both $P < 0.0001$, *Mann-Whitney U tests*). By contrast, aggression was invariably high when workers of these two supercolonies were paired with workers of the Catalanian supercolony (Corsican vs. Catalanian supercolonies: 5 ± 0 , n = 12; Main vs. Catalanian supercolonies: 5 ± 0 , n = 5). In both cases, the level of aggression was higher than between the Main and Corsican supercolonies (both $P < 0.0001$, *Mann-Whitney U tests*).

Overall, there was considerable variability among workers in the level of aggression in encounters between sites of the Corsican and Main super-colonies with some workers eliciting fights, whereas others moved freely from one nest to the other. In

complete contrast, all workers were highly aggressive when workers of either the Main or the Corsican supercolonies were paired with workers of the Catalanian supercolony. These differences in the level of aggression resulted in differences in mortality rate (*Tableau 14*). The percentage of dead workers was $2.2 \pm 0.4\%$ (n = 16) for confrontations within nesting sites, $4.1 \pm 0.2\%$ (n = 66) for confrontations within the Corsican supercolony, $3.4 \pm 0.8\%$ (n = 10) for confrontations within the Main supercolony, $13.7 \pm 1.3\%$ (n = 60) for confrontations between the Main and Corsican supercolonies, $70 \pm 1.7\%$ (n = 12) for confrontations between the Corsican and Catalanian supercolonies and $69.5 \pm 2.4\%$ (n = 5) for confrontations between the Main and Catalanian supercolonies. The mortality rates were significantly higher in confrontations between the Main – Catalanian and Corsican – Catalanian supercolonies than those between Main – Corsican supercolonies (both $P < 0.0001$, *Mann-Whitney U tests*).

Cuticular hydrocarbon analysis

Based on the pooled samples of workers from the three nesting sites representing the three supercolonies, we identified 135 CHCs ranging in chain length from 25 to 51 carbon atoms. Cuticular profiles of Argentine ant workers were dominated by methyl-branched alkanes (mono-, di- and

tri-methyl), although some straightchain *n*-alkanes and *n*-alkenes were present (*Tableau 16, p138*). The profile of workers from the Catalonian supercolony was more diverse and wide ranging than the profiles of workers from the two other supercolonies. We identified 97 hydrocarbons ranging from 25 to 51 carbon chain lengths in the profile of workers from the Catalonian supercolony (*Figure 11A*), 49 hydro-carbons ranging from 25 to 40 carbon atoms in the profile of workers from the Main supercolony (*Figure 11B*) and 55 hydrocarbons ranging from 25 to 41 carbon atoms in the profile of workers from the Corsican supercolony (*Figure 11C, Annexe : Tableau 16*). Only 16 CHCs were common to the three supercolonies. The number of hydrocarbons in common between workers of different supercolonies was 18 for the Catalonian and Main supercolonies, 20 for the Catalonian and Corsican supercolonies, and 44 for the Main and Corsican supercolonies. However, in cases in which several compounds eluted as a single peak, there were occasions where one of the components comprising the peak was common to two or more of the supercolonies but not the other coeluting compounds.

The PCA, based on the proportions of the 51 major CHCs of the 10 individuals from each of the 18 nesting sites, separated the nesting site from the Catalonian supercolony from the others on PC1 that accounted for 39.99% of the total variance (*Figure 12*).

For the remaining nesting sites, discrimination was less pronounced and, projected on PC2, accounted for 12.50% of the total variance. The *k-means* analysis identified three chemical groups that matched perfectly with the three supercolonies identified by the behavioural tests (1 000 permutations were used to assess an optimum number of three groups). All individuals from a given location were assigned to the same group, except for one worker from CAL and one from TIZ, which were assigned to other groups.

*Figure 11 : Gas chromatograms of total body wash of 30 workers of *Linepithema humile* from (A) Caldès d'Estrac (Catalonian supercolony), (B) Ceyreste (Main European supercolony), (C) Fréjus (Corsican supercolony). Peak numbers correspond to the list of the identified cuticular hydrocarbons in Table S1.*

Figure 11

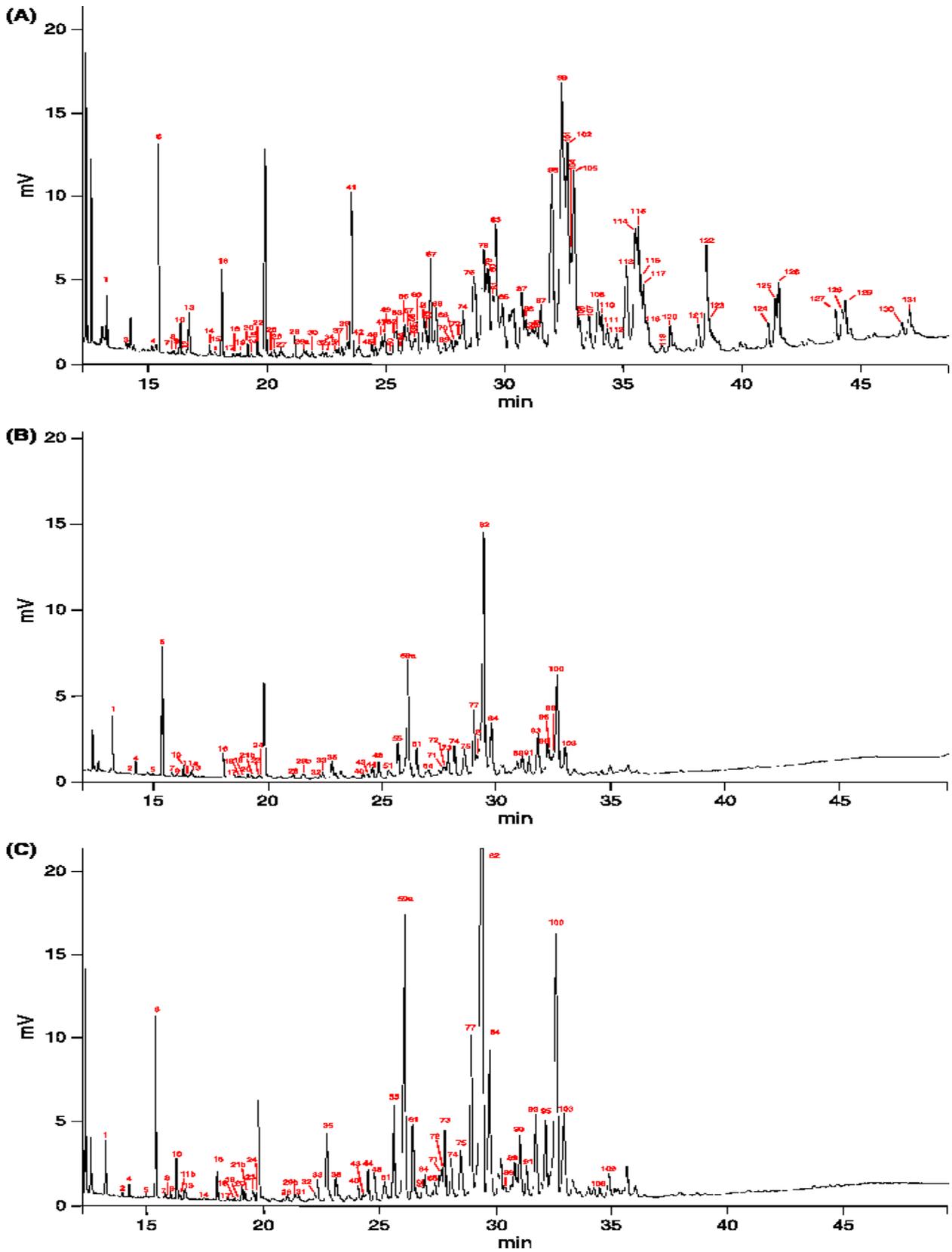


Figure 12 : Principal component analysis (PCA) of worker cuticular hydrocarbons (CHCs) from the 18 nesting sites. The PCA was based on the relative proportion of 51 CHCs. Axis 1 accounts for 39.99% of total variance and axis 2 for 12.50%. Results of K-means cluster analysis, group 1 (squares): Calvi, Cannella, Ceyreste, Danio, Les Embiez; group 2 (circles): Anthéor, Ajaccio, Biguglia, Campomoro, Fréjus, Liamone, Olmeto, Porto-Vecchio, Sant Feliù de Guixols, Santa Giulia, Tizzano, Théoule; and group 3 (triangles): Caldès d'Estrac. The ellipses correspond to the 95% confidence limit of the data.

Figure 12 :

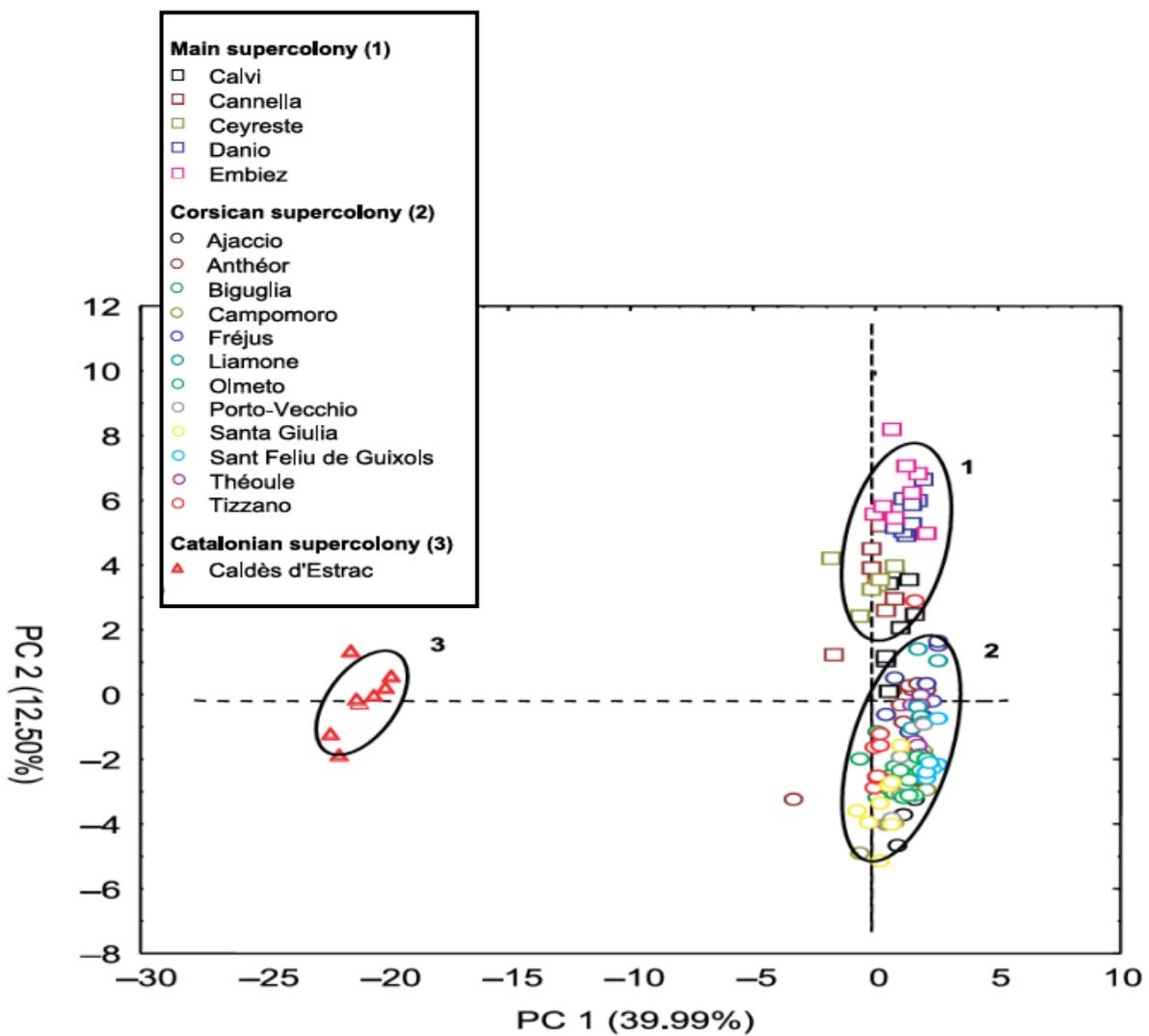


Figure 13 : Results of the analysis performed with the software STRUCTURE including all the nesting sites (A and B), and the analysis where the Catalonian nesting sites (CDE) was excluded (C and D).

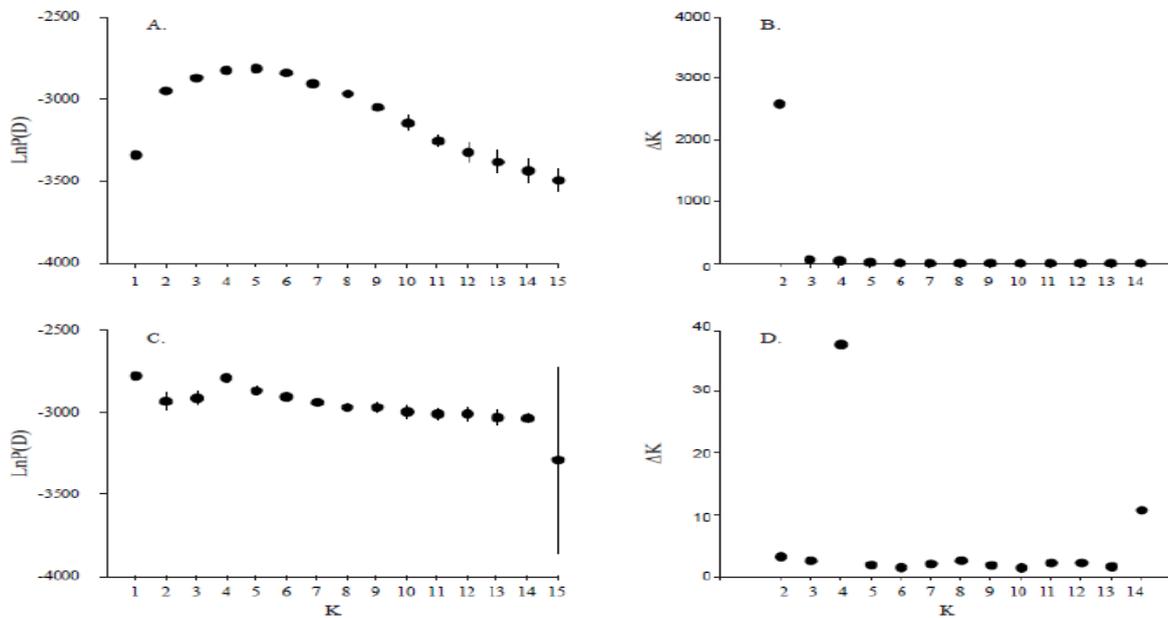
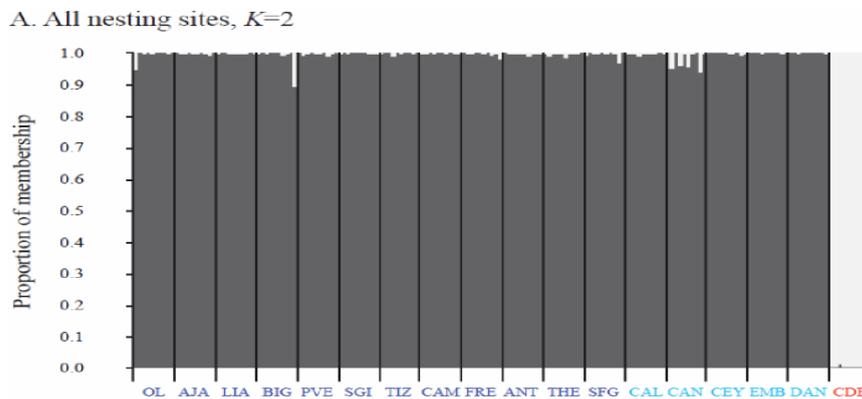


Figure 14 A: Assignment of individuals into genetic groups resulting from the analyses performed with the software STRUCTURE when individuals of all nesting sites were included and when $K = 2$ (panel A), when individuals of all nesting sites were included except those of the Catalonian nesting site (CDE).



Genetic analyses *

The three supercolonies could not be clearly distinguished on the basis of the genetic data. The Bayesian analysis performed with STRUCTURE clearly distinguished the CDE nesting site (Catalonian supercolony) from the others.

The most probable number of genetic groups was $K = 2$ (Figure 13A, B). All the individuals sampled in CDE belonged to the first genetic group, with an average proportion of membership of 1.00, while the other nesting sites were assigned to the second genetic group, with an average

proportion of membership always higher than 0.97 (*Figure 13*).

To determine whether the inclusion of CDE affected the analysis, we conducted the same analysis without the individuals from CDE. This second analysis gave very ambiguous results. According to method developed by EVANNO *et al.* (Evanno *et al.*, 2005), the most probable number of genetic groups was four (*Figure 13D*; $K = 4$). However, this clustering made no sense because individuals of a given nesting site were not consistently assigned to the same genetic group. Instead, they were typically assigned to each of the four genetic groups (

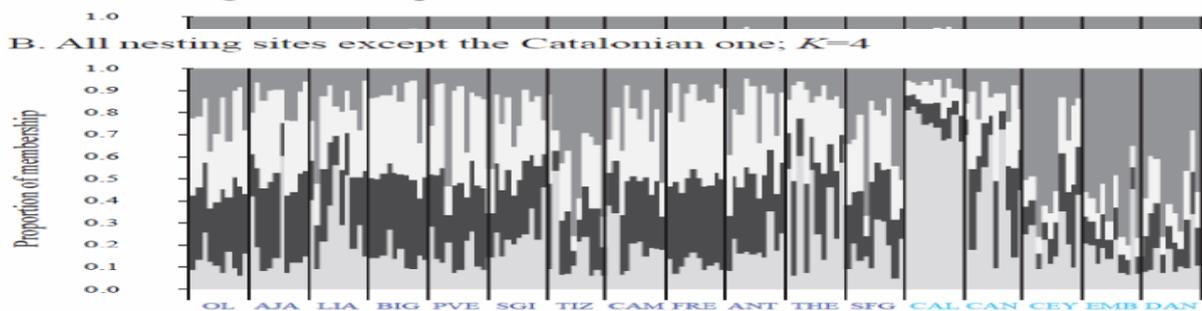
Figure 15B as an example of one of the run).

This probably reflects the fact that STRUCTURE does not permit to identify the true number of genetic groups when $K = 1$. Indeed the analyses of $\text{LnP}(D)$ curve (*Figure 13C*) reveal that the K for which the $\text{LnP}(D)$ was highest and exhibited the lowest variation between runs was $K = 1$ suggesting that the individuals of the 17 nesting sites included in the analysis form a single genetic group. When forcing $K = 2$, the results were similarly very ambiguous. Individuals from each of the 17 nesting sites were assigned to both genetic groups (with proportion varying between 0.3 and 0.7

Figure 15C).

Figure 15 BC : Assignment of individuals into genetic groups resulting from the analyses performed with the software STRUCTURE when individuals of all nesting sites were included and when $K = 4$ (panel B) and when individuals of all nesting sites were included except those of the Catalanian nesting site (CDE) and when $K = 4$ (panel C).

B. All nesting sites except the Catalanian one; $K=4$



C. All nesting sites except the Catalanian one; $K=2$

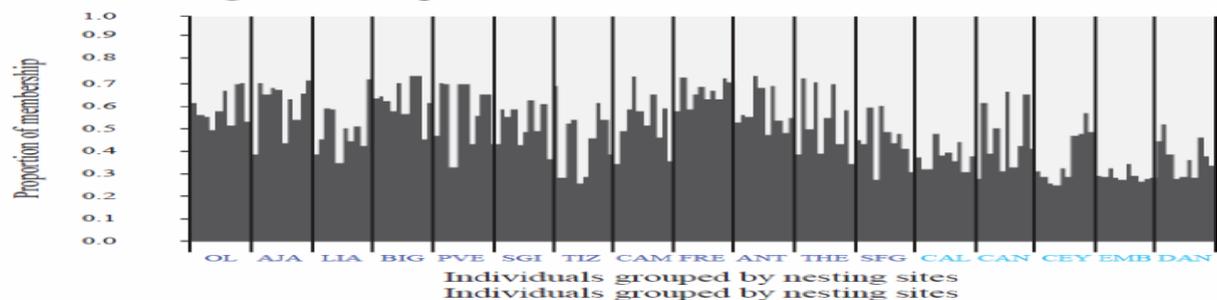
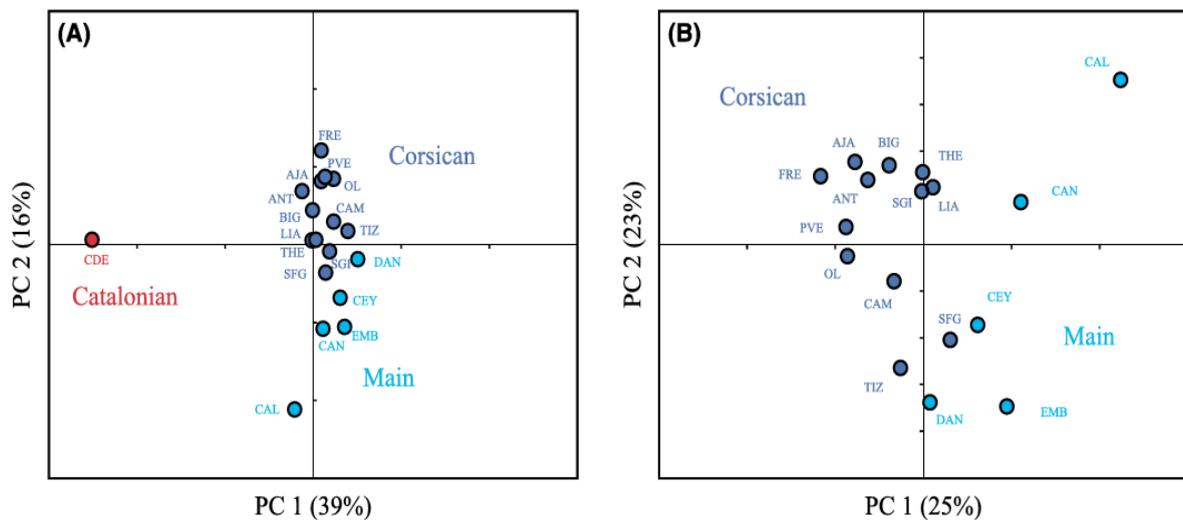


Tableau 15 : Proportions of shared alleles between the three European supercolonies of *Linepithema humile* (left part) and *F_{ST}* values (right part). Values in bold indicate pairs of nesting-sites assigned to the Main and Corsican supercolonies. AJA, Ajaccio; ANT, Anthéor; BIG, Biguglia; CAL, Calvi; CAM, Campomoro; CAN, Cannella; CDE, Caldès d'Estrac; CEY, Ceyreste; DAN, Danio; EMB, Les Embiez; FRE, Fréjus; LIA, Liamone; OL, Olmeto; PVE, Porto-Vecchio; SFG, Sant Feliù de Guixols; SGI, Santa Giulia; THE, Théoule; TIZ, Tizzano.

Nesting-sites	OL	AJA	LIA	BIG	PVE	SGI	TIZ	CAM	FRE	ANT	THE	SFG	CAL	CAN	CEY	EMB	DAN	CDE
OL	-	0,04	0,07	0,08	0,03	0,12	0,03	0,08	0,09	0,07	0,04	0,11	0,27	0,16	0,13	0,18	0,11*	0,48
AJA	93/78	-	0,01	0,05	0,00	0,02	0,09	0,06	-0,01	0,04	0,00	0,12	0,23	0,12	0,09	0,20	0,16	0,47
LIA	89/80	88/93	-	0,07	0,05	0,08	0,07	0,09	0,05	0,02	0,01	0,12	0,18	0,06	0,04	0,13	0,12	0,44
BIG	93/78	88/88	87/81	-	0,09	0,11	0,10	0,10	0,04	0,05*	0,02	0,09	0,22	0,08	0,12*	0,17	0,19	0,43
PVE	85/82	81/93	87/93	78/89	-	0,08	0,05	0,01*	0,06*	0,06*	0,04*	0,13*	0,27*	0,13	0,10	0,19	0,15	0,47*
SGI	81/92	75/100	77/96	72/96	82/96	-	0,15	0,10*	0,11*	0,13*	0,08*	0,10	0,21*	0,12	0,10	0,16	0,21*	0,50
TIZ	85/82	75/86	77/82	81/93	79/79	83/71	-	0,04	0,13	0,09	0,05	0,10*	0,28*	0,11	0,04	0,06	0,04*	0,50
CAM	81/92	75/100	77/96	75/100	82/96	92/92	75/88	-	0,13	0,09*	0,05*	0,08*	0,26*	0,10*	0,05*	0,15*	0,16*	0,48*
FRE	89/80	84/90	87/87	88/93	86/80	92/73	93/87	96/77	-	0,08*	0,04	0,14	0,31	0,16	0,15	0,24	0,17*	0,48*
ANT	89/77	88/90	93/90	88/90	89/81	96/74	89/81	96/74	90/87	-	0,01*	0,13*	0,25*	0,13*	0,11	0,18	0,21*	0,42*
THE	93/78	91/91	90/84	91/91	89/78	96/72	89/78	100/75	93/88	90/88	-	0,09	0,14	0,02*	0,04*	0,14	0,12	0,41
SFG	85/68	81/76	87/76	88/82	93/76	96/68	86/71	96/68	87/76	87/79	84/79	-	0,24	0,12	0,06*	0,09*	0,13	0,44*
CAL	67/82	63/91	67/91	56/82	68/86	67/73	61/77	71/77	63/86	61/86	59/86	56/86	-	0,11*	0,21*	0,27	0,32	0,49*
CAN	74/77	72/88	77/88	72/88	79/85	79/73	71/77	83/77	80/92	74/88	75/92	68/88	82/69	-	0,06	0,14	0,15*	0,47
CEY	74/74	69/81	70/78	69/81	71/74	79/70	79/81	83/74	70/78	71/81	66/78	65/81	86/70	73/70	-	0,04	0,10	0,50*
EMB	74/83	66/88	67/83	69/92	71/83	83/83	75/88	83/83	70/88	71/92	66/88	65/92	82/75	69/75	78/88	-	0,13*	0,52*
DAN	78/78	75/89	77/85	78/93	79/81	83/74	82/85	88/78	77/85	74/85	75/89	68/85	73/59	73/70	74/74	83/74	-	0,55*
CDE	41/35	34/35	40/39	41/42	43/39	38/29	39/35	42/32	43/42	39/39	41/42	41/45	50/35	50/42	33/29	38/29	37/32	-

Figure 16 : Principal component analysis (PCA) based on microsatellite allele frequencies calculated on nesting sites. (A) The 18 nesting sites of the Main, the Corsican and the Catalan supercolonies of the present study (represented by dots) were included in the analysis. (B) Analysis based exclusively on the nesting sites of the Main and Corsican supercolonies



Further analyses revealed a similar pattern with a clear genetic differentiation of the Catalonian supercolony but no clear differentiation between the Corsican and Main supercolonies. Overall, the Catalonian supercolony was highly differentiated from the two other supercolonies (F_{ST} : Cat-Main = 0.47, $P < 0.05$; F_{ST} : Cat-Corsica = 0.43, $P < 0.05$) while the Main and Corsican supercolonies were only weakly differentiated (F_{ST} : Corsica-Main = 0.06, $P < 0.05$). Accordingly, the measures of genetic differentiation between pairs of nesting sites (*Tableau 15*) were invariably high between the Catalonian nesting sites and those of the two other supercolonies (F_{ST} values ranging between 0.41 and 0.55) while differentiation between pairs of nesting sites from the Main and Corsican supercolonies was much smaller (between 0.04 and 0.31) and similar to values between nesting sites within supercolonies (between 0.01 and 0.32).

A hierarchical analysis revealed a similar pattern with a relatively important genetic differentiation between supercolonies when the Catalonian nesting site was considered ($F_{Sc} / Pop = 0.16$, $P < 0.001$) but a much lower differentiation when it was excluded from the analysis ($F_{Sc} / Pop = 0.04$, $P < 0.001$). When only the Main and Corsican supercolonies were considered, the differentiation between nesting sites within supercolonies ($F_{Nest} / Sc = 0.10$, $P < 0.001$) was in the same order

of magnitude as the differentiation between supercolonies ($F_{Sc} / Pop = 0.04$, $P < 0.001$).

Finally, the PCA based on the nesting sites clearly distinguished the Catalonian nesting site from those of the other supercolonies (*Figure 16a*; PC1 = 39%, $P < 0.001$) while those of the Main and Corsican supercolonies were not discriminated (PC2 = 16%, $P = 0.62$). The PCA based exclusively on the nesting sites of the Corsican and Main supercolonies also did not discriminate the two supercolonies with the first axis being non-significant (*Figure 16b*; PC1 = 25%, $P = 0.24$; PC2 = 23%, $P < 0.01$).

Altogether, these data show that there is only very weak differentiation between the Main and Corsican supercolonies which stands in strong contrast to the Catalonian supercolony that is strongly differentiated from both the Main and Corsican supercolonies.

To assess the relationship among the supercolonies identified in this study as well as the relationship between these supercolonies and those found worldwide, we performed a PCA based on the alleles frequencies of the 12 microsatellites. This analysis revealed high similarity of the Main and Corsican supercolonies that constituted a genetic cluster with the supercolonies from California, Australia, New Zealand, Hawaii and Japan (the S2 supercolony) (*Figure 17C*). By contrast, the Catalonian

supercolony was genetically very distinct from both the Main and Corsican supercolonies.

Analyses of the mitochondrial DNA were highly congruent with the microsatellite data. The analysis of the cytochrome b genetic marker confirmed that the individuals from the Main and Corsican supercolonies exclusively harboured the H1 haplotype (GenBank: FJ466647.1) This is the haplo-type which is also found in the other supercolonies with which the Main and Corsican supercolonies cluster (Vogel *et al.*, 2010). By contrast, the CDE nesting site had the H9 haplotype that was previously found to characterize nesting sites of Catalonian supercolony (Vogel *et al.*, 2010) (GenBank: FJ466655.1).

A PCA of microsatellite genotypes comprising only the supercolonies genetically similar to the Main and Corsican supercolonies confirmed their high similarity (*Figure 17D*). There was actually some overlap in the distribution of nesting sites of these two supercolonies along the two main axes which accounted for a high proportion of the overall variation (PC1 = 38%, $P < 0.001$; PC2 = 20%, $P < 0.001$). The genetic composition of the S2 Japanese supercolony was also very similar to that of ants from the nesting sites of the Corsican supercolony and notably to SGI and SFG. In this respect, it is important to point out a misidentification made in a previous study

on the classification of the SFG nesting site. On the basis of information on the spatial distribution of the Main supercolony, BLIGHT *et al.* (Blight *et al.*, 2010b) assumed that the SFG nesting site belonged to the Main European super-colony. However, the genetic data of the study reveal that SFG and the nesting sites to which it was behaviourally and chemically clustered were closer to the S2 Japanese supercolony than to the Main supercolony described by VOGEL *et al.* (Vogel *et al.*, 2010). Later aggression tests with nests from Port-Leucate [known to be from the Main supercolony (Jaquierey *et al.*, 2005) the error (unpublished data). As a consequence, SFG actually belongs to the Corsican supercolony. Consequently, all the nesting sites identified as the Corsican supercolony by BLIGHT *et al.* (Blight *et al.*, 2010b) actually belong to the Main supercolony, and inversely all nesting sites of the Main super-colony belong to the Corsican supercolonie.

To further investigate the genetic composition between the Main, Corsican and Catalonian supercolonies and test whether one may derive from one of the two others, we measured the allelic richness and compared the proportion of alleles shared between nesting sites (allelic nestedness).

Figure 17 : Principal component analysis (PCA) based on microsatellite allele frequencies calculated on nesting sites. . (C) Analysis of the 18 nesting sites of the present study in relation to all the nests of the worldwide supercolonies studied in Vogel et al. (Vogel et al., 2010). (D) Analysis of the nesting sites of the Main and Corsican supercolonies in relation to the nests of the worldwide supercolonies studied in Vogel et al. (Vogel et al., 2010) that formed a cluster with those two supercolonies in the PCA presented in panel C ($PC1 > 0$). In panels C and D, we distinguished the nests of the European main supercolonies from the present study from those issued from the Vogel et al. (Vogel et al., 2010) study by using dots and squares, respectively. The percentage of variance explained is given for each axis in brackets.

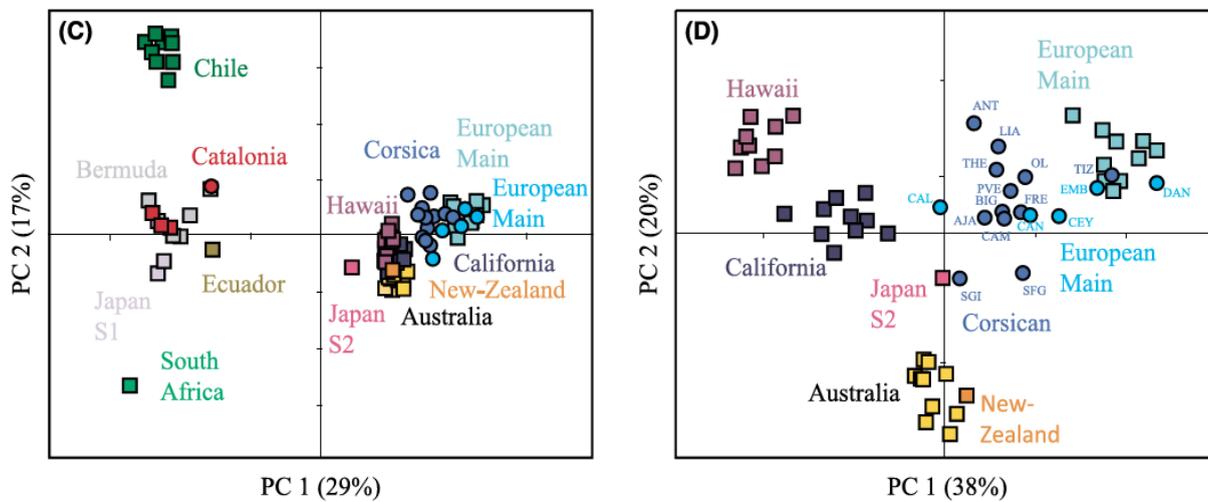
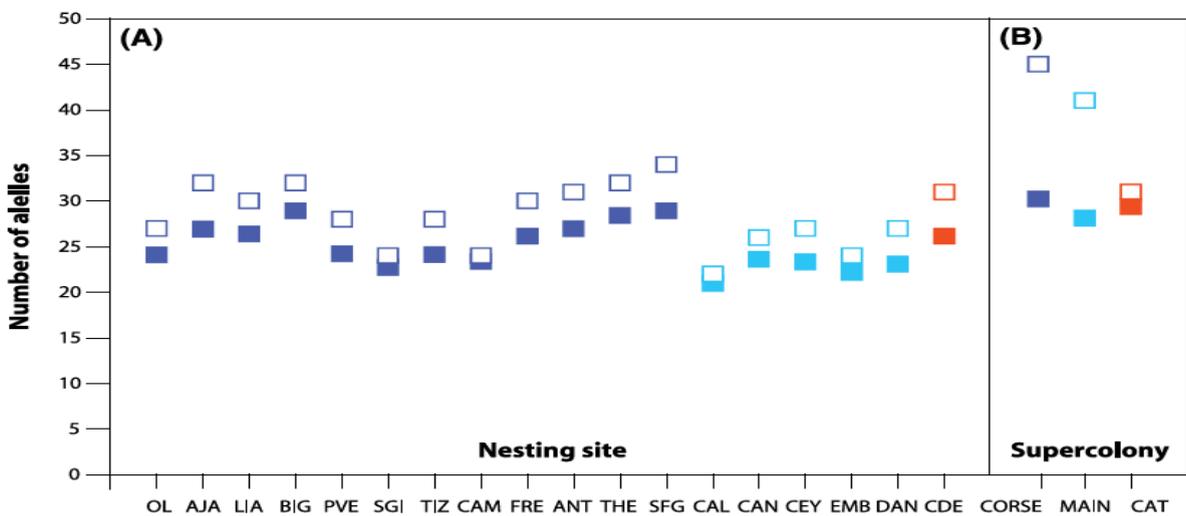


Figure 18 : Allelic richness at 12 microsatellite loci estimated for each nesting site (A) and each supercolony (B). Open squares represent the total number of alleles while the closed squares correspond to the estimated number of alleles corrected for differences in sample size. The way the alleles are distributed among the supercolonies is presented in panel.



Support for one supercolony originating from another supercolony would come from the derived supercolony having a high proportion of alleles being also present in the source supercolony. This analysis confirmed that the Catalonian supercolony is clearly distinct from the two other supercolonies (*figure 18*). Of the 36 alleles in common between super-colonies, 13 were present in the three supercolonies, 20 were shared between the Main and Corsican supercolonies and only three and one alleles were common to the Catalonian and Corsican super-colonies, and Catalonian and Main supercolonies, respectively. The great divergence of the Catalonian supercolony was also reflected by a lower proportion of alleles being in common between nesting sites of this supercolony and those of the two other supercolonies, compared to nesting sites of the Main and Corsican supercolonies (*Tableau 15*).

A comparison of the Corsican and Main supercolonies revealed a higher allelic richness for the Corsican supercolony (both when corrected and not corrected by sampling size, $P < 0.05$, see *figure 18*). Accordingly, 73% of the alleles found in the Corsican supercolony were also present in the Main supercolony, while 80% of the alleles detected in the Main supercolony also occurred in the Corsican supercolony (*Figure 19*). The comparison of allelic richness among nesting sites revealed a similar pattern with nesting sites of the Corsican supercolony

having a higher number of alleles in 83% of the pairwise comparisons ($P = 0.01$, *figure 18*). These data, together with the high genetic similarity between the Corsican and Main European supercolonies, are compatible with the Main supercolony originating from the Corsican supercolony.

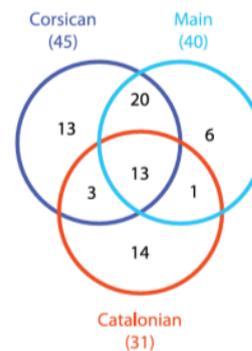


Figure 19 : Allelic richness at 12 micro-satellite loci estimated for each nesting site. The total number of alleles found per supercolony is given in brackets.

Association among behavioural, chemical and genetic data

There was a high correlation between the aggression level and genetic distance ($r^2 = 0.41$, $P < 0.0001$), the aggression level and chemical distance, ($r^2 = 0.60$, $P < 0.0001$) as well as the genetic and chemical distances ($r^2 = 0.76$, $P < 0.0001$) (*Figure 20*). When the Catalonian supercolony was excluded from the analyses all correlations decreased but remained significant (aggression-genetic distance: $r^2 = 0.24$, $P < 0.01$; aggression-chemical distance: $r^2 = 0.45$, $P < 0.001$; genetic-chemical distances: $r^2 = 0.26$, $P < 0.001$). Importantly, however, the inspection of *Figure 20* reveals that the association was nonlinear and that there

was a strong effect of supercolony. The high levels of aggression, and high chemical and genetic distances were invariably found for the comparison between the Catalonian supercolony and the two other supercolonies. A second cloud of points corresponding to inter-mediate levels of aggression, chemical and genetic distances characterized the comparison between the Main and Corsican supercolonies. Finally, the within Main and Corsican supercolony comparisons revealed similarly low levels of aggression (1–2) and genetic and chemical distances. Overall, the differentiation between the Main and Corsican supercolonies was well marked for aggression tests and less marked for genetic and chemical distances with many Corsican–Main comparisons intermingled with the within supercolony comparisons.

Discussion

This study confirms the existence of a distinct Corsican supercolony with a distribution range including at least Corsica, south-eastern France and one location in Spain. Members of this supercolony were aggressive towards ants from the other two supercolonies studied. Aggression between workers from the Corsican and Main European supercolonies varied from moderate to high, while aggression was systematically high when workers from the Catalonian supercolony were involved. This behavioural pattern was confirmed by

chemical data. Cuticular hydro-carbon proximity of members of the Corsican super-colony to members of the Main supercolony was greater than to those of the Catalonian supercolony. Surprisingly, despite the noteworthy concordance between chemical and behavioural groups, there was no clear genetic differentiation between the Main and Corsican supercolonies ($F_{ST} = 0.06$). This level of genetic differentiation corresponds to the differentiation observed between nesting sites from a single supercolony. Previous studies showed that the genetic differentiation of nesting sites within a supercolony varies between 0 and 0.1 depending of the supercolonies and the scale at which the study is performed (Giraud *et al.*, 2002; Jaquiere *et al.*, 2005; Pedersen *et al.*, 2006; Sunamura *et al.*, 2009b; Thomas *et al.*, 2006; Tsutsui & Case, 2001; Vogel *et al.*, 2009) while the genetic differentiation between supercolonies usually exceed 0.2 (Jaquiere *et al.*, 2005; Pedersen *et al.*, 2006; Sunamura *et al.*, 2009b; Thomas *et al.*, 2006; Vogel *et al.*, 2009; Vogel *et al.*, 2010). In line with a very weak genetic differentiation, the STRUCTURE analysis did not discriminate between the two supercolonies.

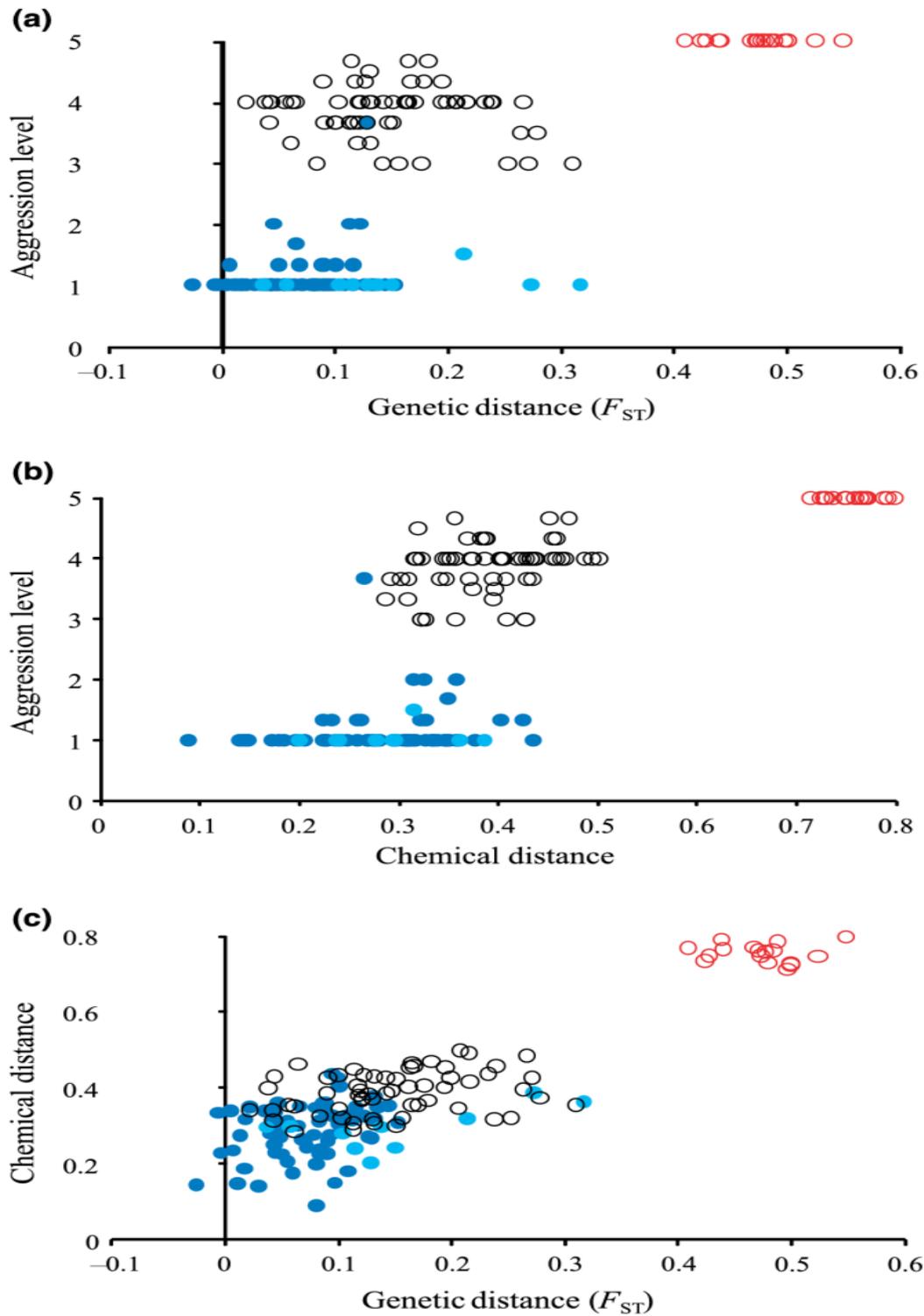


Figure 20 : The associations of pairwise genetic (F_{ST}), chemical and behavioural distances between the three European supercolonies of *Linepithema humile*. Light-blue circles represent comparisons within the Main supercolony ($n = 10$), dark-blue circles represent comparisons within the Corsican supercolony ($n = 66$), open black circles represent comparisons between the Main and Corsican supercolonies ($n = 60$) and open red circles represent comparisons between the Catalonian and both the Main and Corsican supercolonies ($n = 17$).

This is also supported by the central position of nesting sites from the Main and Corsican supercolonies on the PCA including peaceful-nests belonging to the worldwide supercolony and considered as genetically and chemically similar (Brandt *et al.*, 2009; Sunamura *et al.*, 2009a; van Wilgenburg *et al.*, 2010; Vogel *et al.*, 2010) (*Figure 17*).

The process of nestmate recognition by which the Corsican supercolony is behaviourally segregated from the Main supercolony remains unclear. There are a number of factors influencing the expression and variation of the Argentine ant chemical phenotype, including environmental and genetic factors (Giraud *et al.*, 2002; Liang & Silverman, 2000; Suarez *et al.*, 2008; Tsutsui *et al.*, 2000). Environment has been hypothesized to influence nestmate recognition cues in the Argentine ant, because colony-mates reared on different diets in laboratory experiments became mutually aggressive (Buczkowski *et al.*, 2005; Liang & Silverman, 2000; Silverman & Liang, 2001). However, it seems unlikely that such differences in diet could explain the chemical differences and the aggressiveness between nesting sites of the Corsican and Main supercolonies in view of the wide dietbreadth experienced by workers of opportunistic species such as the Argentine ant (Vonshak *et al.*, 2009) and the geographic overlap in the distribution of the two supercolonies.

Alternatively, the difference in chemical profiles and behaviour between workers of the Main and Corsican supercolonies could have a genetic basis. Consistent with a predominant role of genetic factors in nestmate recognition in Argentine ants, chemical and genetic distances were highly correlated ($r^2 = 0.76$, $P < 0.0001$). However, when the Catalonian supercolony was excluded from the analysis, only 26% ($P < 0.001$) of the variance in the chemical cues could be attributed to genetic distances between pairs of nesting sites. In insects, cuticular hydrocarbon synthesis is regulated by enzymes, which are themselves under the control of specific genes. Modification at these genes is sufficient to prevent the biosynthesis of a hydrocarbon (Wicker-Thomas C, 2008). This has been clearly shown for *Drosophila melanogaster*, where a modification at the gene *desat1* coding for a desaturase that is involved in sex pheromone synthesis disrupts individual sexual behavior (Ueyama *et al.*, 2005).

Thus, there could be genetic differences at one or several loci between the Main and Corsican supercolonies that may account for odour and behavioural differences despite no clear genetic differentiation at neutral markers between supercolonies. Such a situation has been demonstrated in the fire ant *Solenopsis invicta* where a single genetic Mendelian factor results in strong differences in odour and behaviour between the monogyne and polygyne social forms, which

show no differentiation at neutral nuclear markers (Keller & Ross, 1998; Ross & Keller, 1998; Wang *et al.*, 2008). In line with this finding, high levels of variation in aggression remained unexplained by the overall genetic distance at the microsatellite marker loci between the Main and Corsican supercolonies ($r^2 = 0.24$, $P < 0.001$). High aggression was present between the Main and Corsican supercolonies even when nesting sites shared relatively high proportions of alleles, and inversely no aggression was observed between some nesting sites sharing low proportions of alleles (*Tableau 14 & Tableau 15*). Consistent with aggression being sometimes— but not always— decoupled from genetic differentiation at neutral markers, BUCKOWSKI *et al.* (*Buczowski et al.*, 2004) found no clear relationship between intraspecific aggression and genetic similarity at microsatellite markers between nest pairs from California while TSUTSUI *et al.* (Tsutsui *et al.*, 2000) reported higher aggression between nests being genetically more divergent in the Argentine ant. Likewise, no relationship was detected between neutral markers and aggression across Australia (Suhr *et al.*, 2011). Similar results were recently found in the invasive pharaoh ant (Schmidt *et al.*, 2010) and in both the native polygynous ants *Formica fusca* (*Helantera et al.*, 2011) and *Formica exsecta* (*Martin et al.*, 2012) where an increase in genetic diversity at neutral markers did not result in an

increase of recognition cue diversity or changes in agonistic behaviour. In the invasive pharaoh ant, no qualitative difference was detected in chemical cues among colonies despite a very high genetic differentiation ($F_{ST} = 0.72$) at neutral markers (Schmidt *et al.*, 2010). At the opposite, the Main and Corsican supercolonies differed qualitatively at 16 CHCs despite the weak genetic differentiation ($F_{ST} = 0.06$). Most of the studies suggesting the genetic basis of recognition cues were usually based on the correlation using neutral markers. However, as correlation does not imply causation, it may offer limited insights into relationships between behaviour, chemistry and genetics and may have limited power in unravelling the pattern of nestmate discrimination. Indeed, it is possible that only a few genes could impact chemical diversity, irrespective of relatedness.

Two hypotheses have been proposed for the origin of the Corsican supercolony. Either the Corsican supercolony originated from the Main supercolony by geographic isolation (split hypothesis), or it originated from an independent introduction event from the ants' native range (Blight *et al.*, 2010b). A slightly alternative explanation is that one or both supercolonies did not originate from native populations but from introduced populations. The finding of a high genetic similarity between the Main and Corsican supercolonies both at the

microsatellite loci investigated and the sharing of the same mitochondrial haplotype (H1) supports the view that they may have a common origin, either from the same supercolony (in the native range or another introduced population) or that one originates from the other. In that respect, our finding of the Corsican supercolony being genetically more diverse and having more private alleles than the Main supercolony indicates that, if one of the two supercolonies derives from the other, it is the Main supercolony deriving from the Corsican supercolony rather than the reverse as had been previously proposed. It would be interesting to collect more nesting sites (in particular, for the Main supercolony), to investigate more thoroughly whether the Main supercolony really derives from the Corsican supercolony.

Historical records suggest that Argentine ants were first introduced into Madeira, which served as a source of propagules that were dispersed and invaded the Canary Islands and continental Europe (Wetterer & Wetterer, 2006). In south-eastern France, Argentine ants were first recorded in Cannes (~10 km from THE) and near Toulon (between sites EMB and DAN) at the beginning of the twentieth century (Marchal, 1917) (*Carte 4*).

Argentine ants were apparently transported from South America to Cannes with the importation of Orchids (Chopard, 1921), whereas the propagule introduced near

Toulon originated from the Canary Islands via the introduction of palm trees (Veyret, 1961). These historical data support the view that Argentine ants in southeastern France may originate from at least two introduction events. Interestingly, there is a good match between the historical data and current distribution of the two supercolonies. Continental nesting sites assigned to the Main European supercolony are located near Toulon, whereas those assigned to the Corsican supercolony are located near Cannes.

The results obtained in this study not only enhance our understanding of the origin of Argentine ant supercolonies in Southern Europe but also shed some light on questions regarding the general origin and evolution of invasive unicolonial ant populations (Helantero *et al.*, 2009). It has been suggested that splitting of supercolonies can occur either through geographical isolation or behavioural processes (Drescher *et al.*, 2010; Sunamura *et al.*, 2011), both mechanisms contributing to reduced gene flow between supercolonies. Reduced gene flow may, in turn, lead to genetic and chemical differentiation between supercolonies. Previous work showed a complete absence of ongoing gene flow between the Main and Catalonian supercolonies (Jaquiere *et al.*, 2005), which could lead to a process of speciation (Drescher *et al.*, 2010; Helantero *et al.*, 2009). For example, workers from the Main and the Catalonian supercolonies share only 18 of 123 CHCs in their profiles. This is a greater

difference than that reported among six Formica species in which only 14 of 41 cuticular compounds differed qualitatively between species (Martin *et al.*, 2008b). Such difference in chemical profiles is remarkable as in most ant species, qualitative differences is observed between species (Hefetz, 2007). Qualitative differences in cuticular hydrocarbon profiles were previously detected between the native and introduced ranges of *Wasmannia auropunctata* (Errard *et al.*, 2005) and *Linepithema humile* (Brandt *et al.*, 2009), and between introduced supercolonies in both the invasive yellow crazy ant *Anoplolepis gracilipes* (Drescher *et al.*, 2010) and *L. humile* (Blight *et al.*, 2010b; Brandt *et al.*, 2009).

It has been suggested that when Argentine ant supercolonies overlap, this can lead to their fusion (Vasquez & Silverman, 2008). It is currently unknown whether gene flow still occurs between the Corsican and Main supercolonies or whether they are completely reproductively isolated as is the case of the Main and Catalanian supercolonies. Interestingly, our results show that the behavioural differentiation between nesting sites of the Main and Corsican supercolonies is greater than the genetic and chemical distance. This may suggest that the behavioural response to chemical and genetic differentiation is not linear but rather depends on some threshold differentiation at some specific genes and chemical compounds. In line with this view, the genetic differentiation between the Main and

Corsican supercolonies was lower than the minimal genetic differentiation among aggressive supercolonies in the native range (Vogel *et al.*, 2009). A nonlinear function was recently found in the ant *F. exsecta* where a small change in the Z9-alkene profile resulted in a rapid shift from nonaggressive to aggressive behaviours (Martin *et al.*, 2012). In that respect, it would be interesting to conduct transects with the aim of determining how the genetic, chemical and behavioural clines vary across the borders of the Main and Corsican supercolonies and see how these variables vary over time.

This study provides new insights into the complex nestmate recognition system of invasive ants which is a main factor driving their evolution. To the best of our knowledge, it constitutes the first report of aggression between supercolonies that are not clearly discriminated by genetics in introduced populations of the Argentine ant. Contrary to previous opinion, we demonstrate that genetically similar nests at microsatellite markers do not necessarily belong to the same supercolony, highlighting the importance of conducting more qualitative and quantitative studies on levels of aggression between supercolonies and combines such data with genetic and chemical data.

ACKNOWLEDGEMENTS

Comments made by four anonymous reviewers have greatly improved this manuscript. This work was supported by a grant from the Office de l'Environnement de la Corse, the Direction Régionale de l'Environnement de Corse and the Provence-Alpes-Côtes d'Azur region, and the Swiss NSF.

DATA ACCESSIBILITY

DNA sequences: *Linepithema humile* haplotype H1 cytochrome b (Cytb) gene, partial cds; mitochondrial, GenBank: FJ466647.1. *Linepithema humile* haplotype H9 cytochrome b (Cytb) gene, partial cds; mitochondrial. GenBank: FJ466655.1.

Microsatellite genotypes for each individual, DNA sequence alignment, cuticular hydrocarbons and results of behavioural tests: DRYAD entry doi:10.5061/dryad.1kc982n5.

Three video sequences of confrontations between the Main (EMB) and Corsican (OL) supercolonies, between the Corsican (BIG) and Catalanian supercolonies, and within the Main supercolony (CEY) are available as accessible data on Dryad. Examples of confrontations between the Main (CAN) and Corsican (OL) supercolonies, between the Corsican (BIG) and Catalanian supercolonies, and within the

Main supercolony (CEY). DRYAD entry doi:10.5061/dryad.1kc982n5.

O.B.'s main research focus is the ecology of invasive ants. This work is part of his PhD project on the social structure, invasion dynamics and ecological impacts of Argentine ants in Corsica, and of L.B.'s Master thesis project. The main research interest of V.V. is the population and evolutionary genetics of many organisms (e.g. ants and bacteria). A.H., M.R., and E.P. (OB PhD co-supervisor) are engaged in research on several aspects in the chemical ecology of social insects. The main research interest of J.O. (OB PhD co-supervisor) is the population and community structure of many insects. L.K. works on various aspects of evolutionary ecology and social behavior in ants.

APPENDIX

Tableau 16 : List of the identified cuticular hydrocarbons of workers from Caldès d'Estrac (Catalonian supercolony), Ceyreste (Main supercolony) and Fréjus (Corsican supercolony)

Peak no	Compound	Caldès d'Estrac	Ceyreste	Fréjus
1	<i>n</i> -Pentacosane	+	+	+
2	3-Methylpentacosane		+	+
3	<i>n</i> -Hexacosane	+		
4	<i>n</i> -Hexacosane	+	+	+
5	2-Methylhexacosane		+	+
6	<i>n</i> -Heptacosane	+	+	+
7	13-Methylheptacosane	+	+	+
8	7-Methylheptacosane	+		+
9	5-Methylheptacosane	+	+	+
10	3-Methylheptacosane	+	+	+
11a	5, 15-Dimethylheptacosane		+	
11b	5,11-Dimethylheptacosane			+
12	<i>n</i> -Octacosane	+		
13	<i>n</i> -Octacosane	+	+	+
14	4-Methyloctacosane	+		+
15	2-Methyloctacosane	+		
16	<i>n</i> -Nonacosane	+	+	+
17	11- + 13- + 15-Methylnonacosane	+	+	+
18	7-Methylnonacosane	+	+	+
19	5-Methylnonacosane	+	+	+
20	3-Methylnonacosane	+	+	+
21a	5,9-Dimethylnonacosane	+		
21b	5,11-Dimethylnonacosane		+	+
22	<i>n</i> -Triacontane	+		
23	14- + 16-Methyltriacontane		+	+
24	12-Methyltriacontane		+	+
25	8-Methyltriacontane	+		
26	4-Methyltriacontane	+		
27	2-Methyltriacontane	+		
28	<i>n</i> -Hentriacontane	+	+	+
29a	13- + 15-Methylhentriacontane	+		
29b	11- + 13- + 15-Methylhentriacontane		+	+
30	8,10,x,y-Tetramethyltriacontane	+		
31	5-Methylhentriacontane			+
32	3-Methylhentriacontane	+	+	+
33	5,13- + 5,15-Dimethylhentriacontane		+	+
34	5,11-Dimethylhentriacontane	+		
35	5,13,15- + 5,13,17-Trimethylhentriacontane		+	+
36	10- + 12-Methyldotriacontane	+		
37	5,7,11-Trimethylhentriacontane	+		
38	14,18- + 14,16-Dimethyldotriacontane			+
39	8,12- +8,14-Dimethyldotriacontane	+		
40	4,14- +4,16-Dimethyldotriacontane		+	+
41	8,10,14-Trimethyldotriacontane	+		
42	6,10,14-Trimethyldotriacontane	+		
43	6,14,16-Trimethyldotriacontane		+	
44	4,14,16-Trimethyldotriacontane		+	+
45	<i>n</i> -Tritriacontane	+		
46	9,13,17,19-Tetramethylhentriacontane	+		
47	10,16,22,24-Tetramethyldotriacontane	+		
48	13- + 15- + 17-Methyltritiacontane		+	+
49	11- + 13- + 15-Methyltritiacontane	+		
50	8,10,x,y-Tetramethyldotriacontane	+		
51	11,19- + 11,13-Dimethyltritiacontane		+	+
52	11,15- + 13,15-Dimethyltritiacontane	+		
53	9,13-Dimethyltritiacontane	+		
54	7,13- + 7,11-Dimethyltritiacontane	+		
55	5,15- + 5,17-Dimethyltritiacontane		+	+
56	5,11-Dimethyltritiacontane	+		
57	7,11,15-Trimethyltritiacontane	+		
58	7,11,13-Trimethyltritiacontane	+		
59a	5,13,15-Trimethyltritiacontane		+	+
59b	5,9,13-Trimethyltritiacontane	+		
60	7,11,13,17-Tetramethyltritiacontane	+		
61	14,16- + 16,18-Dimethyltetracontane		+	+
62	12,14- + 12,16-Dimethyltetracontane	+		+
63	8,12- +8,14-Dimethyltetracontane	+		

<i>Continued</i>				
Peak no	Compound	Caldès d'Estrac	Ceyreste	Fréjus
64	4,14-Dimethyltetracontane		+	+
65	8,12,20- +8,12, 18-Trimethyltetracontane			+
66	8,12,16-Trimethyltetracontane	+		
67	8,10,14-Trimethyltetracontane	+		
68	11,x,y,z-TetraMeC33	+		
69	x,y,z-Trimethyltetracontane	+		
70	6,12,20-Trimethyltetracontane	+		
71	6,14,18-Trimethyltetracontane		+	+
72	<i>n</i> -Pentatriacontane	+	+	+
73	4,14,18-Trimethyltetracontane		+	+
74	13- + 15- + 17-Methylpentatriacontane	+	+	+
75	13,17- + 15,19- Dimethylpentatriacontane		+	+
76	11,19- + 13,19- + 15,19-Dimethylpentatriacontane	+		
77	5,15-Dimethylpentatriacontane		+	+
78	13,17,21-Trimethylpentatriacontane	+		
79	9,13,15-Trimethylpentatriacontane	+	+	
80	7,11,15-Trimethylpentatriacontane	+		
81	<i>n</i> -Hexatriacontane	+		
82	5,13,17- +5,13,15-Trimethylpentatriacontane		+	+
83	7,11,15,17-Tetramethylpentatriacontane	+		
84	14,16-Dimethylhexatriacontane		+	+
85	12,14-Dimethylhexatriacontane	+		
86	6,14- +6,18-Dimethylhexatriacontane			+
87	x,y,z-Trimethylhexatriacontane	+		
88	8,12,20-Trimethylhexatriacontane	+		
89	6,14,18-Trimethylhexatriacontane		+	+
90	4,14,18-Trimethylhexatriacontane			+
91	13- + 15- + 17- + 19- Methylheptatriacontane		+	+
92	7-Methylheptatriacontane	+		
93	13,15- + 15,19- + 17,19-Dimethylheptatriacontane		+	+
94	13,17- + 15,21- + 13,19-Dimethylheptatriacontane	+		
95	5,15-Dimethylheptatriacontane		+	+
96	9,13,15-Trimethylheptatriacontane		+	
97	11,19,23-Trimethylheptatriacontane	+		
98	9,13,15-Trimethylheptatriacontane	+		
99	7,13,15-Trimethylheptatriacontane	+	+	
100	5,15,17-Trimethylheptatriacontane		+	+
101	9,13,15,18-Tetramethylheptatriacontane	+		
102	7,11,15,19-Tetramethylheptatriacontane	+		
103	14,16- + 14,18- Dimethyloctatriacontae		+	+
104	12,18- + 14,18- Dimethyloctatriacontae	+		
105	12,14,20- + 12,16,20-Trimethyloctatriacontae	+		
106	8,12,20-Trimethyloctatriacontae	+		
107	8,12,16,20-Tetramethyloctatriacontae	+		
108	13 + 15 + 17 + 19-Methylnonatriacontane	+		+
109	13,17- + 17,19- Dimethylnonatriacontane			+
110	11,17- + 13,17- + 13,19-Methylnonatriacontane	+		
111	11,17,19- + 13,17,19-Trimethylnonatriacontane	+		
112	9,13,17-Trimethylnonatriacontane	+		
113	7,13,17- + 7,11,17-Trimethylnonatriacontane	+		
114	9,13,17,19-Tetramethylnonatriacontane	+		
115	12,16,22-Trimethyltetracontane	+		
116	13,19- + 13,21-Dimethylhentetracontane	+		
117	13,19,23-Trimethylhentetracontane	+		
118	9,13,19-Trimethylhentetracontane	+		
119	x,y-Dimethyltritetracontane	+		
120	13,19,23-Trimethyltritetracontane	+		
121	9,13,21-Trimethyltritetracontane	+		
122	x,y,z-Trimethylpentatetracontane?	+		
123	x,y,z-Trimethylpentatetracontane?	+		
124	x,y,z-Trimethylpentatetracontane?	+		
125	x,y,z-Trimethylheptatetracontane?	+		
126	x,y,z-Trimethylheptatetracontane?	+		
127	x,y,z-Trimethylheptatetracontane?	+		
128	x,y,z-Trimethylnonatetracontane?	+		
129	x,y,z-Trimethylnonatetracontane?	+		
130	x,y,z-Trimethylpentatetracontane?	+		
131	x,y,z-Trimethylpentatetracontane?	+		
	total	97	49	55

A peaceful zone bordering two Argentine ant (*Linepithema humile*) supercolonies

Laurence Berville · Olivier Blight · Marielle Renucci · Abraham Hefetz · Erick Provost

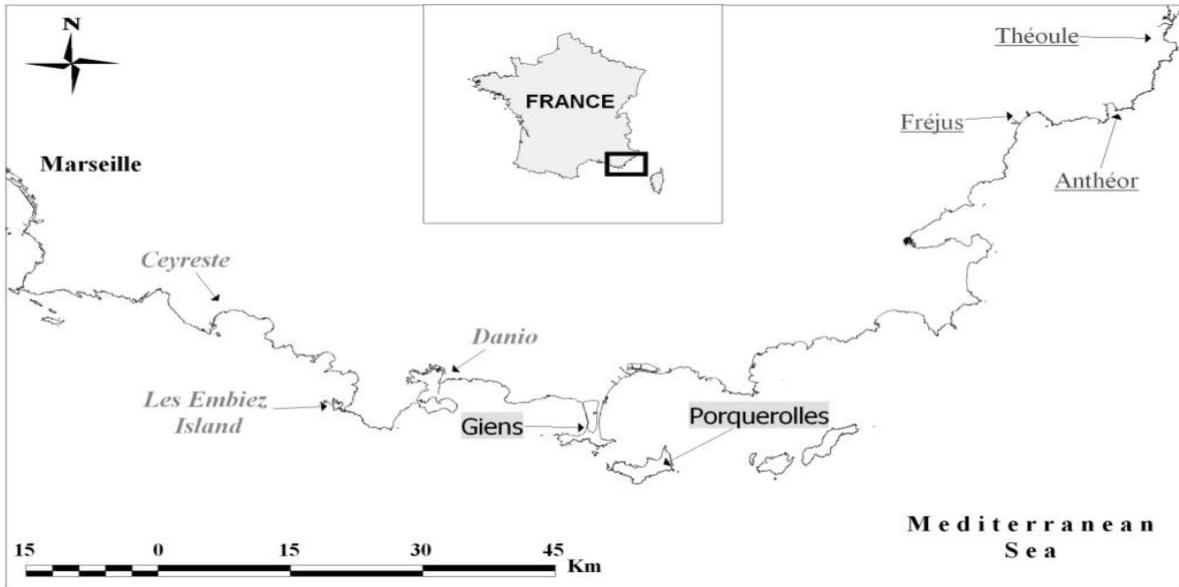
Received: 28 January 2013/Accepted: 14 May 2013
© Springer Basel 2013

Abstract :

In invasion areas, the Argentine ant (*Linepithema humile*) forms huge supercolonies with free exchange of individuals among nests. Two continental supercolonies on the French Mediterranean coast, the Main European supercolony and the Corsican supercolony, are known to contain workers showing moderate to high levels of inter-supercolony aggression. We performed chemical and behavioral assays using workers from eight coastal sites in southeastern France covering a geographical zone that includes nests of the two supercolonies, to determine the nature of worker interactions in a supercolony boundary zone. We examined how the chemical and behavioral clines vary across the borders of the Main and Corsican supercolonies. Our results on Giens peninsula and Porquerolles Island populations bordering the Main supercolony reveal the existence of a peaceful border zone with no aggression between workers of the Main supercolony and the Corsican supercolony. The chemical results, however, exhibited qualitative similarity to those observed in the Corsican supercolony and revealed both quantitative and qualitative chemical differences from those observed in the Main supercolony. These peaceful populations may result from fusion and/or hybridization of the two supercolonies, and we hypothesize that such peaceful border zones are instrumental in the evolution of supercolonies.

Key words

Linepithema humile; cuticular hydrocarbons; fusion; territory border; aggressive behavior ; unicoloniality.



Carte 5 : Geographical location of the eight sites of *Linepithema humile*. Sampling sites include the Corsican supercolony sites [Anthéor, Fréjus and Théoule] the Main supercolony sites [Ceyreste, Danio, and Les Embiez Island], and the two new sites: Giens Peninsula, and Porquerolles Island.

Introduction

The Argentine ant, *Linepithema humile*, invaded the Mediterranean coasts one hundred and fifty years ago (Wetterer & Wetterer, 2006). As with other invasive ants, the loss of territorial aggressiveness within a supercolony contributes to its invasion success (Suarez *et al.*, 1999; Suarez *et al.*, 2001). *L. humile* was first introduced into Madeira, this island subsequently becoming a source of propagules for the invasion of the Canary Islands and later, continental Europe (Wetterer & Wetterer, 2006). Propagules introduced at the beginning of the twentieth century near Toulon (Marchal, 1917) via palm-trees (Veyret, 1961) are those assigned to the Main European supercolony, most likely the Madeira population. A second invasion of southern France was recorded in Cannes (Marchal, 1917), with the

importation of orchids and tropical ferns by horticulturalists (Chopard, 1921). In southern Europe, GIRAUD *et al.* (Giraud *et al.*, 2002) identified two supercolonies, the Catalanian supercolony and the Main supercolony, ranging over 6,000 km from the Spanish Atlantic coast to northern Italy and characterized both by a general lack of aggression and by genetic homogeneity. Recently, BLIGHT *et al.* (Blight *et al.*, 2012; Blight *et al.*, 2010b) identified a third supercolony situated in southern France and Corsica, which was termed the Corsican supercolony, which borders the Main supercolony. These two supercolonies were found to be chemically and behaviorally, but not genetically, distinct (Blight *et al.*, 2012). In the light of this discovery, we conducted behavioral and chemical experiments in geographical border zones between these

two supercolonies in order to gain insight into what happens at the boundaries between two supercolonies. We determined 1.) Whether this zone is a peaceful or a confrontation zone, and 2.) How the chemical and behavioral clines vary across the border of the Main and Corsican supercolonies?

Materials & methods

To compare patterns of intraspecific aggression and cuticular hydrocarbon profiles of Argentine ants in the border zone between the two supercolonies, we selected eight sites over a distance of 110 Km: three sites contain the Main supercolony [Ceyreste (Cey), Les Embiez Island (Emb), and Danio (Dan) near Toulon], three sites contain the Corsican supercolony [Anthéor (Ant), Fréjus (Fre), and Théoule (The)] (Blight *et al.*, 2012) and two sites [Giens peninsula (Gie): 43°02'41.39"N / 6°08'02.56"E and Porquerolles Island (Por): 43°00'00.28"N / 6°12'18.03"E] constitute the border between the two supercolonies (*Carte 5*). Ants were maintained in the laboratory at 23 ± 2°C on suitably moist soil. In addition to the arthropods collected along with the original substrate and which served as a protein source, the colonies were supplied with honey and water *ad libitum*. Worker aggression between all possible combinations of colony fragment pairing, each comprising 100 individuals, was assessed as described in BLIGHT *et al.* (Blight

et al., 2012). Assays were conducted in 3 replicates ($n = 28 \times 3 = 84$), and confrontations within a nesting site were recorded as controls ($n = 8$). Behavioral interactions between workers were observed and recorded for 20 minutes immediately after group exposure and discriminated using a five-step scale [1: touch; 2: avoidance; 3: aggression (<2s, lunging, biting); 4: asymmetrical intense aggression and 5: symmetrical intense fighting]. Scores of 3, 4 and 5 indicated aggressive interactions. Confrontations were stopped after 24h, and then the numbers of both live and dead workers were counted and recorded as a percentage. For cuticular hydrocarbon (CHC) analyses, eight workers were collected from each site and maintained at -18°C. Each worker was immersed in 10µl of hexane for 15 minutes to extract CHCs. Quantification was achieved by injecting 3µl of each extract into a gas chromatograph equipped with a FID detector (GC/FID). For the running conditions see (Blight *et al.*, 2012). Comparison of CHC profiles was based on integrating 50 peaks and calculating their proportions. For CHC identification we ran samples from Giens by gas chromatography/mass spectrometry (GC/MS) and compared the mass spectra of eluting compounds with standard data and published spectra. A more detailed description of both behavioral tests and chemical analyses is presented in BLIGHT *et al.* (Blight *et al.*, 2012).

Tableau 17 : List of cuticular hydrocarbons identified from *Giens* workers. Peak numbers after Blight et al. (Blight et al., 2012).

Peak numbers	Compounds	Giens	Fréjus
1	<i>n</i> -C25	+	++
2	3-MeC25	Trace	Trace
4	<i>n</i> -C26	+	+
5	2-MeC26	Trace	Trace
6	<i>n</i> -C27	++	+++
7	13-MeC27	Trace	Trace
8	7-MeC27	Trace	Trace
9	5-MeC27	Trace	Trace
10	3-MeC27	+	++
11b	5,11-MeC27	Trace	Trace
13	<i>n</i> -C28	++	+
14	4-MeC28	Trace	Trace
16	<i>n</i> -C29	+	+
17	11- + 13-+ 15- MeC29	Trace	Trace
18	7-MeC29	Trace	Trace
19	5-MeC29	Trace	Trace
20	3-MeC29	+	+
21b	5,11-diMeC29	Trace	+
23	14- +16-MeC30	Trace	+
24	12-MeC30	Trace	+
28	<i>n</i> -C31	Trace	+
29b	11-+ 13- + 15MeC31	+	+
31	5-MeC31	Trace	+
32	3-MeC31	+	+
33	5,13 + 5,15 -diMeC31	+	+
35	5,13,15- + 5,13,17-triMeC31	++	++
38	14,18- + 14,16-diMeC32	+	+
40	4,14- +4,16-diMeC32	Trace	+
44	4,14,16-triMeC32	+	+
48	13- +15- +17-MeC33	++	+
51	11,19- + 11,13-diMeC33	+	+
55	5,15- + 5,17-diMeC33	++	+++
59a	5,13,15-triMeC33	+++	++++
61	14,16- + 16,18-diMeC34	++	++
62	12,14- +12,16-diMeC34	+	+
64	4,14-diMeC34	Trace	+
65	8,12,20- +8,12,18-triMeC34	+	+
71	6,14,18-triMeC34	++	+
72	<i>n</i> -C35	++	++
73	4,14,18-triMeC34	+++	++
74	13- +15- +17-MeC35	++	++
75	13,17- +15,19-diMeC35	+++	++
77	5,15-diMeC35	+++	+++
82	5,13,17- +5,13,15-triMeC35	++++	++++
84	14,16-diMeC36	+++	+++
86	6,14- +6,18-diMeC36	+	+
89	6,14,18-triMeC36	++	+
90	4,14,18-triMeC36	++	++
91	13- + 15- + 17- +19-MeC37	+++	+
93	13,15- + 15,19- + 17,19-diMeC37	+++	++
95	5,15-diMeC37	+++	++
100	5,15,17-triMeC37	++++	++++
103	14,16- +14,18-diMeC38	++	++
108	13 + 15 + 17 +19-MeC39	+	+
109	13,17- +17,19-diMeC39	+	+
Total :		55	

The *Kruskal-Wallis* tests for comparing aggression levels for all possible combinations of site pairing were performed using the maximum score per trial. Aggressiveness during each encounter was compared by ANOVA (*Bartlett test*) and the percentage of ants killed was compared using the non-parametric *Mann-Whitney U* test (Sigmastat 3.1).

We used multivariate exploratory techniques based on the classification of the principal chemical components (PCA) to distinguish important factors and to estimate correlation among variables (Statistica v.6 software). To discriminate all the CHC profiles, we performed a projection of the variables based on twenty-one factors which accounted for more than 95.5 % of the total variance of the 50 peaks. We also conducted a separate *K-means* cluster analysis to group together data points (factor coordinates of the variables) showing similar cuticular hydrocarbon profiles. A *Mantel test* based on the *Pearson test* (200 000 random permutations) was used to explore the possibility of an association

between levels of chemical distance (Euclidian distance based on CHCs), levels of aggression and distance in kilometers between all nesting sites (XLSTAT 7.5.2 software). Results & discussion

Aggression assays are commonly used to study nestmate recognition in ants (Chen & Nonacs, 2000; Tsutsui *et al.*, 2000), and so far, workers from Argentine ant supercolonies have always proved to be behaviorally distinguishable (Blight *et al.*, 2012; Blight *et al.*, 2010b; Giraud *et al.*, 2002). This is confirmed here (*Tableau 18*). Indeed, no aggression was recorded between workers from the same nesting site [Controls, n=8, *Tableau 18*): mean aggressivity (1 ± 0 SE); mean mortality after 24hrs (in percent: 1.8 ± 1.1 SE)] and from sites of the same supercolony [Main supercolony, n=9: mean aggressivity (1 ± 0 SE); mean mortality (2.2 ± 1.2 SE); Corsican supercolony, n=9: mean aggressivity (1.11 ± 0.14 SE); mean mortality (4 ± 2.3 SE)]. In contrast, the level of aggression between workers from the two supercolonies varied from moderate to high

Erreur ! Source du renvoi introuvable. : Percentages of mortality after 24h (top) and mean indices of aggression (bottom) for each nest pair across replicates. Values are mean ± SE.

	Main Supercolony			Border zone		Corsican supercolony			Mean mortality after 24h (in %)
	Ceyreste	Les Embiez	Danio	Giens	Porquerolles	Fréjus	Anthéor	Théoule	
Ceyreste		1.5 ± 0.4	1.9 ± 1	4.1 ± 1	5.1 ± 2.1	3.6 ± 1.2	8.4 ± 5.7	4.2 ± 2.3	
Les Embiez	1 ± 0		3.2 ± 2.6	5 ± 0.7	6.3 ± 0.9	7.6 ± 4.2	18.6 ± 1.2	17.8 ± 11.7	
Danio	1 ± 0	1 ± 0		3.5 ± 0.7	4.6 ± 1.3	4.7 ± 1.3	29.2 ± 16.9	18.6 ± 15.8	
Giens	1 ± 0	2 ± 0.6	1 ± 0		6.8 ± 3.1	7 ± 2.9	0.6 ± 7.7	2.6 ± 1.2	
Porquerolles	1.6 ± 0.8	2.2 ± 0.7	2.6 ± 0.8	1 ± 0		6.8 ± 4.5	4.6 ± 1.4	4.1 ± 3.2	
Fréjus	3.6 ± 0.4	4 ± 0.6	3.6 ± 0.7	1 ± 0	1 ± 0		6.3 ± 0.7	2.1 ± 1.1	
Anthéor	3.6 ± 0.4	4.3 ± 0.4	4 ± 0	1.3 ± 0.4	1.3 ± 0.4	1 ± 0		3.7 ± 2.6	
Théoule	3.5 ± 0.6	3.8 ± 0.2	3.3 ± 0.8	1.3 ± 0.4	1 = 0	1 ± 0	1.3 ± 0.4		

Mean indices of aggression for each nest pair

Withing-nest confrontations :

Mean aggressivity : $1 \pm SE=0$

Mean of dead workers : $1.8 \pm SE=1.1$

[n=27, mean aggressivity ($3.77 \pm 0.13SE$); mean mortality ($12.5 \pm 10 SE$)] and was significantly higher than the level of aggression within the Main and Corsican supercolonies (*t*-test, $t = 44.915$ $P < 0.0001$). Against this relatively clear pattern, what stood out was a complete lack of aggression when workers from two sites, Giens and Porquerolles, were involved in confrontations with workers from both the Main [n=18, mean aggressivity ($1.7 \pm 0.5SE$); mean mortality ($4.7 \pm 1.3SE$)] and the Corsican supercolonies [n=18, mean aggressivity ($1.2 \pm 0.2SE$); mean mortality ($5.4 \pm 3SE$)]. These levels of aggression weren't significantly different from those shown in assays intra-supercolony, in controls or within Giens and Porquerolles (ANOVA, *Bartlett test*, $p < 0.0001$; $n = 65$) (*Annexe 1*). To the best of *our knowledge*, this is the first investigation of a buffer zone between two *L. humile* supercolonies. Surprisingly, although it was impossible to behaviorally assign the Giens and Porquerolles populations to one or the other supercolony, there was a clear chemical demarcation.

A PCA based on the proportions of the major CHCs of the eight sites analyzed separated the nesting sites of the Corsican supercolony from those of the Main supercolony (Factor 1: 17.22%) (*Figure 23*). The *K-means* analysis distinguished two chemical groups, with all individuals from a given location assigned to the same group. The first chemical group comprised all nests from the Corsican supercolony, including Giens and Porquerolles Island. The second chemical group comprised all the Main supercolony nests. This

was confirmed by the identification of cuticular hydrocarbons. The profile of the workers from Giens (*Figure 21*) was qualitatively identical to the profile of the workers from the Corsican supercolony (Blight *et al.*, 2012), dominated by methyl-branched alkanes [mono-, di-, tri- (*Tableau 17*)]. The profiles of the workers from Porquerolles and Giens did not differ qualitatively, while the profiles of the workers from the Corsican and Main supercolonies differed both quantitatively and qualitatively.

While the Giens and Porquerolles populations could not be clearly assigned to one or the other supercolony on the basis of the behavioral data, the chemical analyses clearly placed both populations within the Corsican supercolony. Assuming that CHCs are the chemicals that mediate nestmate recognition, the absence of aggression from Giens and Porquerolles populations towards workers of the Main supercolony remains unexplained. What is particularly interesting in these findings is that the same order of magnitude of qualitative differences in CHC profiles leads in one case from moderate to high levels of aggression (Main versus Corsican supercolonies), while in the other case we observed no aggression (Giens or Proquerolles versus Main supercolony). This suggests that the aggressiveness observed here and in BLIGHT *et al.* (Blight *et al.*, 2012) between workers from the two supercolonies may be not the direct expression of qualitative differences in CHC profiles. Instead, it may result from quantitative differences in specific hydrocarbons involved in nestmate recognition.

In 2007, GREEN and GORDON (Greene & Gordon, 2007) showed that when nest-specific Argentine ant hydrocarbon proportions were

supercolonies. For further clarification, we performed correlation analyses between chemical distance and either geographical distance or aggression level (Figure 22 a & b).

Figure 21 : Gas chromatogram of total body wash of a *L. humile* worker from Giens. Peak numbers after Blight et al. (Blight et al., 2012), corresponding to the list of CHCs identified in Tableau 16, p138.

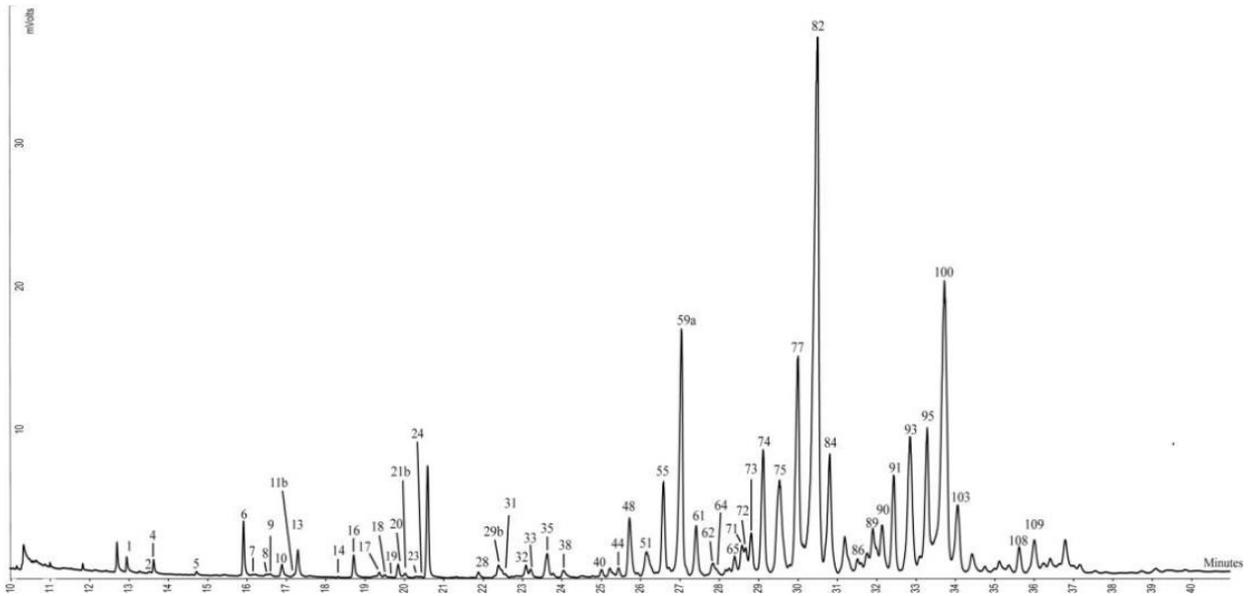
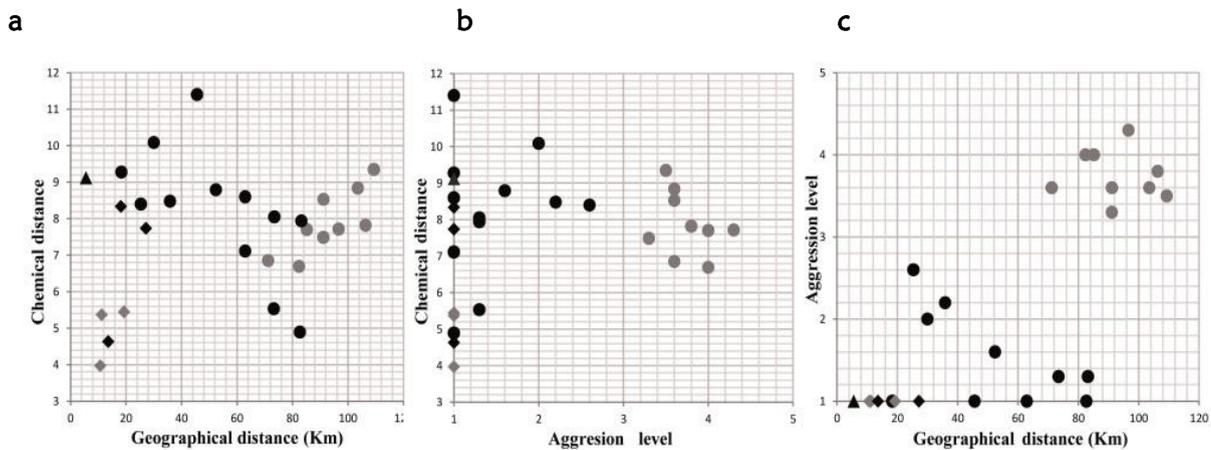


Figure 22 abc : Scatterplot of pairwise chemical, geographical (Km) and behavioral distances between all nesting site of *L. humile*. Gray circles represent inter-supercolony comparison (n=9), black circles represent Giens or Porquerolles comparison with both Main and Corsican supercolonies (n=12), black lozenges represent intra-Main supercolony comparison (n=3), gray lozenges represent intra-Corsican supercolony comparison (n=3) and black triangles represent comparison between Giens and Porquerolles.



modified, a significantly greater proportion of ants behaved aggressively towards conspecifics.

Our results suggest that the Giens and Porquerolles nesting sites constitute a peaceful border zone at the boundaries of the two

There was no correlation between the chemical distance and either geographical distance (Figure 22a; $r^2=0.019$, $P=0.417$) or aggression level (Figure 22b; $r^2=0.029$, $P=0.415$). There was, however, a nonlinear correlation between

*Figure 23 : PCA analysis based on 50 major cuticular hydrocarbons from the 8 sites of *Linepithema humile*. 7 or 8 workers per site (n = 61). Sampling sites include Anthéor (A), Ceyreste (C), Danio (D) (Toulon), Les Embiez Island (E), Fréjus (F), Giens Peninsula (G), Porquerolles Island (P)*

Erreur ! Source du renvoi introuvable.

and Théoule (T). The projection was performed on factorial plane 1-2. Axis 1 accounts for 17.22% of the total variance and axis 2 for 11.13%. Confidence limit showed a range of 95% of the distribution of each supercolony.

aggression level and geographical distance (*Figure 22c*, $r^2=0.494$, $P=0.009$). To explain this peaceful border zone, at least two hypotheses can be proposed; between-colony hybridization and colony fusion. Between-colony hybridization could occur when males from two different, but neighboring, supercolonies are accepted by the respective alien workers and copulate with alien females, thus creating a hybrid population (=supercolony) with a blend of both supercolonies' alleles. SUNAMURA *et al.* (Sunamura *et al.*, 2011) found that the level of aggression against alien males was similar to that against alien workers. Here, there was

considerable variation in levels of aggression among workers during encounters between sites of the Corsican and Main supercolonies, with some workers eliciting fights, whereas others moved freely from one nest to the other. This variability of aggressive behaviors may increase the likelihood of some alien males being accepted by workers, thus allowing a gene flow between the two supercolonies. Conversely, when aggression is high, it may prevent any potential gene flow by rejecting alien males (Drescher *et al.*, 2010; Sunamura *et al.*, 2011). For instance, no gene flow was recorded between the Main and the Catalanian

supercolonies even at local scale (Jaquiere *et al.*, 2005). Aggression can even increase at the border of two highly different supercolonies. Several studies indicated that the intensity of aggression toward non-nestmates varies under specific circumstances, such as repeated contacts with a neighboring colony (Gordon, 1989a; Thomas *et al.*, 1999) THOMAS *et al.* (Thomas *et al.*, 2006) showed that neighboring workers (less than 500m apart) from two Argentine ant supercolonies exhibited higher levels of aggression than did non-neighboring workers. In these cases, both aggression and genetic distance were high. Here the low level of genetic differentiation recorded between the two supercolonies ($F_{st}=0.06$) (Blight *et al.*, 2012) may explain the moderate level of aggression, which may permit hybridization between the Main and the Corsican supercolonies. It may have resulted in hybrids not aggressive towards workers of the two “mother” supercolonies, regardless of how far apart their nests are (from 5 to 85 km).

According to the hypothesis of colony fusion, some workers with broods from one supercolony could be accepted by the other supercolony. This may be the result of supercolony boundary expansion, followed by colony members mixing and thereby creating a blend of recognition cues across the newly merged colony.

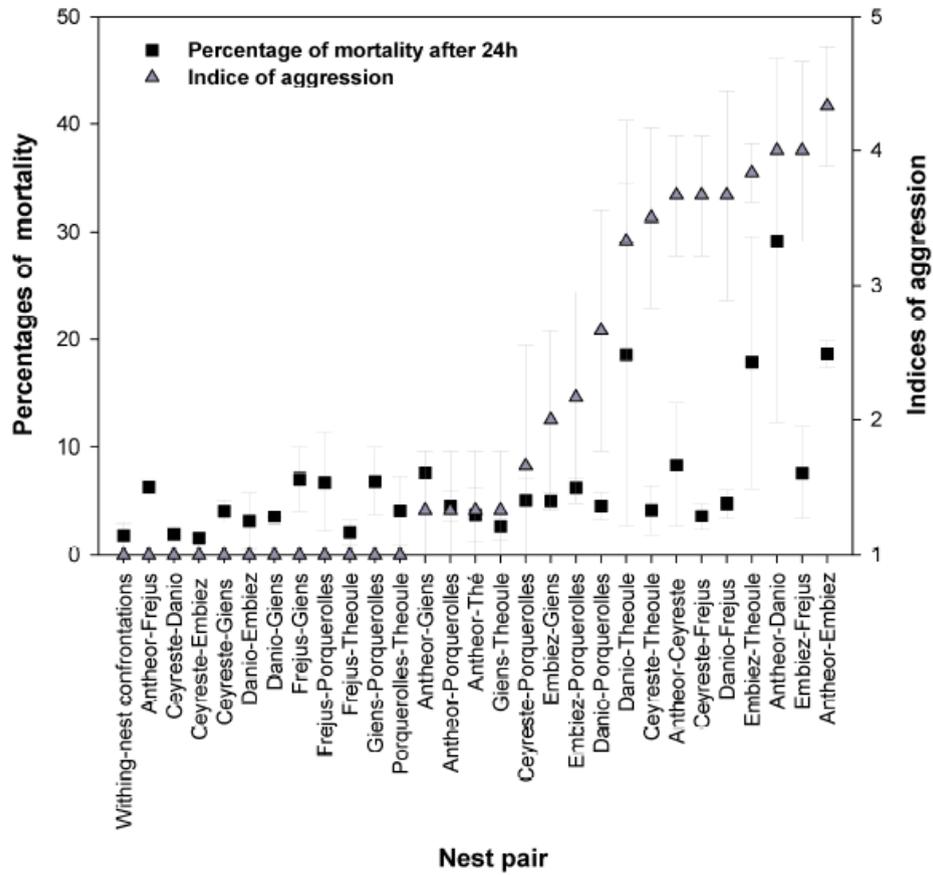
The colony fusion hypothesis is supported by the works of VÁSQUEZ and SILVERMAN (Vasquez & Silverman, 2008) and VÁSQUEZ *et al.* (Vasquez *et al.*, 2009). These

authors carried out experiments in the laboratory showing colony fusion between aggressive colonies. They suggest that fusion between different colonies may be one route towards unicoloniality for *L. humile* populations, even if, at the start, workers show strong levels of aggression. In a recent study, VÁSQUEZ *et al.* (Vasquez *et al.*, 2012) demonstrated that fusion of aggressive Argentine ant colonies can lead to larger broods and worker populations with greater numbers of queens. All these queens take part in the production of workers, leading to greater genetic diversity, which may increase their acceptance of foreign individuals.

This surprising result raises questions about the origin and evolution at regional scale of two distinct supercolonies. The peaceful colonies identified at their borders may constitute a “buffer” zone facilitating the progressive union of the workers of the two groups. We can hypothesize the existence of several buffer zones facilitated by human exchange along the Mediterranean coast leading to the emergence of a supercolony. Future studies could usefully seek to confirm the existence of such zones at other sites.

ACKNOWLEDGEMENTS

This project was supported by the Provence-Alpes-Côte d’Azur Region. We thank STÉPHANE GREFF for their help with the GC-MS. Our thanks to M. SWEETKO for English language revision.



Annexe 1 : Indice d'agressivité et pourcentage de mortalité des ouvrières *L. humile* pour chaque confrontation.

IV. Suivi d'une invasion : résistance locale et dynamique d'expansion

Article D:

Tapinoma nigerrimum: a natural barrier to Argentine ant expansion?

L. BERVILLE* M. RENUCCI[§] AND E. PROVOST[§]
(In preparation)

*Aix-Marseille Université, [§]CNRS
Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (UMR
CNRS-IRD), Université Paul Cézanne, Europôle Méditerranéen de l'Arbois BP 80, 13545
Aix-en-Provence Cedex 4, France

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

AUGUSTE FOREL

Avant-propos :

Lorsque des espèces sont transportées dans une nouvelle région, elles peuvent s'établir puis persister, proliférer et s'étendre (Mack *et al.*, 2000). Les fourmis d'Argentine ont commencé ce processus il y a plus d'un siècle en France. Comme nous venons de le voir dans les chapitres précédents, l'invasion s'étend le long du littoral de Provence. Quand elles s'établissent dans un milieu qui leur est optimal, cette espèce exclut, la plupart du temps, la majorité des fourmis locales (Cole *et al.*, 1992) et les autres arthropodes (Liebherr & Krushelnycky, 2007). Cependant, la résistance d'une ou plusieurs espèces indigènes face à l'invasion de la fourmi d'Argentine a été observée dans certaines régions. C'est le cas en Corse (Blight *et al.*, 2009; Blight *et al.*, 2010a).

En Corse, malgré une forte expansion depuis dix ans, la fourmi d'Argentine n'est présente que de façon discontinue le long des côtes. Cette distribution hétérogène peut-être due à des facteurs biotiques ou abiotiques, comme des résistances des communautés locales (Casevitz-Weulersse & Brun, 1999). Dans leurs travaux, BLIGHT *et al.* (Blight *et al.*, 2009) ont noté l'absence de co-occurrence entre la fourmi d'Argentine et une espèce locale du genre *Tapinoma*, due probablement à des exigences écologiques proches. Au Portugal, *Tapinoma nigerrimum* est considérée comme une espèce dominante lors de la compétition pour la nourriture avec la fourmi d'Argentine (Way *et al.*, 1997). Pour tester l'hypothèse d'une résistance biotique des interactions comportementales entre les deux espèces ont été menées au laboratoire (Blight *et al.*, 2010a). Cette étude a démontré les capacités de *T. nigerrimum* à résister face aux fourmis d'Argentine.

Récemment, une co-occurrence entre des *Tapinoma sp.* et des *L. humile* a été observée sur l'archipel du Frioul [Marseille – Bouches du Rhône (Berville, 2011b)]. Dans le second chapitre nous avons démontré que les *Tapinoma sp.* présentent sur l'île du Frioul étaient des *T. nigerrimum*. Dans ce chapitre, nous nous sommes intéressés à cette co-occurrence qui pourrait nous permettre d'étudier les mécanismes de compétition entre ces deux espèces soulevés par les récents travaux de BLIGHT *et al.* (Blight *et al.*, 2009; Blight *et al.*, 2010a). La connaissance des aptitudes de résistance des *T. nigerrimum* face aux fourmis d'Argentine *in natura* pourrait nous permettre d'identifier les possibilités de réussite d'un moyen de bio-contrôle original tel que le transfert de *T. nigerrimum*.

Problématiques :

- Au laboratoire, quelles sont les aptitudes de résistance de *T. nigerrimum* à défendre leurs territoires face à l'intrusion de fourmis d'Argentine ? Jusqu'à quel désavantage numérique les *T. nigerrimum* arrivent-elles à éradiquer les fourmis d'Argentine ?
- In natura, quelles sont les distributions des deux espèces sur l'Archipel ? Quelles sont les capacités de compétition de *L. humile* et *T. nigerrimum* ? Sur le long terme, observe-t-on une résistance des fourmis *T. nigerrimum* face à l'invasion des fourmis d'Argentine ? Observe-t-on une différence dans la vitesse de l'invasion de la fourmi d'Argentine dans les zones avec *T. nigerrimum* comparées aux zones naturelles sans *T. nigerrimum* ? Quelles sont les aptitudes de *T. nigerrimum* à défendre leurs territoires face à l'intrusion de fourmis d'Argentine ?

Article D: *Tapinoma nigerrimum*: a natural barrier to Argentine ant expansion?

Abstract

The establishment and spread of invasive species may be affected by abiotic factors, various characteristics of the invader, resistance of the native community and interactions among all these variables. This complexity makes the study of the success of biological invasions a major challenge for ecology. In southern France, the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*) is well established, increasing its distribution range, and actively displacing native ant species. Here we employ a range of laboratory and field approaches to test the extent to which the presence of native ants limits post-establishment invasion success in Argentine ants. The rate of invasion was measured on both natural and urban areas and on an invasion front between *Tapinoma nigerrimum*, a native ant, and *L. humile*. The expansion rate of *L. humile* was not constant. This species, able to spread on average at a rate of 6 m/year in natural areas, retreated when faced with *T. nigerrimum*. Prior to the field study, two laboratory assays were conducted on *L. humile* and *T. nigerrimum*: asymmetrical group interactions and competition interactions involving resident colony status. They confirm the ability of *T. nigerrimum* to compete with *L. humile* by invading Argentine ant nests, while the reverse was never observed, as well as by controlling food. Our study also demonstrates that *T. nigerrimum* can offer strong competition even in a situation of numerical inferiority. Together, these findings suggest that *T. nigerrimum* may be of paramount importance in limiting the rate of spread of the Argentine ant.

Key words

Argentine ant. *Tapinoma nigerrimum*. Biological invasions. Biotic resistance. Rate of invasion. Resident effect.

Introduction

Global biodiversity is currently threatened by invasive species, most of which have been redistributed through expansion of international trade (Mack *et al.*, 2000). Invasions occur when species are transported and become established in a new range in which they proliferate, persist and spread (Mack *et al.*, 2000). Because of their success in establishment and ecological dominance, ants are considered severe economic and ecological pests (Holway *et al.*, 2002a; Vega & Rust, 2001). Invasion by ants can cause ecological disruption affecting both continental and island ecosystems throughout the world (Holway *et al.*, 2002a), being particularly harmful on islands [see examples in (Kenis *et al.*, 2009)].

Successful establishment and spread of species depends on invasiveness (the characteristics of the invasive species) and invasibility (recipient environment: *e.g.* abiotic factors, predation and competition). In the case of invasion on islands, human transport is the necessary vector. The Argentine ant (*Linepithema humile*) is a common invasive species worldwide in subtropical and Mediterranean climates (Wetterer *et al.*, 2009), often found on islands like the Azores, Corsica (Blight *et al.*, 2009), Madeira, Malta, Port-Cros, Porquerolles (Berville *et al.*, 2012b) and Sicily [for a review see (Wetterer *et al.*, 2009)]. Once established due to lack of predators, *L.*

humile causes the decrease and even the disappearance of many organisms, including many native ant species (Fluker & Beardsle.Jw, 1970; Rowles & O'Dowd, 2007; Sanders *et al.*, 2001; Suarez *et al.*, 1998; Ward, 1987), other arthropods (Cole *et al.*, 1992; Holway, 1998a; Human & Gordon, 1996; Zee & Holway, 2006), plants (Bond & Slingsby, 1984; Carney *et al.*, 2003; Christian, 2001; Gomez & Oliveras, 2003) and vertebrates (Holway *et al.*, 2002a). *L. humile* competitively displaces (Cammell *et al.*, 1996) and drastically reduces populations of ant species (Rowles & O'Dowd, 2007) by both interference and exploitative competition (Human & Gordon, 1996; Zee & Holway, 2006). While studies have investigated the rate of spread of *L. humile* invasion, in the USA (Erickson, 1971; Holway, 1995, 1998b; Human & Gordon, 1996) and in Spain (Casellas-Febrellas D, 2004; Roura-Pascual *et al.*, 2010) to our knowledge, no such study has addressed the case of an island ecosystem.

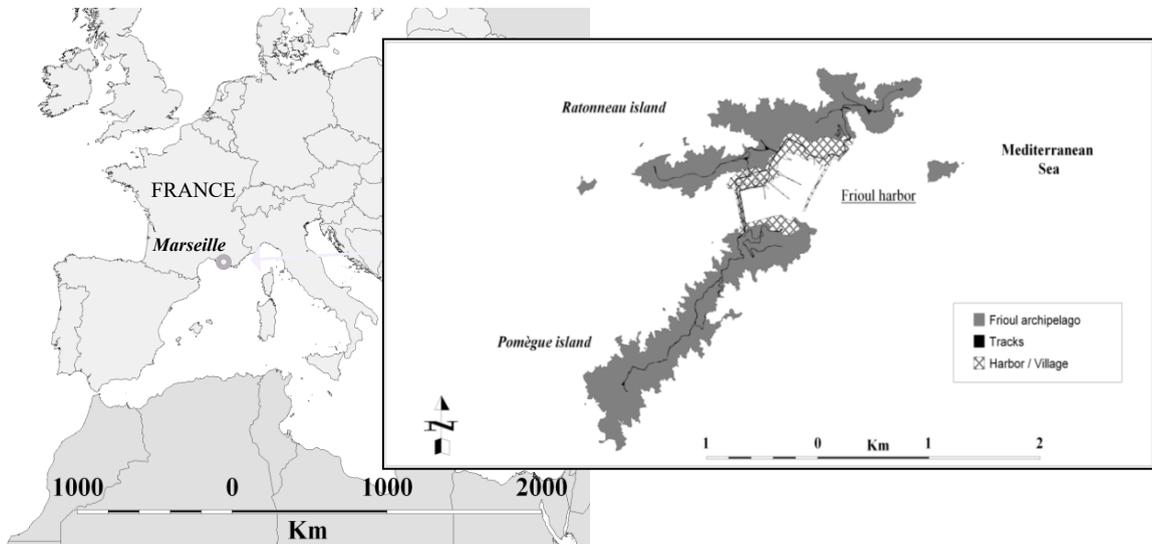
L. humile shows characteristics typical of tramp species (Holway *et al.*, 2002a; Passera, 1994), such as high polygyny (Holldobler & Wilson, 1977), unicoloniality (Giraud *et al.*, 2002) or reproduction by budding (Heller & Gordon, 2006; Passera & Keller, 1994). Argentine ants typically form supercolonies (Giraud *et al.*, 2002; Tsutsui *et al.*, 2001). Among nests belonging to the same supercolony there is no sign of

intraspecific aggression, which allows them to reach a high density of workers (Holway, 1998b). Various factors may explain and contribute to the advantage of *L. humile* over native ants, among which the most important are considered to be fight strategies (Buczkowski & Bennett, 2008; Human & Gordon, 1999), cooperation or defensive technique (Buczkowski & Bennett, 2008), aggressiveness towards other species (Carpintero & Reyes-Lopez, 2008; Holway, 1999) or supercolonies (Blight *et al.*, 2012; Blight *et al.*, 2010b), numerical superiority (Holway, 1999). Nevertheless, some native ants resist the Argentine ant (Blight *et al.*, 2010a; Human & Gordon, 1996; Rice & Silverman, 2013; Suarez *et al.*, 1998). Local resistance is ordinarily associated with local dominant ant species (Carpintero & Reyes-Lopez, 2008; Walters & Mackay, 2005), as with *Lasius grandis* in Madeira (Wetterer & Wetterer, 2006), *Tapinoma simrothi* in Algeria (Bernard, 1950) or *Tapinoma nigerrimum* in both Portugal (Way *et al.*, 1997) and Corsica (Blight *et al.*, 2009). In addition, some ants, like *Prenolepis imparis* in northern California, persist in invaded areas (Holway, 1998b; Suarez *et al.*, 1998), using chemical defense (Sorrells *et al.*, 2011).

Our team previously demonstrated the ability of *T. nigerrimum* to fight and kill Argentine ants in the laboratory (Blight *et al.*,

2010a). *T. nigerrimum* was more efficient in both exploitative and interference competition. Interspecific competition can have a major impact on ant community distribution (Holway, 1999; Human & Gordon, 1996). Strong competition often occurs when the invader encounters an ecologically dominant species with a large population (Walters & Mackay, 2005) and with whom it shares very similar biology. Both *T. nigerrimum* and *L. humile* belong to the subfamily Dolichoderinae, both form large polygynous and polydomous colonies and both are associated with anthropogenically disturbed habitats (Acosta Salmerón *et al.*, 1983; Passera, 1977). Both species have similar behaviors, like quick moving and mass-recruitment foraging strategy (Carpintero *et al.*, 2007); they look for the same type of habitat and share a similar diet. The most common form of aggressive behavior between *L. humile* and *T. nigerrimum* is physical attack, but chemical attack can also occur (Carpintero & Reyes-Lopez, 2008). *T. nigerrimum* anal glands synthesize a mixture of methyl-heptone, propyl-isobutyl-ketone and iridodial (Pavan & Trave, 1958). Ketones give the secretion its odor and its insecticidal properties.

Iridodial has no insecticidal properties and is non-volatile.



Carte 6 : Map showing the location of Frioul archipelago with Pomègues and Ratonneau islands (MapInfo 7.8).

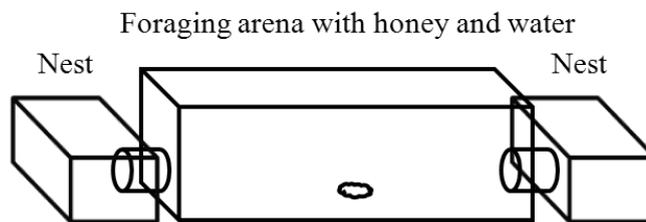


Figure 24 : Artificial nest where workers of both species were tested for asymmetrical group interactions.

However, in air, it “[...] polymerizes into a viscous yellow substance that increases the effectiveness of the [...] defensive [...] secretion by adhering to the predator” (Roth & Eisner, 1962) or assailant, as well as retarding the evaporative loss of the toxic volatile components mixed with it (Pavan & Trave, 1958; Roth & Eisner, 1962). The Argentine ant, for its part, synthesizes iridomyrmecin, a powerful insecticide (Roth & Eisner, 1962).

Because of the temporal and spatial scales involved, field experiments may lack the rigor of manipulative experiments. Nevertheless, they are the best way to quantify certain ecological phenomena (Diamond, 1986). On the Frioul archipelago off the Provence coast facing Marseille (southern France), both *T. nigerrimum* and *L. humile* are detected. This natural co-occurrence at the island scale is interesting, considering, the invasiveness of *L. humile*

and the relative fragility of island populations (Rizali *et al.*, 2010; Wetterer *et al.*, 2006; Wetterer *et al.*, 2004; Wetterer *et al.*, 2001) notably in Mediterranean Island ecosystems (Espadaler, 2006; Espadaler & Gomez, 2004). Because of the relative nearness of the Frioul archipelago to one of the invasion sources (Marseille), extensive human transport (350 000 visitors/year), the small size of the territory (2 km²) and the presence of rare and/or endangered species [e.g. Geckonidae: *Euleptes europaea*, Plumbaginaceae: *Limonium pseudominutum* Erben, birds: *Calonectris diomedea diomedea* or *Puffinus yelkouan*], this island could be regarded as an “open sky laboratory” for studying the biological traits of these species.

The successful establishment and spread of the Argentine ant should thus depend both on its invasiveness against *T. nigerrimum* and its tolerance of abiotic conditions. Here we employ a range of laboratory and field approaches to test the extent to which the presence of *T. nigerrimum* limits post-establishment invasion success in Argentine ants. At colony level, we use laboratory experiments to examine competitive interactions between controlled numbers of Argentine ants and *T. nigerrimum*. In ant fights, the winner is likely to be numerically superior; however, numerical strength may be mitigated by individual ability to fight. We examine two questions in the laboratory: 1) how far the

ability of *T. nigerrimum* to resist *L. humile* depends on their relative numbers of workers and 2) whether the status of resident or of intruder plays an important role. Usually, when species become owners, their aggressiveness towards intruders increases (Carpintero & Reyes-Lopez, 2008). At community level, we examine *in natura*, on the Frioul Archipelago, where Argentine ants are established, the expansion of *L. humile* against the native *T. nigerrimum*. First, we estimate *L. humile* rate of invasion over two years at multiple invasion contact zones [with native ants but not *T. nigerrimum* and in a human-disturbed area]. Then, we determine the rate of invasion of the Argentine ant in the presence of *T. nigerrimum*, and explore the possible persistence of an invasion front between *T. nigerrimum* and *L. humile*. We examine in this field study whether the presence of *T. nigerrimum* impacts *L. humile*'s ability to spread.

Methods and materials

Laboratory study

T. nigerrimum and *L. humile* colony fragments used for the laboratory experiments were collected in the Frioul archipelago (Ratonneau Island) off the coast of Provence, southern France, in August 2009 (*Carte 6*). Colony fragments were placed in a plastic nest (360 x 240 x 110 mm) container filled with original nest

substrate. Ants were fed with honey and water *ad libitum*, in addition to proteins provided by arthropods caught with their original substrate. Colonies were maintained at $20 \pm 3^\circ\text{C}$ under natural photoperiod.

Assay on relative numbers of workers

For each trial assay, workers of both species were placed in closed artificial nests (60 x 50 x 43mm) where they were kept for two hours to acclimatize. Artificial nests were connected with plastic tubes to a common foraging arena (88 x 60 x 50 mm) with honey in the center (*Figure 24*). *T. nigerrimum* were in a proportion of 3/2 (90 *T.n* versus 60 *L.h*), 1/1 (100 *T.n* versus 100 *L.h*), 3/4 (60 *T.n* versus 80 *L.h*), 2/3 (60 *T.n* versus 90 *L.h*), 1/2 (50 *T.n* versus 100 *L.h*), and 1/3 (30 *T.n* versus 90 *L.h*). Proportions were chosen so as to determine the balance of power between the two species. Assays on the highest and lowest *T. nigerrimum* proportions (3/2 and 1/3) were conducted five times and the rest were conducted ten times, for a total of 50 trials. The trial continued until the death of all individuals of one species. We counted the number of victories for each species in each trial, and results are given as the percentage of victories.

Assay on resource and territorial competition: resident status

This bioassay focused on the defensive ability of a resident colony against intruding workers of the other species (n= 2x4 replicates). A colony fragment (450 workers and a queen) of one species was placed in an artificial nest with sand, called the resident colony. This resident colony was allowed to access a sand arena (360 x 240 x 135 mm) connected to a foraging arena (120x90 x 50 mm) with honey and water *ad libitum* (*Figure 25*).

Two days later, the same number of workers of the other species was placed in a second artificial nest (120x90x50mm). This second colony fragment was allowed to access both sand and foraging arenas after two hours of acclimatization, workers from both nests needing to cross the sand arena to access the foraging arena. We recorded both time and nature of the first aggressive behavioral interaction between workers of the two colony fragments. We used a five-step scale to discriminate behavioral interactions between ants [1: touch; 2: avoidance; 3: aggression (<2s, lunging, biting); 4: asymmetrical intense aggression and 5: symmetrical intense fighting] as described in BLIGHT *et al.* (2010b). Then we recorded 1) the presence of intruders in both artificial nests and 2) the species controlling the foraging area and the honey after 1h, 5h, 24h, 48h and 72 hours.

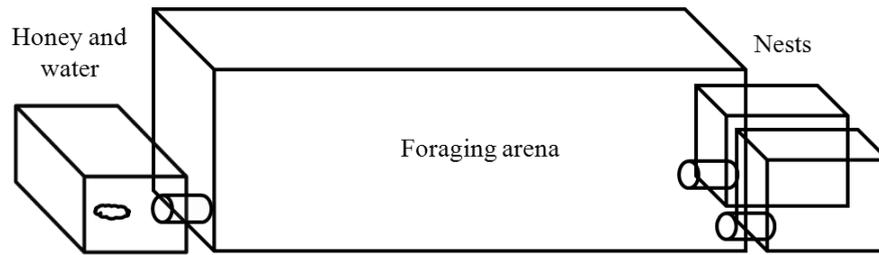


Figure 25: Artificial nest where workers of both species were tested for resource and territorial competition.

Bioassays were stopped at the death of all workers from one species and workers of the surviving species were counted. As control experiments, so as to ascertain the mortality rate of each species, we placed 450 workers of one species at a time in another artificial nest and we counted the number of surviving workers after four days (two controls, one on *T. nigerrimum* and one on *L. humile*).

Field study

Field observations were conducted in the Frioul archipelago (Calanques National Park, southern France on a 2 Km² site formed by Ratonneau and Pomègues islands (*Carte 6*) (687126 - 4794503, 31T: UTM). In 2009, both islands were the site of intensive investigation seeking the precise location of *L. humile* and *T. nigerrimum* (unpublished data). *T. nigerrimum* nests were found near the island's village, east of the area invaded by *L. humile*. Argentine ants were found only in a limited area within the village and the harbor, which was used for monitoring experiments between autumn 2009 and spring 2012.

Linepithema humile nest monitoring

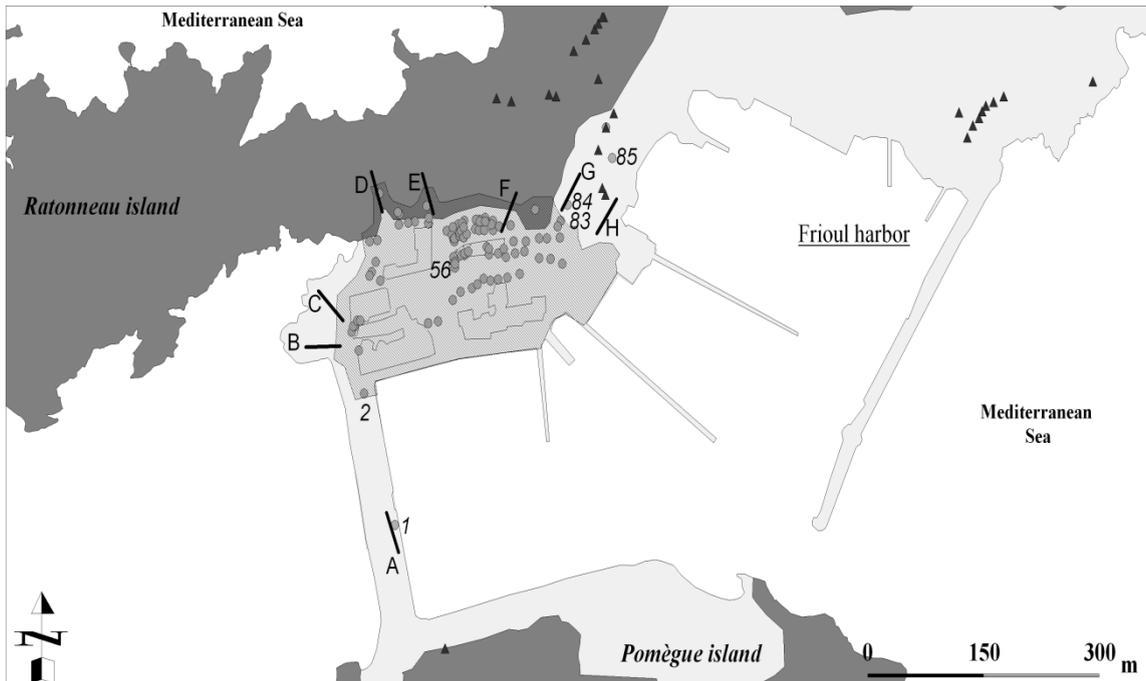
In order to calculate the area invaded by the Argentine ant, the limited area within the village and the harbor was thoroughly explored in autumn 2009 (T=0). Argentine ants were hunted every five meters, on the ground, in trees, under stones, inside buildings (e.g.: restaurants) and even in trash, then determined and geo-referenced. In this way, we obtained a map of the distribution of *L. humile* in the invaded area. In autumn 2011, the invaded area was examined again in the same way as in autumn 2009, to obtain the new Argentine ant distribution (T₊₂), and quantify the evolution of the invasion.

One hundred *L. humile* nests (*Carte 7*), well established with eggs and queens, were used as control of continuity of presence. These nests were identified in autumn 2009, and in autumns 2010 and 2011 we checked whether they were still there. The area of the Argentine ant invasion range was calculated with GIS software (Mapinfo© 7.5).



Location of the study area on Ratonneau Island. The natural area is represented in dark grey and the urban area in light grey. Black triangles show the location of *T. nigerrimum* nests. Dots show the location of the hundred *L. humile* control nests found in 2009 and prospected in 2010 and 2011. The lines represent the eight transects (A to H).

Carte 7 : Right striped area represents the area invaded by the Argentine ant in 2009.



Carte 8 : Left striped area represents the area invaded by the Argentine ant in 2011.

Rate of spread and abundance of Argentine ant

To investigate the expansion of *L. humile*, we used a protocol similar to HOLWAY (1998b) in California and CASELLAS-FABRELLAS (2004) in Spain. We chose zones in contact with the invaded area [half the perimeter of the invaded area is coast (*Carte 7*)]. In each zone, we established a transect perpendicular to the invasion front of the Argentine ant invasion: one transect on the concrete dyke between the two islands [Transect A], two in the semi-urban area [Transects B, C], two in the urban area [Transects G and H] and three in natural areas [Transects D, E and F] (*Carte 7*). Transect A was laid on concrete dyke with only some large concrete pots of plants. During winter, parts of the dyke, only 50 cm above sea level can be washed over by waves. Transects B and C were laid on coastal vegetation. Transects D and E were laid on a natural area but at the edge of a highly irrigated zone. Transect F was laid on the same vegetation as transects D and E but far from any human disturbance. Transects G and H were laid near the main road.

The eight transects were placed twice a year (late spring and early autumn, $n=7$) and geo-referenced. Each contained ten baits set five meters apart and consisting of a plate of honey, ham and cat food to attract the ants. After two and an half hours, each plate was photographed and ant species and *L. humile* abundance recorded. We defined the

abundance of *L. humile* as the maximum number of Argentine ants found per transect. Abundance was categorized according to a numerical scale: “0” no ants, “1” one to five ants, “2” six to 25 ants, “3” 26 to 100, “4” more than one hundred ants. Transects were always placed in the exactly same location and were replicated in September 2009, early May and late September of both 2010 and 2011, and May 2012 ($n=48$). In September 2011, due to the construction of a building, we lost part of transect G.

We recorded presence/absence of *L. humile* on each bait of each transect for all replicates. Bait were graded from one (invaded area) to ten (non-invaded area). The rate of spread was represented by the distance (in meters) separating the last invaded bait at T_n , and the last invaded bait at T_{n+1} .

Statistical analyses

Prior to statistical analysis, all data normality distributions were tested using the *Shapiro-Wilk test*.

We tested for the effects of relative numbers of workers by using t-Test on the difference in percentage of victories of *T. nigerrimum* at the end of confrontations. Differences in mortality levels during the competitions for resources and space were compared using the non-parametric *Mann-Whitney U test* for independent data. The presence/absence of Argentine ants in the control nests was compared using the non-

parametric *Mann-Whitney U test*. Differences in rates of invasion by *L. humile* among transects did not follow a normal distribution; thus, a *Kruskall-Wallis test* was used and then a paired *Mann-Whitney U test*. Differences in *L. humile* abundance among transects were compared using an ANOVA and then a *Turkey test*.

All data were analyzed using XLstat and graphs were performed using Systat software: XLstatSigmaPlot 10.0.

Results

Laboratory study

Effects of number of T. nigerrimum or L. humile during confrontations.

After 2 hours of acclimatization, as soon as the artificial nests were opened, aggressive asymmetrical interactions and fights between workers were observed ($T_{+6min} \pm 5min$). Whatever the initial ratio, confrontations were relatively short; 95% of the confrontations ended after 48 hours in the death of all the individuals of one species. We observed three significant outcomes during the asymmetrical group confrontations (*Figure 26*). First, when *T. nigerrimum* was vastly outnumbered by *L. humile* (*T. nigerrimum*: 1/3 *L. humile*, n=5), 100% of the confrontations were lost by *T. nigerrimum*. Second, when *T. nigerrimum* was less severely outnumbered by *L. humile*, 1/2 or 2/3, the outcome of fights was less radical. In 30% of the assays, *T. nigerrimum*

won despite being outnumbered. Third, *T. nigerrimum* were very successful, with a victory rate of over 80%, when the initial worker ratio was 1) to their advantage [*T. nigerrimum* proportions of 3/2], 2) equal in number [*T. nigerrimum* 1/1 *L. humile*] and 3) slightly to their disadvantage [*T. nigerrimum* proportions of 3/4]. *T. nigerrimum* were able to win fights up to a ratio of 3 *L.h* to 2 *T.n* (*t-test*: $t = 2.776$, $P = 0.003$).

Competition for space and food in the large arena: resident status

As soon as the second artificial nest was opened, intense asymmetrical fights were observed ($T_{+10min} \pm 4 min$). Aggression and mortality rate were always high when *L. humile* were defending their nest from the intruders (

Tableau 18). *T. nigerrimum* maximum mortality score was on average $60.31\% \pm 1.55 SE$ when *L. humile* were resident, whereas it was on average $34.11\% \pm 5.44 SE$ when *T. nigerrimum* were defending their territories from Argentine ants ($P < 0.0001$, $n = 8$, *Mann-Whitney U test*). In all eight confrontations, whatever the residency status, *L. humile* were exterminated by *T. nigerrimum* (Mortality rate = 100%), first in the foraging area and then in the Argentine ant nest. At the end of the experiment, *T. nigerrimum* were nesting in *L. humile* nests in 100% of the replicates. It took a mean of four days for *T. nigerrimum* to exterminate the Argentine ant.

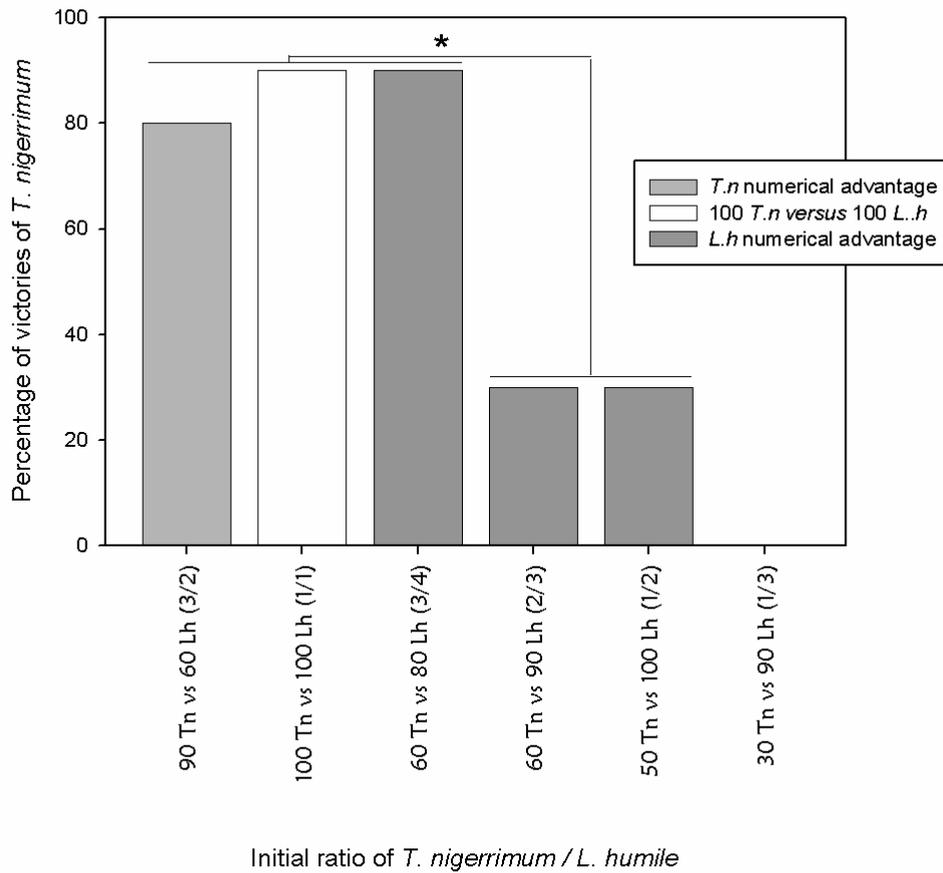


Figure 26 : Percentage of victories of *T. nigerrimum* over *L. humile* workers according to initial ratio of both species (n=50), * < 0.003

	Percentage of dead workers			
	Residency status		Intruder status	
<i>L. humile</i>	100%	SE ± 0	100%	SE ± 0
<i>T. nigerrimum</i>	34%	SE ± 5	60%	SE ± 1
Control (n=2)	8.40%	SE ± 2.3		

Tableau 18: Effect of residency status on the rate of death of *T. nigerrimum* and *L. humile* workers during the confrontations, n=10.

Although these confrontations started with an equal number of 450 individuals for each species, the fights quickly became asymmetrical, *L. humile* losing advantage over *T. nigerrimum*, even when not all the *T. nigerrimum* workers were involved in the fight. Some *T. nigerrimum* workers were busy with food control and/or nest construction, and sometimes up to five *L. humile* simultaneously attacked one *T. nigerrimum*. During the four confrontations where *L. humile* were resident, they were forced back by *T. nigerrimum* to their own nest ($T_{=20h} \pm 6h$). *T. nigerrimum* always kept and/or took control of the water and honey. *L. humile* never invaded *T. nigerrimum* nests.

Curiously, the *T. nigerrimum* intruders in some replicates were observed to obstruct the entrance of the Argentine ant nest with sand, for a few hours or even a day. During that time, they took control of the foraging arena and the food, before leading an attack on the Argentine ant nest, thus dividing the number of opponents. In some replicates, Argentine ant workers took refuge, for a short time, on top of the nesting box. Behavioral traits and attack strategies thus appeared to differ widely between the two species.

Field study

Linepithema humile nest monitoring

The invaded area was thoroughly examined in autumns 2009 and 2011, yielding a T_0 and a T_{+2} map of the distribution of *L. humile* (**Carte 7 & Carte 8**) At T_0 , the invaded area represented about 57 900 m² (right-striped zone, **Carte 7**). Two years later, the invaded area represented about 53 350 m² (left-striped zone, **Carte 8**). The decrease was principally due to 1.] disappearance of all Argentine ants from the dyke (- 3 230m²) ,2.] disappearance of *L. humile* and presence of *T. nigerrimum* near transects G and H (- 4 230m²) and 3.] appearance of Argentine ant workers, in the north, in the natural area (Transects D, E & F : + 1 703m²). The presence/absence of Argentine ants in the control nests was significantly different between 2010 and 2011 (*Mann-Whitney U* = 4158, p-value = 0.003). Over 2010 and 2011, 70% of the control nests were always occupied [Queen(s), workers and sometimes broods]. 27 % of the control nests were unused or abandoned either in 2010 or in 2011. Only four control nests were not used by *L. humile* two years in succession [Nests 1, 83, 84 85; **Carte 8 & Tableau 19**]. The first nest (n°1, **Carte 7 & Tableau 19**) was found in 2009, in a pot of ice plants (*Carpobrotus sp.*), an invasive species planted by residents; the plants were pulled out during winter 2010 leaving all the pots empty. In 2011, *Pheidole pallidula* nests were found instead of *L. humile*.

Nests :	2009	2010	2011
1	Lh	Ø	Pp
2 to 9	Lh	Lh	Lh
10	Lh	Ø	Lh
11 to 13	Lh	Lh	Lh
14 & 15	Lh	Pl	Lh
16	Lh & Pl	Lh	Lh
17	Lh	Lh	Ø
18	Lh	Lh	Lh
19 to 21	Lh	Ø	Lh
22 to 34	Lh	Lh	Lh
35	Lh	Lh & Pl	Lh
36 to 44	Lh	Lh	Lh
45 to 49	Lh	Ø	Lh
50 to 52	Lh	Lh	Lh
53	Lh	Pl	Lh
54 to 56	Lh	Lh	Lh
57	Lh	Ø	Lh
58	Lh	Lh & Pl	Lh & Pl
59	Lh	Lh	Lh
60	Lh	Ø	Lh
61	Lh	Lh & Pl	Lh & Pl
62	Lh	Ø	Lh
63	Lh	Lh	Ø
64	Lh	Lh	Lh
65	Lh	Lh	Ø
66 to 72	Lh	Lh	Lh
73	Lh	Mb & Lh	Lh
74	Lh	Lh	Ø
75 & 76	Lh	Ø	Lh
77 to 79	Lh	Lh	Lh
80	Lh	Mb & Lh	Lh
81	Lh	Ø	Lh
82	Lh	Lh	Lh
83	Lh	Lh	Ø
84	Lh	Ø	Ø
85	Lh	Ø	Tn
86 & 87	Lh	Pl	Lh
88 to 92	Lh	Lh	Lh
93	Lh	Pl	Lh
94	Lh	Lh	Lh
95	Lh	Pl & Lh	Lh
96	Lh	Lh	Ø
97	Lh	Lh	Lh
98	Lh	Pl & Lh	Lh
99 & 100	Lh	Lh	Lh
Sum of Lh nest :		77%	91%

Tableau 19 : Residency status of the hundred controlnests over 2010 and 2011. Lh = *Linepithema humile*; Mb= *Messor barbarus*; Pl = *Plagiolepis pygmaea*; Pp = *Pheidole pallidula* and Tn = *Tapinoma nigerrimum*. Ø = Nest was empty.

The three other nests unused two years in succession (n°83 to 85) were located northeast of the invasion area and they were the *L. humile* nests closest to the boundary of the *T. nigerrimum* area (less than 50m away). In 2009, nests 84 and 85 were surrounded by *T. nigerrimum* nests (respectively, 17 and 14 m). One of the bridgeheads of the Argentine ant invasion, nest 85, was conquered by *T. nigerrimum* between autumn 2010 and autumn 2011. 9% of the Argentine ant nests unused in 2010 remained unused in 2011. Some *Plagiolepis pygmaea* (LATREILLE, 1798) and *Messor barbarus* (LINNAEUS, 1767) workers were found around Argentine ant nests (respectively 6% and 2%, *Tableau 20*). There were no signs of aggression between *L. humile* and *P. pygmaea* workers, but aggression was observed when *M. barbarus* workers were near *L. humile* nests. Usually, a number of *L. humile* simultaneously attacked single *M. barbarus*, dismembered and/or beheaded them.

Rate of spread and abundance of Argentine ants

The expansion of *L. humile* was monitored between 2009 and 2011 in different zones via eight transects (A to H) perpendicular to the Argentine ant invasion front. Transects were placed in late spring (S) and early autumn (A). Argentine ant

invasion fronts were identified for each time and location.

Rate of spread and abundance depending on ecosystems:

Inter-transect differences in rate of invasion by *L. humile* did not follow a normal distribution, so a *Kruskall-Wallis test* was used. As *Kruskall-Wallis test* revealed significant differences among the transects over the three years (*Kruskall-Wallis* H = 39.826; $p < 0.0001$), a *Mann-Whitney test* was used. Results of all *Mann-Whitney test* combinations are shown in *Tableau 20*. Coastal natural transects (B & C) did not show significant differences; in these transects, the Argentine ant invasion stagnated (0m/2years) (*Figure 27*). In the natural area bordering the village (Transects D, E, & F), Argentine ants showed a similar rate of invasion, advancing only $11,6\text{m} \pm 2,2\text{m}$ over two years, less than 6 meters / year. However, Argentine ants retreated, both in the urban area (Transects G & H: -13 m/year) and on the dyke (Transect A: -148 m /year) (*Figure 27*). The abundance of *L. humile* over the three years differed significantly between transect A and D, E or F [respectively *Tukey Test*: ($q = 5.920$, $p < 0.005$); ($q = 4.899$, $p < 0.005$) and ($q = 5.336$, $p < 0.005$)]; in the same way, transect H differed significantly in abundance from D, E or F [respectively *Tukey Test*: ($q = 5.876$, $p < 0.005$); ($q = 4.855$, $p < 0.005$) and ($q =$

5.293, $p < 0.005$]. Transect D was also significantly different from transect G [Tukey Test: ($q = 4.768$, $p < 0.005$)]. Transects D, E and F representing the natural area did not significantly differ in their abundance of *L. humile* over the three years.

Rate of spread and abundance over the years:

Differences in the rate of invasion of *L. humile* between transect of $T_{\text{autumn2009}}$, $T_{\text{autumn2010}}$ and $T_{\text{autumn2012}}$, were not significant, (ANOVA, H: 2.200, $p = 0.330$). Analysis of the variance in abundance of *L. humile* between $T_{\text{autumn 2009}}$, $T_{\text{autumn2010}}$ and $T_{\text{autumn2012}}$ showed it not to be significant (Bartlett test, $T = 5.991$, $p = 0.126$). Over the two years, the rates of invasion and the abundance over all transects were stable.

Discussion

Our laboratory and field studies reinforce the hypothesis that *T. nigerrimum* may influence the distribution of Argentine ants, since this ecologically dominant native species proved able to withstand and even to displace *L. humile*.

Colony size strongly influenced the outcomes of interspecific conflict. In fighting assays, we found that *T. nigerrimum* was more likely to deploy aggressive behavior when outnumbered by Argentine ants. Until they were outnumbered by more than 80 to

60, *T. nigerrimum* workers were very successful in their confrontations (*Figure 26*). Argentine ants have been shown to be more aggressive when among large numbers of their own species than in one-on-one encounters (Carpintero & Reyes-Lopez, 2008; Human & Gordon, 1999). Large population size may partially explain the success of *L. humile* as an invader (Holway *et al.*, 1998), as well as their effective fighting strategies (Holway & Suarez, 1999). Cooperative fighting was also recorded by BLIGHT *et al.* (2010a) in their intruder introduction assay, where on average the authors found that 2.2 *L. humile* workers attacked one *T. nigerrimum*. In our fighting assays, single *T. nigerrimum* workers never received help from co-workers during a fight. Aggressive response may also depend on residency status, as well as on number of competitors (Sakata & Katayama, 2001). In the territorial and resource competitions where resident status was involved, we found that *T. nigerrimum* was more likely to behave aggressively to *L. humile* when defending its own territories. This behavior of increased aggression in the presence of large numbers of conspecifics combined with resident status (ownership) has also been observed in other species (Carpintero & Reyes-Lopez, 2008). Despite being outnumbered, at the end of the fighting assay, *T. nigerrimum* was always victorious, only the percentage of dead ants being significantly different.

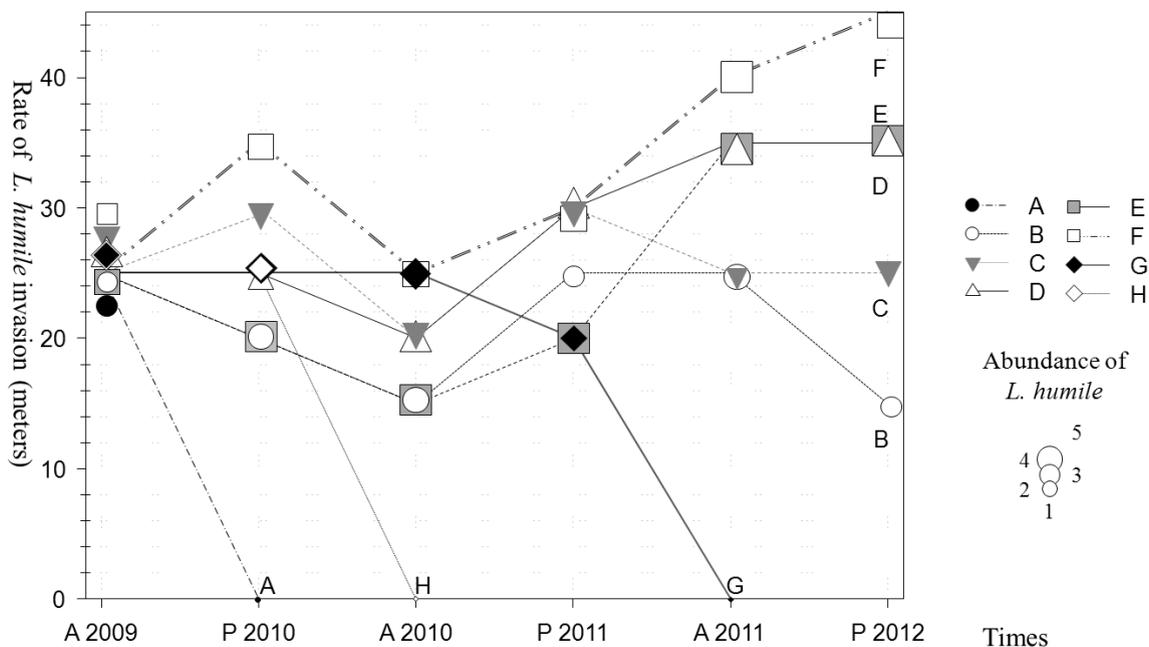


Figure 27: Rate of *L. humile* presence on the eight transects in autumn 2009, spring and autumn of both 2010 and 2011, and spring 2011. Symbols represent transects [A: black circles; B: white circles; C: black triangles; D: white triangles; E: grey trapezoid; F: black square; G: black lozenge and H: white lozenge.]. Sizes of symbols represent the maximum abundance of *L. humile* workers for each transect as follows: “0” no ant, “1” one to five ants, “2” six to 25 ants, “3” 26 to 100, “4” more than one hundred ants.

	Mann-Whitney U test						
B	P=0.005						
C	P=0.005	NS					
D	P=0.03	P=0.0004	P=0.004				
E	P=0.03	P=0.007	P=0.006	NS			
F	P=0.003	P=0.004	P=0.004	NS		NS	
G	NS	NS	NS	P=0.004	P=0.004	P=0.004	
H	NS	P=0.007	P=0.005	P=0.003	P=0.003	P=0.003	NS
	A	B	C	D	E	F	G

Tableau 20: P- value of Mann-Whitney test of the difference in rate of invasion of *L. humile* between all transects.

The increased aggression by *T. nigerrimum* may have been in response to the behavior of *L. humile*, more aggressive when defending their resources and territories. Throughout the confrontations, *T. nigerrimum* workers never lost control of the food resource, unlike *L. humile*. Furthermore, *T. nigerrimum* violently removed *L. humile* from their nest, whereas the reverse was never observed. Our results thus confirm the dominance of *T. nigerrimum* in all aspects of the competition with the Argentine ant for food and space (Blight *et al.*, 2010a), even when *T. nigerrimum* are intruders or at a numerical disadvantage.

Our field studies examining the invasion success of the Argentine ant on an island off southern France used eight transects monitored over a 2.5-year period. The most unexpected result was the mean rate of invasion, which was very low. Over two years, in the natural coastal area (transects B & C), Argentine ants stagnated (0m/2years). Argentine ants retreated both in the urban area and on the dyke (between -13 and -148 m /year). Moreover, in the natural area bordering the village, Argentine ants advanced less than 6 meters per year. This observed mean rate of spread is three to twenty-five times lower than that observed by HOLWAY in California [50-150 m/year (Holway, 1995), 16 m/years (1998b)] or by CASELLAS-FEBRELLAS in Spain [19 m/years (2004)].

Frioul village was built *ex nihilo* partly on piles on the sea and partly on limestone slab. Soil is only a few centimeters deep in the village and nonexistent on the dyke. Argentine ant nests are shallowly located in the soil during summer, increasing their vulnerability to desiccation and heat stress (W & Barber, 1913). The disappearance from transect A of Argentine ants could be due to both the disturbance caused by the uprooting of the plants and the lack of soil (apart from the pots), added to the disturbance of winter floods, thus preventing invasion of the second island. Transects B and C were very dry and poor in vegetation. All these characteristics may explain why Argentine ants were able to spread only north, where their nests were near a zone irrigated daily. These findings combine to suggest that abiotic factors limit the establishment and the spread of *L. humile* on this island. Another unexpected result of this study was the decline of invasion on transects G and H although these transects were on moist soil near the village with daily irrigation. For these transects, the favorable abiotic factors do not seem to lead to the spread of *L. humile*. A possible explanation is that the native ant community slow down and even drive back the invasion. Near transects G and H, the native ant community was composed of a few nests of *Solenopsis sp.*, *Plagiolepis pygmaea*, *Pheidole pallidula* and a large population of *T. nigerrimum*. Because *L. humile* and *T. nigerrimum* are

both active from March to November, temporal partitioning cannot be one of the explanations for the persistence of *T. nigerrimum* near the areas invaded by *L. humile*. During the experimental period, *T. nigerrimum* seems to have slowly spread toward the *L. humile* area. Usually, the competitive asymmetry between Argentine ants and native ants is so strong (Holway, 1998b; Human & Gordon, 1996) that the rate of invasion is mainly determined by abiotic factors. But here, *T. nigerrimum* seems to compete for food resources and space, as previously demonstrated in laboratory experiments [(Blight *et al.*, 2010a) and above]. An additional explanation for the success of the native ant in fights could be its high resistance to the venom of *L. humile*. For the time being, all these factors impede the Argentine ant from spreading throughout the northeast of Ratonneau.

In a context of numerical advantage for *T. nigerrimum*, these results indicate that this native ant species is able to offer resistance to invasion. *T. nigerrimum* probably affects the Argentine ants' success at the earliest stage of the invasion and during harvesting. Thus, *T. nigerrimum* may be able to limit the success of an introduction of Argentine ant propagules, before the establishment of huge colonies.

Various attempts at chemical management (Alder & Silverman, 2004; Blachly & Forschler, 1996; Costa & Rust, 1999; Knight & Rust, 1990; Rust *et al.*, 1996)

or biological control (Orr & Seike, 1998; Orr *et al.*, 2001) of the Argentine ant have already been made. On the chemical front, for example, Harris *et al.* showed a major reduction in Argentine ant activity after treatment with filpronil bait (Harris *et al.*, 2002), Argentine ant numbers remaining low even after nine months. However, total eradication of an infestation of Argentine ants in the past has only been achieved with persistent contact insecticides (Davis & Van Schagen, 1993). This type of product has since been removed from the market due to the environmental consequences of its persistence (Harris, 2002). Biologically speaking, the idea of eradicating introduced species without non-target damage, however unlikely with invertebrates, is seductive; and many notable eradication successes have been achieved on small islands (Simberloff, 2009). One of the main requirements for successful eradication is to detect an invasion early (Simberloff, 2009). Furthermore, the target species must be well known. Both these requirements are met on Ratonneau. Moreover, we found the invasion to be virtually limited to a highly disturbed urban area, thus without ecological consequences. Even if eradication is, for the moment, utopic, an attempt should be possible. Many introduced species have been controlled for long periods at low densities, provided there are sufficient resources and the cooperation of all partners (Simberloff, 2009). Ratonneau Island appears to have a built-in advantage

with the presence of a competitive native
ant.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are very grateful to all the members of the Ceep Frioul for their help and friendship. This project was supported by the Provence-Alpes-Côte d'Azur Region. Our thanks to MARJORIE SWEETKO for improving the English of the manuscript.

V. Conclusion générale

Discussion générale et perspectives

Depuis plus d'un siècle, suite à des introductions accidentelles (Chopard, 1921), *Linepithema humile* est présente le long du littoral méditerranéen français. Cette espèce fait partie des espèces invasives les plus néfastes au monde (Lowe *et al.*, 2007). Elle présente une expansion rapide de son aire de distribution tout en formant des colonies très peuplées, multipliant ainsi les impacts sur les écosystèmes naturels. Mieux connaître sa dynamique d'invasion, ses interactions avec *Tapinoma sp.* en laboratoire mais aussi *in natura* constituaient les objectifs de cette thèse ; ce faisant, les résultats obtenus ont soulevé de nouvelles questions dont nous allons discuter.

Discrimination du genre Tapinoma.

Notre étude sur le genre *Tapinoma* dans le bassin méditerranéen nous a permis de discriminer cinq espèces. Ces espèces, bien que facilement différenciables grâce aux génitalia des mâles ne le sont pas à partir des ouvrières ou des reines (Seifert, 2012). De plus, les mâles n'étant présents dans la colonie que très peu de temps, il était important de trouver un moyen de les discriminer à partir des ouvrières seules. Notre étude basée sur la morphologie et les analyses des hydrocarbures cuticulaires a permis de différencier et d'identifier : *T. erraticum*, *T. israele*, *T. madeirense*, *T. nigerrimum* et *T. simrothi*. L'utilisation de leurs signatures comme outil de discrimination s'est avérée être très fiable. Cette méthode chimique a l'avantage d'être rapide, peu coûteuse et facile à mettre en place.

Les signatures chimiques interspécifiques des *Tapinoma spp.* se sont révélées extrêmement diverses. Les cinq espèces présentent de nombreux produits appartenant à différentes classes d'hydrocarbures. Parmi ceux-ci, seuls trois hydrocarbures se retrouvent dans les signatures chimiques des cinq espèces de *Tapinoma*. Ces trois composés [C27, C29 & 13 Me C31] font partie de ces hydrocarbures cuticulaires que l'on retrouve sur la cuticule de nombreux insectes et ne semblent pas avoir un rôle dans la reconnaissance (Martin & Drijfhout, 2009). L'utilisation d'un chromatogramme en phase gazeuse permet d'obtenir un profil type pour chaque espèce. Ces espèces présentent donc un profil chimique caractéristique qui est facilement distinguable.

Notre étude nous a permis de mettre en évidence la complexité des mécanismes impliqués dans la reconnaissance chez les fourmis. En effet, les signatures chimiques intra-spécifiques du genre *Tapinoma* ne semblent pas être influencées par les conditions abiotiques car aucune différence qualitative entre les profils chimiques des ouvrières de *T. nigerrimum*

provenant de France, d'Espagne, du Maroc ou d'Algérie n'a été trouvée. Il en est de même pour le profil des ouvrières de *T. israele* venant d'Algérie ou d'Israël. Or, les hydrocarbures impliqués dans la lutte contre la dessiccation possèdent une haute température de fusion et donc, sont souvent moins volatiles que les hydrocarbures impliqués dans la communication. Si, sur la cuticule, les hydrocarbures importants pour la reconnaissance coloniale et ceux indispensables pour la lutte contre la dessiccation coexistent dans un certain équilibre, ne devrions-nous pas observer une variation de la partie impliquée dans la lutte contre la dessiccation en présence d'un gradient de température et de sécheresse ? Pourquoi observe-t-on une stabilité des hydrocarbures cuticulaires de l'ensemble du profil d'une même espèce ? Les ouvrières *T. israele* d'Algérie sont-elles la preuve d'une arrivée récente de propagules en provenance d'Israël ? Des études comportementales couplées à des analyses chimiques et génétiques devraient permettre de répondre à cette interrogation.

Distribution du genre Tapinoma.

La présence en Algérie de *T. israele* a permis d'apporter un éclairage nouveau sur l'aire de répartition de cette espèce. En effet, elle n'avait jamais été observée ni dans ce pays, ni dans l'ensemble du Maghreb. Cette espèce, très peu étudiée, n'était jusqu'alors observée qu'au Proche-Orient [Israël (Forel, 1904; Martinez, 2008), au Liban (Beyrouth (Santschi, 1934) – à Byblos(Santschi, 1934)), en Palestine (Emery, 1925) & en Syrie (Emery, 1925)] et sur les îles de Chypre (Santschi, 1934) et de Crète (Emery, 1925).

Contrairement à ce qui est mentionné dans la bibliographie, nous n'avons pas trouvé de *T. simrothi* ni en Provence [Salin de Giraud, Fréjus, Camargue (Bernard, 1976)], ni en Corse (Bernard, 1960, 1976; Casevitz-Weulersse, 1990b; Casevitz-Weulersse & Galkowski, 2009; Casevitz.J, 1974; Emery, 1925). Deux hypothèses peuvent expliquer cette absence. Soit celle-ci est due à un échantillonnage trop faible lors de notre étude, soit à des erreurs de détermination par les auteurs précités. Cependant, 31 sites ont été échantillonnés en France, dont 23 situés dans une zone signalée historiquement comme présentant des *T. simrothi*. Aucune ouvrière issue de ces sites n'a présenté le profil chimique caractéristique des *T. simrothi* observées en Espagne. L'importance des différences entre la signature chimique des *T. simrothi* et celles des autres espèces de *Tapinoma* ne laisse aucun doute quant à la validité de nos déterminations. Nos résultats nous poussent à conclure que soit le hasard a fait que nous n'en avons pas trouvé lors de nos échantillonnages, soit il n'y a jamais eu de *T. simrothi* dans le sud de la France. Une dernière hypothèse serait qu'elle ait disparu des zones que nous avons prospectées.

En France, trois espèces de *Tapinoma* (hors *T. pygimum* & *T. melanocephalum*) ont été trouvées : *T. erraticum*, *T. nigerrimum* et *T. madeirense*. *T. erraticum* se rencontre un peu partout en Europe et forme des nids de petites tailles, comme *T. madeirense*. Cette dernière est « native » de l'île de Madère et semble avoir une répartition assez sporadique en France. Elle est mentionnée dans la bibliographie, principalement en Corse et dans le Sud de la France [Hérault, Gard, Tarn...], bien qu'elle soit également citée en Vendée. Nous avons trouvé cette espèce à Fréjus, Fos-sur-Mer et Velaux. À notre connaissance, c'est la première citation de cette espèce pour les départements des Bouches-du-Rhône et du Var. L'espèce *T. nigerrimum* semble être l'espèce du genre la plus répandue en Corse et le long du littoral de Provence [Chapitre II ; BERVILLE et al. (Berville et al., 2013)]. Elle serait originaire du Maroc (Bernard, 1968), avec une répartition assez large, comprenant tout le bassin méditerranéen, jusqu'à l'Irak (Weber, 1961).

Le genre *Tapinoma* est assez rare sur les petites îles des Bouches-du-Rhône et du Var. Sur une petite vingtaine d'îles prospectées [(Berville, 2010, 2011a, 2012a, b; Berville et al., 2012a; Berville & Ponel, 2013; Pavon et al., 2012)], on retrouve *T. nigerrimum* et/ou *T. erraticum* seulement sur l'île de Ratonneau (Berville, 2011b) et l'île de Port-Cros (Bernard, 1959a, 1977). Dans l'archipel du Frioul, *T. nigerrimum* est absente des îles d'If, du Tiboulén et de Pomègues (Berville, 2011b). Sur Port-Cros, BERNARD signalait déjà ces deux espèces, en 1958, dans le port et dans la zone habitée de Port-Man. En 2011, *Tapinoma nigerrimum* et *T. erraticum* ont été localisées seulement dans des zones anthropisées du village et de La Palu, laissant supposer une arrivée récente ; hypothèse déjà avancée par BERNARD en 1958 (Bernard, 1959a). Nos recherches n'ont pas permis de retrouver *T. nigerrimum* dans la zone du village (Berville et al., 2012b). Malgré d'intenses recherches, les *Tapinoma* n'ont été trouvées ni sur île de Porquerolles (Berville, 2012c), ni sur les îlots de l'archipel des îles d'Or [Bagaud (Berville & Ponel, 2013), Rascas et la Gabinière]. Il n'est cependant pas rare d'observer l'absence d'un genre entier sur les îles. Sur l'ensemble des îles prospectées nous n'avons jamais trouvé, par exemple, les genres *Cataglyphis* ou *Formica*, qui sont pourtant présents en Provence continentale (Della Santa, 1995). BERNARD a émis l'hypothèse (Bernard, 1959a) que l'arrivée de ces *Dolichoderinae* en Europe est « récente », car « *elles sont absentes, ou en très petit nombre sur les îles des Baléares comme sur les îles d'Hyères* ». Il suppose que la diffusion des *Dolichoderinae* est une « *invasion moderne de ces espèces très prolifiques* » (Bernard, 1959a). Une étude phylogéographique des *T. nigerrimum* du bassin méditerranéen permettrait de déterminer les liens de parenté entre les populations. Dans le cas des espèces invasives, les populations natives présentent, en général, une diversité génétique plus importante que les populations introduites, ce qui permet d'inférer leur origine. L'étude de la variabilité génétique des populations de *Tapinoma* devrait ainsi apporter un nouvel éclairage sur l'origine des populations de Provence.

Distribution des fourmis d'Argentine en Provence continentale et insulaire

La compilation de nos données analytiques avec les inventaires et les données bibliographiques nous donne un bon aperçu de l'histoire de l'invasion en Provence. Ces données semblent confirmer l'hypothèse d'introductions multiples (Blight, 2010). Sur les îles de Provence, les premières citations de la présence de la fourmi d'Argentine remontent seulement à 2005 pour l'île des Embiez (Blanc, 2006), 2006 pour les îles de Porquerolles et de Port-Cros (Orgeas & Ponel, 2009) et 2009 pour l'île de Ratonneau (Berville, 2011b). Les données historiques sur l'île de Port-Cros nous permettent d'avoir une idée de sa date d'arrivée. En effet, entre 1949 et 1973, BERNARD effectue plusieurs séjours sur l'île et note son absence. Or, 33 ans plus tard, elles occupent déjà tout le village.

En ce qui concerne les îles de Ratonneau et de Porquerolles nous n'avons pas de données historiques. Cependant, dans les deux cas, bien que ces îles soient urbanisées depuis longtemps, un grand nombre de bâtiments historiques actuellement à l'abandon n'est pas envahi. On retrouve la fourmi d'Argentine seulement dans le village et non dans l'hôpital, les nombreux forts, les batteries, les stations d'éclairage et les blockhaus allemands. Nous pouvons émettre l'hypothèse que les fourmis d'Argentine n'étaient pas présentes au moment des constructions de ces bâtiments (sémaphore : 1904) et de leurs utilisations [batteries françaises : 1941 – 1942 ; blockhaus 1943-1945](Delauge *et al.*, 2008). L'hypothèse de l'absence de la fourmi d'Argentine lors de la présence allemande sur les îles du Frioul est corroborée par le fait que la fourmi d'Argentine est également absente de l'île de Maire, qui, à quelques encablures du Frioul, abrite d'autres constructions allemandes. L'ancien village et le port de pêche de Pomègues ne sont pas non plus envahis. L'île a été sous protection militaire jusqu'à l'année 1972 puis le terrain a été rattaché à la ville de Marseille et le village a été construit *ex-nihilo*, en 1974 (Delauge *et al.*, 2008). L'importation de matériaux de construction pour le village depuis Marseille a peut-être permis l'arrivée de la fourmi d'Argentine.

Les zones infestées des îles se situent à proximité immédiate des activités humaines (ports, restaurants, vignes, jardins d'ornementation, grands complexes hôteliers ...). L'Homme apparaît donc être le moteur essentiel –voire l'unique moteur- de sa propagation sur les îles et dans de nombreux cas, les fourmis d'Argentine se propagent dans les milieux naturels adjacents. En règle générale, la vitesse de propagation de la fourmi d'Argentine est de 19 à 150m par an (Casellas-Febrellas D, 2004; Holway, 1998b). Cette vitesse peut paraître faible, mais à l'échelle d'une petite île et avec un apport constant de nouvelles propagules, l'invasion devient rapidement totale, comme sur l'île des Embiez (Berville, 2013). L'île de Porquerolles est

actuellement envahie sur une surface avérée de 185 hectares (env. 14% de l'île). L'île n'ayant pas été entièrement prospectée, la surface réellement envahie est sûrement beaucoup plus importante. Si on émet l'hypothèse que les fourmis d'Argentine ont été importées pour la première fois sur Porquerolles en même temps que les importants travaux effectués dans les années 1920-1930, la vitesse de propagation de celle-ci est impressionnante.

Les fourmis d'Argentine envahissent préférentiellement les habitats ouverts comme ceux des plaines de Porquerolles et des Embiez puis elles vont coloniser peu à peu les milieux « moins » favorables. Sur les Embiez, on rencontre une grande variété d'habitats et tous sont envahis par la fourmi d'Argentine (Berville, 2013). L'île de Porquerolles comprend, elle aussi de nombreux milieux ouverts envahis. Certaines des formations arbustives, proches des zones urbanisées ont été colonisées par les fourmis d'Argentine sur plusieurs centaines de mètres, démontrant ainsi qu'elles peuvent aussi s'installer dans les zones fermées, parfois denses. Toutes ces formations végétales représentent une grande partie des formations végétales observées sur les autres îles de Provence. Le fait que les fourmis d'Argentine soient présentes sur les îles des Canaries (Barquín, 1981), l'archipel des Baléares (Gomez Abal & Espadaler Gelabert, 2004; Gomez & Espadaler, 2006) et aussi dans le sud de l'Espagne (Cerdeira *et al.*, 1998) et du Portugal (Way *et al.*, 1997) prouve qu'elles ne seront pas stoppées en France par les hautes températures. L'influence des facteurs abiotiques peut être importante si on considère l'invasion du continent, mais à l'échelle de si petites îles, il ne semble pas que les conditions climatiques et édaphiques rentrent en jeu dans la distribution des fourmis d'Argentine. À l'échelle plus fine d'une île, l'influence des facteurs biotiques devient plus importante.

Toutefois, un grand nombre d'îles et îlots ne sont pas encore touchés par la présence de la fourmi d'Argentine. Soit, parce que ces espaces insulaires n'ont jamais été habités [ex : les îles de Jarre et Jarron, l'îlot du Pendu, les îlots de la Gabinière et du Rascas], soit parce que la présence humaine remonte à longtemps [ex : Ile Planne, île de Bagaud et île de Maire] ou est restée faible [Phares : îlot du Plannier, les tiboulens de Maire et de Ratonneau]. Parfois, les conditions et les restrictions au débarquement semblent être les seules protections des îles. L'île Verte, d'If, du Grand Rousseau et de Riou en sont de bons exemples. Ces îles ont été à un moment donné habitées, mais ne le sont plus actuellement à l'année. Les îles de Riou et du Grand Rousseau sont ouvertes aux débarquements depuis des embarcations personnelles. Cependant, l'absence de quai ou la taille de celui-ci réduit les apports extérieurs en obligeant la majorité des touristes à se baigner avant d'atteindre l'île. L'île Verte et l'île d'If sont deux cas à part. L'absence de la fourmi d'Argentine y reste un mystère, car ces îles sont reliées par des navettes à des villes envahies (La Ciotat, Marseille et le village du Frioul). L'une abrite un musée et l'autre est ouverte à la promenade avec une cafétéria. Elles subissent donc les assauts des touristes une grande partie de l'année sans aucune restriction aux débarquements. En outre, l'île

d'If semble renfermer un autre « mystère » : en effet malgré sa longue histoire, l'ancienne prison, les navettes, l'ancien restaurant et sa proximité avec l'archipel du Frioul et Marseille, elle n'abrite pas non plus de rats.

La présence de *T. nigerrimum* peut-elle limiter ou ralentir l'invasion ?

Nos études, citées plus haut, ont permis de localiser des zones géographiques où les deux genres étaient présents. Sur l'ensemble des îles étudiées, seules les îles de Ratonneau et de Port-Cros hébergent à la fois des fourmis d'Argentine et des *Tapinoma* spp.. Cependant, sur Port-Cros, ces deux genres sont séparés de plusieurs centaines de mètres. Par contre, sur l'île de Ratonneau, nous avons observé un front bien délimité entre *L. humile* et *T. nigerrimum*. Ce front, facile d'accès, nous a permis de mettre en place une étude *in natura*, visant à confirmer et approfondir l'hypothèse avancée par BERNARD, BLIGHT *et al.* et WAY (Blight *et al.*, 2009; Blight *et al.*, 2010a; Way *et al.*, 1997) d'une résistance de *T. nigerrimum* face à l'invasive.

L'étude en laboratoire mise en place par BLIGHT *et al.* (Blight *et al.*, 2010a) a permis de mettre en évidence la capacité des *T. nigerrimum* à entrer en compétition avec la fourmi d'Argentine. Lors de confrontations, à nombre égal de participants, les ouvrières *T. nigerrimum* prennent le dessus. Nous avons voulu savoir ce qu'il se passerait en cas de déséquilibre numérique. En effet, dans la nature, le caractère d'unicolonialité des fourmis d'Argentine laisse à penser qu'elles seront numériquement avantagées. Nos études menées au laboratoire montrent les capacités de *T. nigerrimum* à prendre le dessus sur les fourmis d'Argentine jusqu'à un certain déséquilibre numérique. Ce résultat implique, que les *T. nigerrimum* peuvent contenir l'invasion de petites propagules ou de nouvelles invasions à condition que la différence dans la densité des populations ne soit pas trop grande. Lors de ces premiers essais, les deux espèces étaient installées au même moment dans le dispositif. Dans la nature, lors des confrontations entre ouvrières de *L. humile* et de *T. nigerrimum*, ces dernières seront résidentes face à l'invasion de la fourmi d'Argentine. Seront-elles capables de protéger leurs nids face à l'arrivée des intruses ? Seront-elles capables de déloger les ouvrières *L. humile* ? Nous apportons ici quelques éléments de réponse. Au laboratoire, les ouvrières *T. nigerrimum* sont capables de défendre leurs nids à chaque confrontation. De plus elles expulsent de leur propre nid puis tuent les fourmis d'Argentine. Cependant, en laboratoire, dans les boîtes fermées, les fourmis d'Argentine n'ont pas eu de possibilité de retraite dans une zone sans *T. nigerrimum*. Que se passera-t-il *in natura* ? Les *T. nigerrimum* chercheront-elles à déloger les *L. humile* ou observerons-nous deux communautés séparées par une zone « sans fourmi » ? Quelques essais *in natura* (non publiés) montrent que les ouvrières *T. nigerrimum* combattent et chassent les ouvrières et les reines de

L. humile de leurs territoires, mais ne les poursuivent pas toujours en cas de fuite de *L. humile*. Les *T. nigerrimum* excluent donc les intruses mais ne les combattent pas forcément à mort. Ces essais confortent l'observation de BLIGHT et *al.* (Blight *et al.*, 2009) en Corse où les deux espèces s'excluent totalement sur le terrain. Dans les zones contrôlées par les *T. nigerrimum*, il semblerait que ces dernières diminuent le succès d'invasion de *L. humile* en les expulsant de leurs territoires sans pour autant tuer toutes les propagules.

La phase d'établissement d'une espèce invasive est l'une des étapes les plus critiques. Sur l'Archipel du Frioul, on peut poser comme hypothèse que les fourmis d'Argentine ont d'abord trouvé refuge dans les habitations et jardins privés. Les *T. nigerrimum* n'ayant pas pour habitude de rentrer dans les habitations, les fourmis d'Argentine ont pu s'installer et y prospérer. *T. nigerrimum* se retrouve également dans les milieux ouverts, mais jamais dans les milieux fermés. Sur l'île de Ratonneau, on l'observe en nids épars dans les milieux naturels ainsi qu'en un ensemble de colonies interconnectées d'une forte densité près de la zone de front. Cette forte densité pose parfois des problèmes de « promiscuité » avec les humains, car les *T. nigerrimum* ont comme caractéristique de défendre vigoureusement leurs nids. Chaque contact entre le dôme d'un nid et un intrus engendre une attaque massive des ouvrières (plusieurs centaines en quelques secondes), qui mordent tout assaillant.

Sur le Frioul, le point d'infestation le plus important en fourmis d'Argentine se situe au niveau de la caserne des pompiers ; lieu idéal pour ces fourmis qui aime l'humidité, assez rare dans le reste de l'île. En 2009, lors de notre état zéro de la myrmécofaune de l'île, les fourmis d'Argentine étaient présentes seulement dans le village. La zone d'invasion était bordée par la mer méditerranée, le milieu naturel à dominance de *Messor* spp. et le milieu semi-naturel à dominance de *T. nigerrimum*. Ce terrain était propice à une étude de la dynamique d'invasion de la fourmi d'Argentine. Ce suivi de l'invasion de *L. humile* sur le Frioul a permis de mettre en évidence, d'une part une progression faible et d'autre part un recul. En effet, nous avons observé une avancée annuelle d'environ 3 m/an dans la zone à dominance des *Messors* spp. et un retrait de quelques mètres dans la zone à *T. nigerrimum*. Cette vitesse d'invasion est bien lente par rapport aux vitesses d'invasion publiées lors de différentes études effectuées dans le monde et qui se situent entre 19 et 150 m/ an (Casellas-Febrellas D, 2004; Holway, 1995, 1998b). Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce résultat. En ce qui concerne l'invasion de la zone naturelle à *Messor* spp., l'hypothèse de l'existence d'une résistance abiotique paraît la plus probable. En effet, le plateau derrière le village est particulièrement aride. Les fourmis d'Argentine semblent avoir du mal à pénétrer cette zone naturelle à dominance de *Messor barbarus*, qui pourtant n'affichent qu'une très faible résistance, mais qui sont mieux adaptées à la sécheresse. À l'opposé, le plateau de la zone à *T. nigerrimum* est propice à l'invasion des fourmis d'Argentine. En effet, sur ce terrain se trouvent des sources de nourriture [conteneurs à

ordures, mûriers], de nombreuses habitations, des jardins arrosés ainsi que des sanitaires et des douches. Cette zone semi-naturelle reçoit donc régulièrement des apports en eau. À l'échelle locale sur le Frioul, dans les conditions actuelles, il semble que *T. nigerrimum* soit capable de faire barrière à la propagation de *L. humile*, les empêchant de progresser. Nous avons constaté la présence d'une zone sans aucun nid de fourmis entre la zone contrôlée par les *L. humile* et celle des *T. nigerrimum*. Cette zone mesure entre 8 et 15 mètres. Au sein de la zone à *T. nigerrimum*, on note la présence d'autres fourmis [*Crematogaster scutellaris*, *Hypoponera eduardi*, *Messor barbarus*, *M. bouvieri*, *Pheidole pallidula*, *Plagiolepis pygmaea* et *Tetramorium gr. caespitum*], alors que seules des ouvrières de *Plagiolepis pygmaea* sont présentes dans la zone à *L. humile*. Un état des lieux, dans quelques années, pourrait nous apporter de plus amples informations sur l'ampleur de la résistance des *Tapinoma*. D'autant plus qu'en Automne – Hiver 2012, d'importants travaux de terrassement ont eu lieu dans cette zone sans fourmi. Une nouvelle gare maritime a été construite nécessitant une zone de stockage de matériaux de construction. La zone d'étude entière a été remodelée. Il ne reste plus qu'à espérer qu'aucun matériel contaminé n'ait été transporté dans d'autres parties de l'île. Le transport involontaire par l'homme reste le moyen de propagation des invasions biologiques le plus rapide.

Organisation sociale des fourmis d'Argentine

L'étude de l'organisation sociale des fourmis d'Argentine le long du littoral méditerranéen français nous a permis d'identifier une zone de front. Cette zone s'avère être pacifique entre deux supercolonies dont les ouvrières sont mutuellement agressives. La zone pacifique est formée des colonies de la presqu'île de Giens et de celles de l'île de Porquerolles [(Berville, 2009), Chapitre III]. La presqu'île de Giens est le port d'attache de l'île de Porquerolles située à quelques kilomètres du large. Des échanges entre les colonies doivent exister par l'intermédiaire des nombreux transports de marchandises et de touristes. Ces colonies pacifiques se trouvent à la jonction géographique de la supercolonie principale décrite par GIRAUD *et al.* (Giraud *et al.*, 2002) entre Marseille et Toulon et de la supercolonie Corse décrite par BLIGHT *et al.* (Blight *et al.*, 2010b) entre Fréjus et Cannes (*Carte 5*). Nos études sur la structure sociale des fourmis d'Argentine [(Blight *et al.*, 2012), chapitre III] ont mis en évidence la complexité des mécanismes impliqués dans les systèmes de reconnaissance entre individus, tout en soulignant l'importance de l'utilisation combinée des études comportementales, chimiques et génétiques.

Actuellement dans le monde, toutes les ouvrières issues d'une même supercolonie de fourmis d'Argentine sont génétiquement et chimiquement similaires et comportementalement non agressives entre-elles. De plus, toutes les supercolonies mondiales se différencient génétiquement les unes des autres. Or, les résultats des analyses génétiques sur les deux supercolonies et sur les individus de Giens et de Porquerolles ne permettent pas de confirmer le patron d'organisation de ces populations. Et cela, malgré le fait que les supercolonies principale et Corse soient chimiquement dissemblables et comportementalement agressives. Ces deux supercolonies et les populations de Giens et de Porquerolles ne formeraient, si l'on se réfère uniquement à l'étude génétique, qu'une seule « supracolonie » avec les supercolonies de Californie, d'Hawaï et du Japon [(Blight *et al.*, 2012), *chapitre III*].

Les études comportementales sont indispensables dans les analyses sur la structure coloniale des fourmis d'Argentine. Leurs comportements sont le reflet de l'expression des variations génétiques par l'intermédiaire des signaux de reconnaissance. Seuls leurs comportements, suite à la reconnaissance de l'autre, peuvent déterminer si deux colonies appartiennent ou non à une même supercolonie. En France, on observe donc bien deux supercolonies. Mais comment classer un groupe d'individus qui n'est pas agressif envers deux supercolonies différentes ? Les ouvrières de Giens et de Porquerolles n'étant pas agressives vis-à-vis des deux autres supercolonies, des transferts libres d'individus sont possibles. Les individus de la colonie « Giens-Porquerolles » peuvent être le résultat d'une fusion entre les deux supercolonies. Cette population pourrait être la première observation d'une fusion de supercolonies dans la nature. VASQUEZ & SILVERMAN (Vasquez & Silverman, 2008) ont démontré que de telles fusions étaient possibles entre deux supercolonies proches génétiquement et chimiquement. Cependant, l'absence d'agressivité entre ouvrières ne suffit pas pour conclure à une fusion. Des confrontations en laboratoire, entre deux fragments des supercolonies contenant des reines seront nécessaires pour valider cette hypothèse.

Avec une aide chimique, peut-on éradiquer les fourmis d'Argentine d'une petite zone en situation insulaire ?

L'analyse des caractères assurant le succès d'une espèce envahissante est un domaine particulièrement prometteur et fécond. D'une part, il y a la complexité des mécanismes en jeu dans les phénomènes d'invasions qui pose aux chercheurs des défis passionnants. D'autre part, il y a la demande sociale. Le contrôle des espèces invasives est le point qui intéresse les populations, les partenaires financiers et les pouvoirs publics concernés. Actuellement le contrôle des espèces de fourmis invasives et plus particulièrement celui de la fourmi d'Argentine

est presque exclusivement chimique. Plusieurs méthodes sont utilisées. Malgré son efficacité variable et de nombreux désavantages, le contrôle par l'utilisation de produits toxiques semble inévitable dans la lutte contre *L. humile*. Cependant, les recherches de BLIGHT et *al.* (71) ainsi que nos études sur les capacités des *T. nigerrimum* (**Chapitre 4**) à résister aux fourmis d'Argentine pourraient être valorisées par la mise au point de protocoles de lutte. En annexe de cette thèse nous nous sommes attachés à explorer divers moyens de lutte contre la fourmi d'Argentine par l'utilisation de phéromones, d'appât toxique et/ou par le déplacement de nids de *T. nigerrimum*. Peut-on influencer le comportement de fourragement par l'utilisation de phéromone d'alarme des *T. nigerrimum* sur les pistes de fourmis d'Argentine ? Quels sont les effets de l'insecticide MaxForce Quantum sur le fourragement des fourmis d'Argentine ? Peut-on réduire *in natura* le nombre de nids ?

Ces nouvelles pistes ont été explorées pour servir de tremplin à de nouvelles recherches.

VI. Annexes :

Premiers éléments de recherche et perspectives de contrôle de *L. humile* :

- Annexe I : Effets de la phéromone d'alarme de *T. nigerrimum* sur le fourragement des fourmis d'Argentine.
- Annexe II : Article E, Mise en place de protocoles de contrôle de la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) sur les îles de Port-Cros et Porquerolles.
- Annexe III : Mise en place de protocoles de lutte contre la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) après inventaires myrmécologiques des îles de Porquerolles et Port-Cros (Var, France).
- Annexe IV : Etude de la capacité « d'installation » et de « survie » des *Tapinoma nigerrimum* après contrôle de la densité de fourmi d'Argentine par application continu d'appât toxique.

QUELLES SONT LES STRATEGIES DE LUTTE CONTRE LA FOURMI D'ARGENTINE ?

Différentes stratégies pour le contrôle des fourmis d'Argentine (Rust *et al.*, 2003; Soeprono & Rust, 2004; Vega & Rust, 2001) et leurs limites (Silverman & Brightwell, 2008).

Les approches chimiques actuelles concernent les barrières d'insecticides en poudre (Silverman & Brightwell, 2008), l'installation de bandage sur les arbres et les vignes avec des produits collants ou répulsifs (Shorey *et al.*, 1992; Shorey *et al.*, 1996), des appâts toxiques sous formes diverses [gel (Blight *et al.*, 2011), granule (Baker *et al.*, 1985), liquide (Klotz *et al.*, 1998)...](Baker *et al.*, 1985; Silverman & Brightwell, 2008) ou une restriction d'accès aux nids (Meissner & Silverman, 2003; Silverman *et al.*, 2006) par l'application de phéromone.

Les appâts et les barrières permettent une diminution des effectifs jusqu'à 9 semaines après la fin du traitement (Klotz *et al.*, 2003), souvent par l'application d'une quantité de produit dépassant la dose maximale préconisée (Klotz *et al.*, 2002; Klotz *et al.*, 2007; Moreno *et al.*, 1987; Rust *et al.*, 1996; Rust *et al.*, 2003; Vega & Rust, 2003). Le succès des appâts dépend de l'appétence de celui-ci et de l'abondance, la qualité et l'appétence des ressources naturelles présentes sur le site, en particulier des pucerons et cochenilles (Silverman & Brightwell, 2008). Les barrières d'insecticides sont limitées dans le temps par les intempéries, l'irrigation, la température et la nature du sol (Rust *et al.*, 1996). De plus elles impliquent la présence de résidus en contact avec le sol (Silverman & Brightwell, 2008).

Ces traitements partiels de la colonie sont toujours suivis d'une recolonisation plus ou moins rapide (Silverman & Brightwell, 2008). La combinaison de la très grande taille d'une colonie, de la polygynie et de l'aptitude des fourmis d'Argentine à changer le nid de place régulièrement fait qu'il est très difficile d'atteindre tous les membres d'une même colonie par l'utilisation des traitements chimiques (Silverman & Brightwell, 2008). Le succès d'un contrôle d'une colonie de fourmi d'Argentine est donc problématique car elle s'étend, en général, sur de grandes surfaces (souvent trop grandes pour être traitées) et donc souvent sur plusieurs propriétés (Silverman & Brightwell, 2008). Un traitement efficace exige l'intégration dans le protocole de lutte de contrôler à la fois l'habitat et les sources de nourriture (Silverman & Brightwell, 2008).

Dès 1918, HORTON (HORTON, 1918) propose une **lutte passive** par la restriction d'accès aux cultures (Horton, 1918). Ainsi, il préconise la construction d'un fossé rempli d'eau sur le pourtour des champs avec pour seul accès des ponts-levis. En cas de présence de la fourmi d'Argentine dans les parcelles, les protocoles de luttés chimiques s'avèrent plus efficaces car les apports extérieurs ne sont pas continus. Cela nécessite cependant l'utilisation d'une des méthodes chimiques (ci-dessus).

La limitation en apport en eau (Menke & Holway, 2006) des cultures est une approche simple et écologique. Cependant, elle n'est utilisable que pour les cultures ne nécessitant pas d'irrigation régulière et implique la présence dans celles-ci d'un nombre minimal d'individus.

Lutte par contrôle biologique. Dans les régions où elles sont natives, il semble que les fourmis d'Argentine abandonnent les ressources alimentaires et retournent au nid en présence d'une mouche parasitoïde : *Pseudacteon sp* (Orr & Seike, 1998). Cependant, dans les zones envahies de l'Amérique du Nord, ces parasitoïdes se sont montrés incapables de localiser les fourmis d'Argentine (Orr *et al.*, 2001). Ces parasitoïdes ne sont donc pas utilisables pour un contrôle biologique des fourmis d'Argentine en Amérique du Nord.

Avant-Propos :

Dans le monde entier, durant tout le XX^e et le début du XXI^e siècle, des études visant à apporter des solutions aux problèmes de l'invasion des fourmis ont été mises en place. Ces études sont en constante augmentation et portent sur l'emploi des traditionnels pesticides jusqu'au nouveau moyen de lutte tel que le contrôle par des parasitoïdes (Silverman & Brightwell, 2008) [voir encadré «*Quelles sont les stratégies de lutte contre la fourmi d'Argentine ?* »].

S'il semble trop tard pour envisager l'éradication des fourmis d'Argentine installées depuis des décennies dans diverses parties du monde, il faut envisager de surveiller, contrôler et éradiquer toutes nouvelles implantations, car les impacts écologiques et les importants coûts économiques générés par celles-ci justifient la mise en place de protocoles de lutte. À une échelle locale (30ha) l'éradication d'espèces comme *P. megacephala* et *S. geminata* dans le nord de l'Australie illustre ces efforts d'éradications (Silverman & Brightwell, 2008) de fourmis invasives. Dans les Galápagos, sur l'île de Marchena, *W. auropunctata* semble avoir été éradiquée avec succès de 22ha (Causton *et al.*, 2005). Sur une petite superficie, si les limites de l'invasion sont connues, il est alors possible d'éradiquer les fourmis d'Argentine (Silverman & Brightwell, 2008). En Nouvelle-Zélande, elles ont été éradiquées avec succès sur de petites zones (9,3 et 0,5 ha) urbaines et naturelles (Harris, 2002). C'est pourquoi nos efforts se sont concentrés dans les zones où l'infestation est encore faible, les ports et les îles (Silverman & Brightwell, 2008) .

Les problèmes liés à l'apparition croissante de résistances multiples aux insecticides chez les insectes invasifs/ravageurs ainsi que les nouvelles normes européennes entraînent la synthèse de nouvelles molécules insecticides. C'est dans ce cadre que l'imidaclopride a été développée. L'imidaclopride, ou 1-[(6-chlore-3-pyridinyl) methyl]-4,5-dihydro-N-nitro, 1H-Imidazol-2-amine est commercialisé en France depuis 1994 et est largement répandu dans le monde entier. Sa formule développée est présentée *figure 28*. Cette molécule entre dans la formulation de différents insecticides comme le Gaucho®, le Confidor®, l'Admir®, le Provado®, le Merit® ou le Maxforce® Quantum. L'imidaclopride agit sur certains récepteurs nicotiques de l'acétylcholine du système nerveux central des insectes. Il provoque une tétanie musculaire, une incoordination motrice, puis la paralysie amenant à la mort de l'insecte (Buckingham *et al.*, 1997). Il est vendu comme spécifique des insectes nuisibles [pucerons, sauterelles, termites, fourmis, blattes etc. (Moriya *et al.*, 1992)]. Cependant les recherches en neurobiologie ont montré que tous les insectes possèdent des récepteurs nicotiques, génétiquement très proches d'une espèce à l'autre (Jones & Sattelle, 2010). Ces insecticides ne sont donc pas spécifiques. Malheureusement l'utilisation intensive et sans trop de précaution de cette molécule depuis les années 1990 montre maintenant des effets toxiques ; comme sur

les abeilles chez qui ces insecticides agissent à très faible dose et produisent des effets sublétaux (désorientation des abeilles, etc. ...) plus marqués que ceux de l'ancienne génération d'insecticides (Djouber-Toudert, 2011). Ainsi l'Autorité européenne de sécurité des aliments (EFSA) vient de réévaluer la toxicité de trois molécules insecticides dont l'imidaclopride et conclut en janvier 2013 à un risque aigu pour les abeilles.

Le conditionnement et la formulation de ces insecticides peuvent apporter un peu de spécificité à ces molécules : elles sont ainsi vendues sous forme d'enrobage pour les semences, de pulvérisation, de granulés, de concentré soluble et de gel avec attractant sucré. Mais ces conditionnements et formulations spéciaux ne seront efficaces qu'accompagnés de précautions drastiques *d'utilisation mises* au point par une bonne *connaissance* de l'écologie et l'éthologie des insectes cibles [voir encadré « *Quelles sont les stratégies de lutte contre la fourmi d'Argentine ?* »].

Aux cours de nos expériences sur le terrain, nous nous sommes aperçus que nous ne pourrions proposer un protocole de lutte écologique de zones envahies sans auparavant faire diminuer la densité de la population de fourmis d'Argentine. Nous avons alors choisi d'utiliser le « Maxforce® Quantum » à 0,03% imidaclopride, produit par la firme allemande Bayer® qui se présente sous forme de gel incolore et inodore. Pour minimiser l'impact de cet insecticide, lorsque nous avons dû l'utiliser, nous avons mis au point un piège contenant l'appât toxique, très spécifique aux individus de moins de 2mm (*voir article E, en page 196*).

Dans nos recherches nous nous sommes attachés à étudier divers moyens de lutte contre la fourmi d'Argentine par l'utilisation de phéromones, d'appâts toxiques et/ou par le déplacement de nids de *Tapinoma nigerrimum*. Dans un premier temps nous avons testé l'utilisation de phéromone afin de brouiller les signaux des *L. humile* et ainsi interrompre le fourragement des ouvrières. Diminuer la population de la fourmi d'Argentine et en contrôler l'expansion ont constitué les objectifs à atteindre. Dans un deuxième temps, nous avons étudié, l'impact de l'application d'un appât toxique (Maxforce® Quantum), de façon continue et suivie, sur la densité et le fourragement des fourmis d'Argentine. En effet, des traitements chimiques sporadiques n'ont aucune efficacité à long terme (Blanck, 1951). Sur l'île des Embiez, depuis une dizaine d'années, plusieurs traitements chimiques annuels par pulvérisation, effectués par des sociétés spécialisées ne sont pas venus à bout des fourmis d'Argentine. À long terme, le coût d'une campagne d'éradication pourrait s'avérer plus faible que celui des traitements chimiques sporadiques.

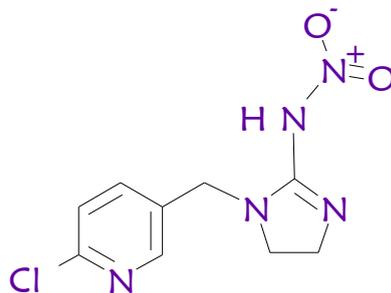


Figure 28 : (ACD/ChemSketch) : Formule développée de l'imidaclopride.

Ces études ont été financées par trois partenaires (la région PACA, le PNPC & la société Bayer) dont les demandes scientifiques et les statuts sont différents. Ainsi nous n'avons pu effectuer l'ensemble des expériences avec appâts toxiques et avec déplacement de nids de *Tapinoma* ni sur l'île de Port-Cros ni sur l'île de Porquerolles. En effet, le statut de « cœur de parc » interdit le dépôt de produit chimique sur l'île de Port-Cros. De plus, nous n'avons pas noté la présence de *Tapinoma* sp. sur l'île de Porquerolles et il était évidemment hors de question d'importer une espèce non présente sur l'île. Pour ces deux raisons nous avons effectué une première expérience avec appâts toxiques sur Porquerolles puis l'ensemble de l'expérience sur l'île du Frioul. Le village de l'île du Frioul est une propriété de la ville de Marseille, qui nous a donné l'autorisation de monter cette expérimentation. Ce chapitre a donc fait l'objet de différents inventaires, expériences et rapports pour les partenaires.

- Inventaire myrmécologique & essais d'un protocole de contrôle contre la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) sur les îles du Frioul. (Ceep/ Imbe) 2011
 - Mise en place de protocoles de lutte contre la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) après inventaires myrmécologiques des îles de Porquerolles et Port-Cros (Var, France) (Parc national de Port-Cros / Imbe) 2012
 - Test de l'efficacité du MaxForce Quantum dans la lutte contre la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) à l'échelle d'une parcelle dans le Parc national des îles de Port-Cros et Porquerolles. (Bayer® / Imbe) 2011
-

La technique habituelle pour éliminer les fourmis d'Argentine des zones envahies consiste à localiser les différents nids et à les éliminer en pulvérisant de l'insecticide (Gomez Abal & Espadaler Gelabert, 2004). Mais, à cause de la structure sociale (unicoloniale¹) de la fourmi d'Argentine, cette méthode est inefficace et surtout aggrave la situation en provoquant une fragmentation du nid et une colonisation des zones adjacentes (Swoboda & Miller, 2003). La méthode actuelle la plus performante est d'utiliser des appâts empoisonnés à effet rétroactifs. La diffusion de la nourriture empoisonnée dans la colonie, par trophallaxie, provoque une mortalité élevée dans les nids. Il est préférable que l'appât empoisonné soit sous forme de gel (Silverman & Roulston, 2001), pour un meilleur transport par les ouvrières. Pour une meilleur appétence, la composition de la solution doit être très sucrée (Baker *et al.*, 1985). Lors d'études antérieures (Blight *et al.*, 2011), une mise à disposition d'appâts toxiques à proximité immédiate de nids de la fourmi d'Argentine a entraîné une diminution de la densité des fourmis. Enfin, nous avons constaté dans le *chapitre IV* que sur l'archipel du Frioul, les *T. nigerrimum*, pouvaient potentiellement offrir une résistance *in natura* face aux fourmis d'Argentine. Cette espèce semble, en effet, faire « barrière » à l'invasion de la fourmi d'Argentine sur l'île de Ratonneau. Dans un troisième temps, nous nous sommes donc intéressés à identifier les potentialités de réussite d'un transfert de fourmis *T. nigerrimum* à la limite de la zone envahie par les fourmis d'Argentine puis directement dans une zone envahie mais après traitement par un appât chimique pour diminuer la densité des *L. humile*.

Problématiques :

L'utilisation de phéromone d'alarme des *T. nigerrimum* sur les pistes de fourmis d'Argentine influence-t-il leur comportement de fourragement ? L'utilisation de cette phéromone induit-elle un comportement de fuite ? Une agressivité ?

Quels sont les effets de l'insecticide MaxForce Quantum sur les fourmis d'Argentine ? Peut-on réduire *in natura* le nombre de nids, de pistes et de fourrageuses grâce à l'application de MaxForce® Quantum ?

L'utilisation combinée d'un insecticide puis des ouvrières de *T. nigerrimum* permettra-t-elle l'installation pérenne de *T. nigerrimum* dans des zones sous le contrôle de *L. humile* ?

¹ Formation d'une immense colonie qui regroupe plusieurs nids interconnectés. Sur le Frioul, il n'y a qu'une colonie de plusieurs nids.

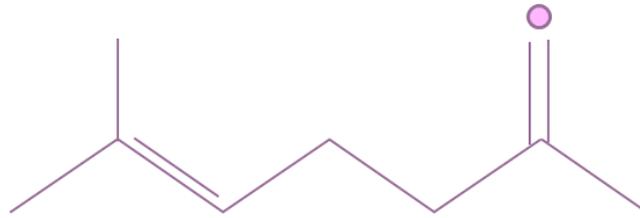


Schéma 10 : Le Sulcatone ou 6-Methyl-5-hepten-2-one. (ACD/ChemSketch)

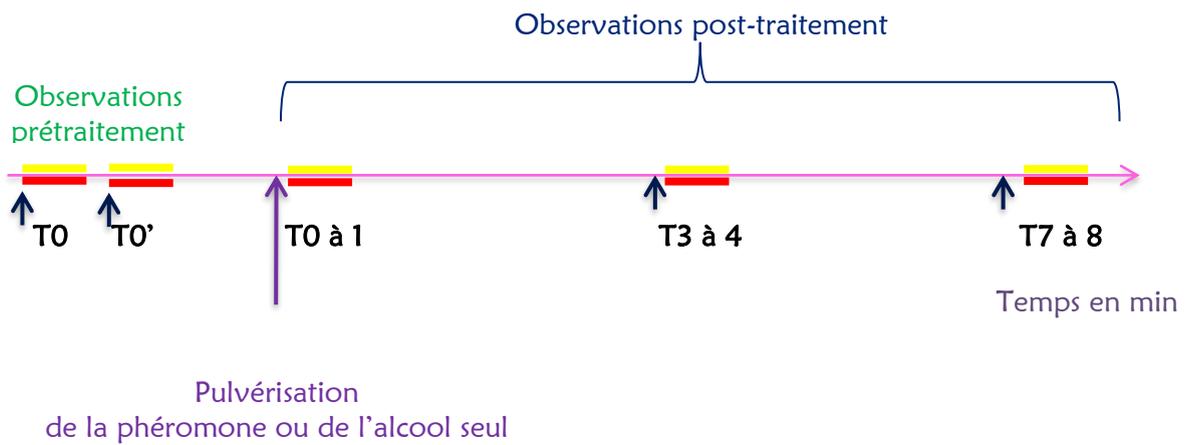


Schéma 11 : Chronologie des observations. Les petites flèches marron représentent le début des décomptes, la flèche violette représente la pulvérisation de la phéromone et le début du décompte. Les traits bleus et rouges représentent les observateurs.

Annexe I : Effets de la phéromone d'alarme de *T. nigerrimum* sur le fourragement des fourmis d'Argentine :

Introduction :

Un des critères du succès du genre *Tapinoma* est leur capacité à utiliser des sécrétions chimiques durant leurs rencontres avec d'autres espèces de fourmis. En effet, en cas de confrontations, les ouvrières de *Tapinoma sessile*, *Tapinoma nigerrimum* et *Tapinoma simrothi* relarguent une phéromone d'alarme composée de cyclopentanoides et de sulcatone [6-méthyl-5-hepten-2-one ($C_8H_{14}O$; *Schéma 10*)] (Tomalski *et al.*, 1987). *T. nigerrimum* et *T. simrothi* relarguent également du 2-méthyl-4-heptanone (Hefetz & Lloyd, 1983; Trave & Pavan, 1956). Cette phéromone d'alarme a pour but de prévenir les autres membres de la colonie de la présence d'intruses. En laboratoire, la présentation à des ouvrières de *Tapinoma melanocephalum* d'un ou deux microgrammes de sulcatone, disposés sur du papier filtre, induit des réactions comportementales d'agressivité identiques à celles observées lors de la présentation d'extrait de gastre (Tomalski *et al.*, 1987).

In natura, l'observation de comportements d'agressivité entre ouvrières de fourmis d'Argentine en présence de *T. nigerrimum* (obs. personnelle d'O. BLIGHT) nous a incités à mettre en place cette étude. Peut-on brouiller le système de reconnaissance intraspécifique et déstructurer les relations interindividuelles des fourmis d'Argentine en pulvérisant du sulcatone sur leurs pistes ?

Pour répondre à cette question nous avons testé *in natura*, l'effet - à différentes concentrations - du sulcatone sur le comportement de fourragement des *L. humile*.

Matériels & méthodes :

Vingt pistes naturelles de fourmi d'Argentine ont été localisées au sol (en juillet 2011) dans un même écosystème (ici un verger). Un des composés de la phéromone d'alarme, le sulcatone (Sigma Aldrich) a été testé à 4 concentrations différentes [10^{-5} , 10^{-4} , 10^{-3} & 10^{-2}], avec 5 réplicats pour chaque concentration (soit $n=20$). La dilution a été faite dans l'éthanol (VWR, Ethanol absolu) la phéromone étant insoluble dans l'eau. Une pulvérisation témoin d'éthanol a été effectuée sur une nouvelle piste.

Afin de connaître l'intensité du trafic, ainsi que l'impact de la molécule sur ce trafic, nous avons effectué plusieurs décomptes d'ouvrières passant en un point précis durant une minute. Un réplicat consiste en deux décomptes avant pulvérisation (T_0 et T_0' : prétraitements) et à trois décomptes après pulvérisation (post-traitements). Les trois décomptes post-traitements ont été effectués immédiatement après la pulvérisation (T_1), après 3 minutes (T_4) et après 7 minutes (T_8). Pour minimiser les erreurs, deux observateurs

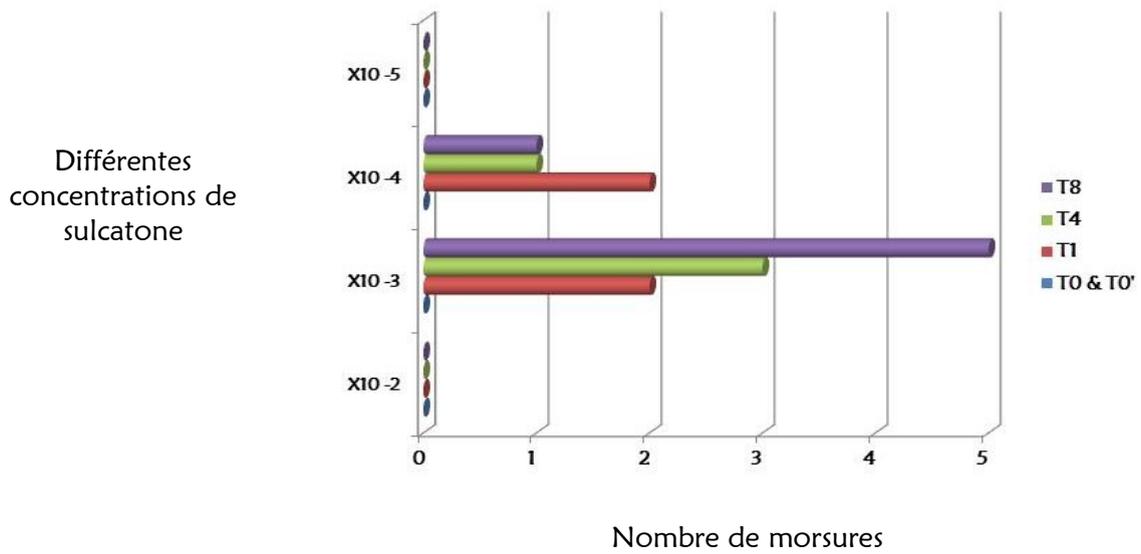
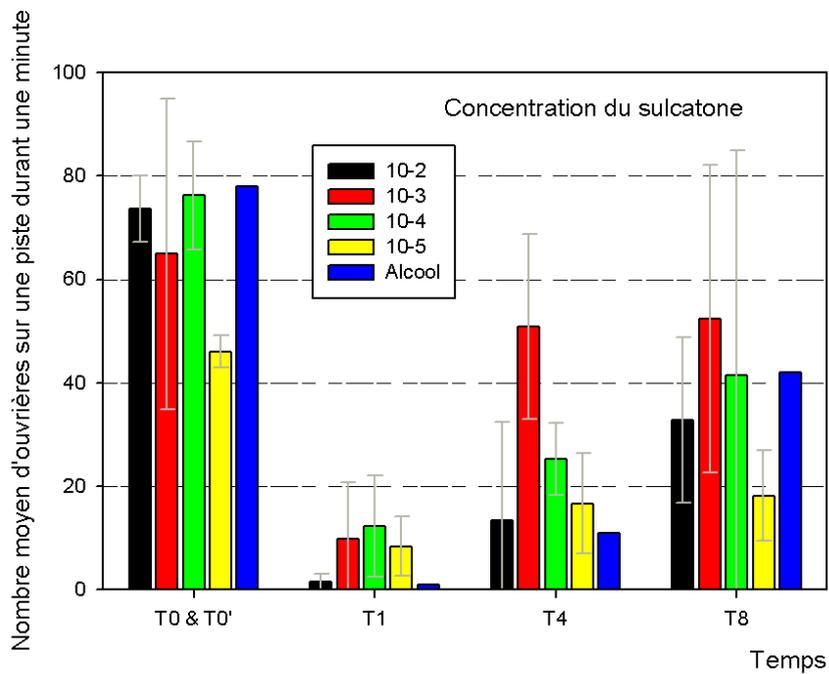


Figure 29 a

Figure 29 : Effet de la pulvérisation du sulcatone à différentes concentration sur a.) le comportement d'agressivité des ouvrières, b.) le nombre moyen d'ouvrières *L. humile* sur les pistes durant une minute. T= Temps en minutes. Pour T0 & T0', les couleurs représentent le trafic sur les pistes qui recevront les différentes concentrations de sulcatone.

Figure 29 b



ont dénombré au même moment les ouvrières sur les pistes. Le dénombrement moyen du trafic noté par les deux observateurs sera utilisé dans les résultats. Le *schéma 11* récapitule la chronologie d'un réplikat.

À chaque décompte, le nombre de combats et le nombre de morsures entre ouvrières de *L. humile* ont été notés.

Résultats & Conclusions :

Sur l'ensemble des essais, nous n'avons jamais observé de combat. Quelques morsures (*Figure 29a*) entre ouvrières *L. humile* ont été observées seulement lors des tests avec des concentrations à 10^{-3} et 10^{-4} . À la concentration 10^{-4} nous avons observé une morsure aux temps T_4 et T_8 et deux morsures à T_1 sur l'ensemble des réplikats. Cette morsure supplémentaire à T_1 pourrait être due à l'effet de l'éthanol. La pulvérisation du sulcatone à une concentration de 10^{-3} a permis d'observer un plus grand nombre de morsures entre ouvrières. On observe entre 2 et 5 morsures sur l'ensemble des réplikats.

Comme pour la concentration précédente, les deux morsures enregistrées à T_1 pourraient être l'effet de l'éthanol. Cependant, ces comportements d'agressivité étaient de courtes durées et étaient relativement rares par rapport à l'intensité du trafic. En effet, on a observé au maximum 5 morsures au temps T_8 . Or, durant l'ensemble de ces réplikats, 182 ouvrières ont

circulé sur les pistes. Moins de 3% d'entre elles ont donc montré un comportement d'agressivité. Le sulcatone semble avoir un effet très faible sur le comportement d'agressivité des fourmis d'Argentine.

La pulvérisation de la molécule et de l'éthanol sur les pistes de fourmi d'Argentine a un effet immédiat sur le trafic de celles-ci (*Figure 29 b*). En effet, nous avons observé un arrêt brutal des ouvrières, suivi par des comportements de recherche (nombreux contacts antennaires et trajet aléatoire) à T_1 . Cependant, ces comportements ont été observés que très peu de temps. Très rapidement, des ouvrières ont été capables de continuer leur fourragement (*Figure 29 b*).

À T_4 , le trafic des pistes ayant subi une pulvérisation de sulcatone à une concentration de 10^{-3} est redevenue significativement comparable à celui de T_0 , contrairement à celui des trois autres concentrations. Cependant, le trafic sur ces pistes n'est pas significativement différent du témoin éthanol.

À T_8 , la différence entre les trafics prétraitements et le post-traitement des concentrations de 10^{-2} et 10^{-5} est significativement différente (respectivement *Mann Whitney*, $U = 167$, $P = 0.003$ et *Mann Whitney*, $U = 164,5$; $P = 0.005$) contrairement à celui de la concentration de 10^{-4} , qui est, lui, comparable à celui avant la pulvérisation (*Figure 29 b*).

Au bout de sept/huit minutes l'intensité du trafic redevient quasiment

comme avant l'interruption, voire même plus importante. Le « bouchon » formé par la disparition de la piste chimique des fourmis d'Argentine est vite résorbé. Cependant, la pulvérisation du témoin (l'alcool seul) montre que pour trois des quatre concentrations [10^{-2} à 10^{-4}] l'effet n'est pas significativement différent (*Figure 29 b*). Pour ces concentrations, l'alcool seul suffit à perturber le trafic. Au contraire, les essais à la concentration la plus faible (10^{-5}) montrent une reprise du trafic plus lente.

Ces premiers essais de pulvérisation d'un des composants de la phéromone d'alarme des *Tapinoma* ont montré un faible impact sur le comportement d'agressivité et le comportement de fourrage des fourmis d'Argentine. Cependant, quelques biais peuvent être dus à la méthode, à savoir : la pulvérisation directement au sol, l'utilisation d'un seul composant de la phéromone ou l'utilisation de l'alcool comme diluant. De nouvelles expérimentations utilisant l'ensemble des molécules composant la phéromone à différentes concentrations, le tout déposé directement au sol ou sur du coton devraient permettre de connaître l'impact réel de la phéromone d'alarme des *T. nigerrimum* sur le fourrage des fourmis d'Argentine.

REMERCIEMENTS :

La présente étude est financée par le Parc national de Port-Cros et entre dans le cadre de la thèse de L. BERVILLE financée par la région PACA.

Merci à JULIE TANET pour sa bonne humeur et sa motivation lors des campagnes de terrain.

Annexe 2 : Article E, Mise en place de protocoles de contrôle de la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) sur les îles de Port-Cros et Porquerolles.

RÉSUMÉ

Cette étude s'appuie sur les travaux récents de J. ORGEAS et P. PONEL, qui soulignent la grande fragilité de l'entomofaune indigène face aux perturbations d'origine anthropique. Un constat de l'invasion par *Linepithema humile* des deux îles a été établi en 2005 et 2006, année zéro de nos connaissances. L'objectif de cette étude est tout d'abord de présenter les premiers résultats de la distribution de *L. humile* sur Port-Cros et Porquerolles, ensuite d'exposer le protocole de contrôle de la fourmi d'Argentine sur Porquerolles et enfin de présenter les premiers résultats de l'inventaire myrmécologique sur Port-Cros issu des chasses à vue.

MOTS CLÉS

Linepithema humile, Espèce invasive, Résistance, *Dolichoderinae*, Maxforce© Quantum

ABSTRACT

Testing and monitoring a strategy for controlling Argentine ant (*Linepithema humile*) populations of Port-Cros and Porquerolles. This project leans on works accomplished by J. ORGEAS and P. PONEL who had demonstrated the fragility of the native entomofauna confronted with human disturbances in the Port-Cros National Park. Our work was based on the specific diagnostic of the invasion of the Argentine ant (*L. humile*) established in 2005 and 2006 in Port-Cros and Porquerolles islands. The objective of this article is, firstly, to introduce the protocol of control of the spread of the Argentine ant in Porquerolles, then to present the distribution of *L. humile* and finally, to present the first results of the inventory of the myrmecofauna in Port-Cros.

KEYS WORDQ

Linepithema humile, invasive species, *Dolichoderinae*, Maxforce© Quantum

INTRODUCTION :

Naturellement à l'œuvre depuis l'apparition de la vie sur terre, les invasions biologiques s'accroissent avec l'intervention (volontaire ou accidentelle) de l'homme. La fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) est une espèce originaire d'Amérique du Sud, qui a envahi en un siècle la plupart des écosystèmes de type méditerranéen (Suarez *et al.*, 2001). Sa capacité d'invasion est si

pourtour méditerranéen de la péninsule ibérique à l'Italie en passant par la France (Blight *et al.*, 2010b; Chopard, 1921; Giraud *et al.*, 2002). En région Provence-Alpes-Côte d'Azur, elle envahit tout le littoral (Berville, 2009; Blight *et al.*, 2010b). Cette invasion provoque l'éradication des espèces de fourmis indigènes (Abril & Gomez, 2011; Cammell *et al.*, 1996; Human & Gordon, 1996) et d'autres insectes (Cole *et al.*, 1992)

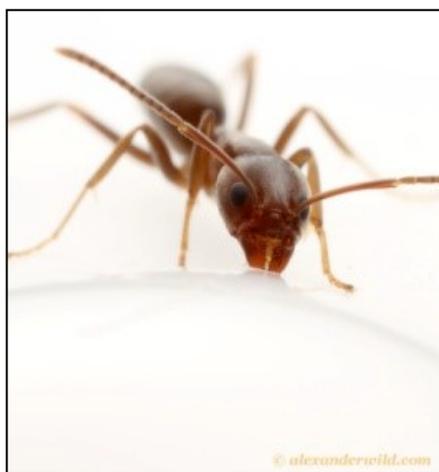


Photo 2 : Ouvrière *Linepithema humile*. Photo : Alexander Wild

importante qu'elle est citée sur la liste des 100 espèces (animales et végétales) parmi les plus invasives du monde par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature [(Lowe *et al.*, 2000; Lowe *et al.*, 2007) (UICN, ISSG)]. L'infestation s'opère par des foyers centrés autour des zones urbaines (Suarez *et al.*, 1998) et s'étend plus ou moins profondément dans les zones naturelles périphériques (Espadaler & Gomez, 2003; Gomez & Oliveras, 2003; Holway, 1998b; Holway *et al.*, 2002b). En Europe, son expansion s'étend sur tout le

modifiant ainsi les équilibres écologiques de zones naturelles sensibles et les services écosystémiques rendus par l'entomofaune locale partout où cela a été étudié (Gomez *et al.*, 2003; Holway *et al.*, 2002a; Vega & Rust, 2001). De plus, la fourmi d'Argentine exerce une action négative sur la survie et la dynamique des populations de plantes en favorisant la prolifération de ravageurs de type homoptère Aphidiens et Coccidiens (puçerons et cochenilles). Cette invasion a en outre des conséquences socio-économiques sensibles. En effet cette espèce omnivore

envahit les lieux habités (campings, restaurants, etc.) et occasionne des dégâts et nuisances sur diverses productions agricoles (vignes, oliviers, cerisiers, pêcheurs, haricots, etc.) en endommageant les bourgeons floraux et les fruits (Chopard, 1921).

Les îles de Port-Cros et Porquerolles ont fait l'objet d'études entomologiques qui ont montré la relative fragilité de l'entomofaune indigène face aux principales perturbations d'origine anthropique (Orgeas, 2003; Orgeas & Ponel, 2009; Orgeas *et al.*, 2003; Ponel & Orgeas, 2004). En 1949, 1950, 1972 et 1973, BERNARD (1959, 1977) étudie la myrmécofaune de Port-Cros et, à ces dates, la fourmi d'Argentine n'était pas encore présente sur l'île. En 1973, avant l'invasion de *L. humile*, cet auteur dénombrait 27 espèces de fourmis sur l'île de Port-Cros. C'est en 2005 que la présence de *L. humile* est notée pour la première fois sur Port-Cros (Orgeas & Ponel, 2009) et en 2006 sur Porquerolles. Ces auteurs font apparaître différents niveaux d'infestation selon l'île considérée et la localisation géographique. L'envahissement par la fourmi d'Argentine semble être fortement conditionné par la présence d'habitats et d'activités humaines, selon des modalités fortement dépendantes de l'écologie et de la biologie de cette espèce envahissante. Il était donc temps de tirer la sonnette d'alarme, étant donné la grande puissance démographique de cette espèce, ajoutée à la variété des ressources qu'elle exploite et de

mettre en place un moyen de contrôle et un suivi de son expansion. Éradiquer la fourmi d'Argentine, même en milieu insulaire, relève de l'utopie. Contrôler l'expansion de l'invasion de la fourmi constitue un objectif plus réaliste.

Mais avant de procéder à la mise en place de protocoles susceptibles de contenir la fourmi d'Argentine, il était nécessaire de faire l'inventaire myrmécologique sur les deux îles pour avoir une idée de l'impact (présent et futur) de la fourmi d'Argentine sur les autres espèces de fourmis. Les deux inventaires réalisés par F. BERNARD sur Port-Cros en 1959 et 1977 - donc avant l'arrivée de la fourmi d'Argentine - nous permettent d'évaluer l'effet de son invasion sur le maintien des différentes espèces de fourmis de Port-Cros, bien que d'autres causes puissent expliquer leur disparition. De plus, en 2011, ces îles n'ayant pas le même statut, Port-Cros ayant le statut de Parc national, Porquerolles ayant un statut mixte (Natura 2000, Conservatoire du littoral, Ministères de la Défense et de l'Équipement, etc.), deux protocoles distincts ont été mis en place.

MATÉRIELS & MÉTHODES :

Les inventaires

Le calendrier des inventaires et des expériences sur le terrain prend en compte la biologie des fourmis, dont l'activité est nulle durant l'hiver pour démarrer au printemps, culminer en été et diminuer à l'automne.

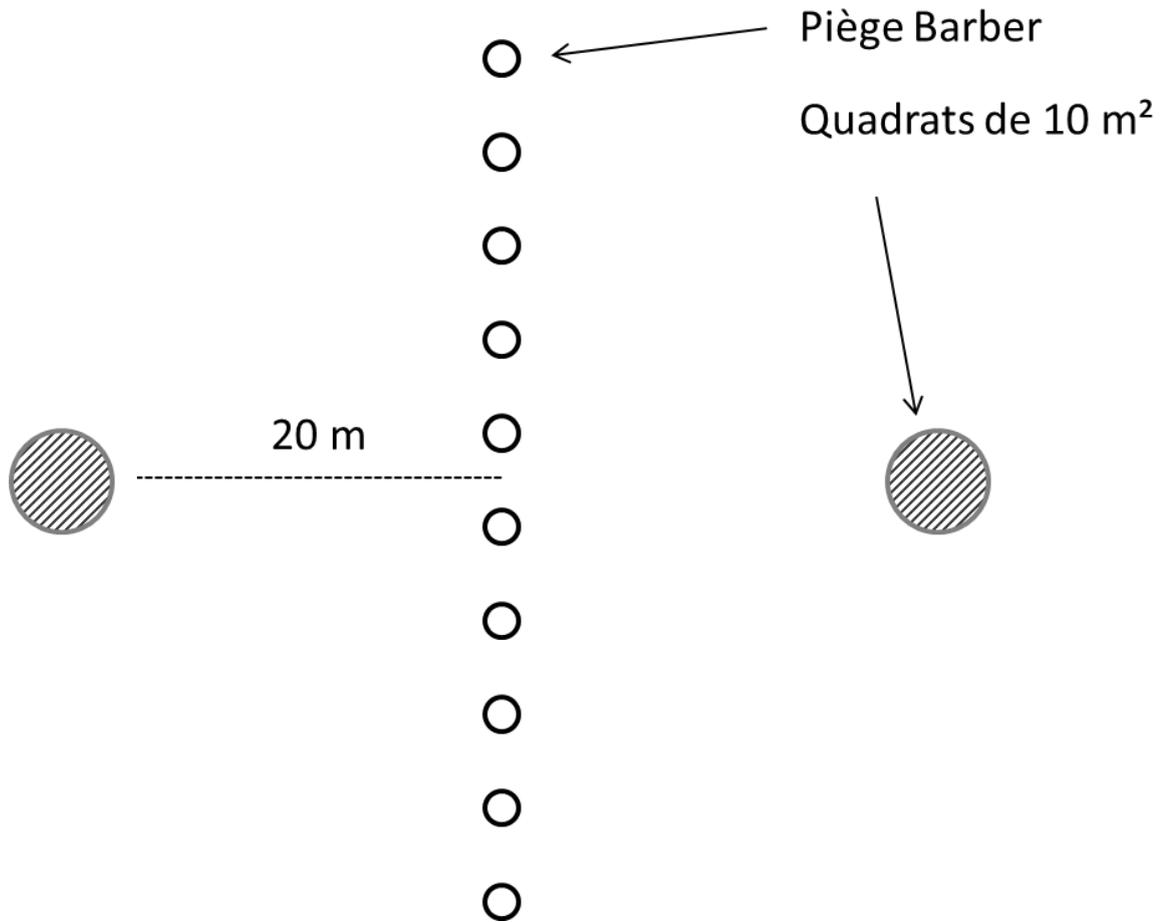


Figure 30 : Schéma d'un transect de pièges Barber et les deux quadrats

Les inventaires myrmécologiques des îles de Port-Cros et Porquerolles ont été effectués grâce à la mise en place de diverses méthodes d'échantillonnages (1- Chasse à vue, 2- Pièges Barber et 3- Quadrats).

Les principales espèces végétales présentes, ainsi que les coordonnées GPS, ont été notées pour chaque lieu échantillonné.

Dans un premier temps, des chasses à vue ont été réalisées suivant un parcours aléatoire. Le ou les observateurs ont échantillonné la myrmécofaune sur les arbres, sous les pierres, sous forme d'individus isolés, de nids et de pistes. Une prospection visuelle de différents types d'habitats (chênaies, maquis, pelouses, plages, arrière-plages et cultures) a été employée. La totalité des individus observés a été identifiée, soit - lorsque cela a été possible - directement sur le terrain, soit au laboratoire après avoir été prélevée grâce à un aspirateur à insectes.

Dans un second temps, deux autres méthodes d'échantillonnages systématiques ont été pratiquées (*Figure 30*).

1- pose de transects de 10 pièges Barber non attractifs enterrés au sol pour une durée de 48h, chaque piège étant espacé de cinq mètres, afin d'estimer la diversité spécifique en un milieu donné (10 transects sur Porquerolles et neuf transects sur Port-Cros). Cette méthode permet notamment d'échantillonner des espèces qui circulent la nuit au sol et qui ne sont donc pas collectées

par chasse à vue. Le contenu des 190 pièges Barber posés sera analysé durant hiver.

2- mise en place de deux quadrats de 10m², à 20m de part et d'autre de la ligne de transect des pièges Barber, avec un échantillonnage exhaustif de la myrmécofaune pendant 20 minutes. Cette méthode consiste à rechercher tous les individus présents sur la surface donnée, au niveau des arbres, de la litière, sous les pierres et dans les premiers centimètres du sol.

*Les stratégies de lutte contre *L. humile**

Deux approches sont envisagées, une approche chimique et une approche que nous appellerons comportementale, mais qui fait également appel à la chimie.

Appâts toxiques

L'approche chimique précède l'approche comportementale et consiste à affaiblir la population de fourmis d'Argentine par distribution répétée d'appâts toxiques (Maxforce Quantum : Bayer©) à proximité des nids principaux. Lors de nos études antérieures (Blight *et al.*, 2011), une mise à disposition d'appâts toxiques à proximité immédiate de nids de la fourmi d'Argentine a entraîné une diminution de la densité des fourmis. Cette étude a montré la nécessité d'un suivi dans l'application du produit. Ce suivi a été réalisé à Porquerolles,

non plus à l'échelle d'un nid mais étendu à l'échelle d'une parcelle.

Le statut de Parc national n'autorisant pas l'utilisation d'insecticide sur l'île de Port-Cros, nous avons donc restreint nos études aux étapes de l'inventaire (Chasse à vue, pièges Barber et Quadrats) sur cette île.

Sur Porquerolles, la totalité des espaces cultivés disponibles pour notre expérience est propriété du Conservatoire du Littoral. Nous avons donc pu effectuer l'intégralité de notre protocole durant l'été 2011. Une fois l'inventaire réalisé, il a été nécessaire de trouver une parcelle adéquate pour le traitement chimique sur Porquerolles, cette parcelle devant être écologiquement uniforme, fortement envahie par la fourmi d'Argentine et à l'écart des touristes. Nous avons établi nos placettes expérimentales dans les parcelles de figuiers après avoir évalué la densité de la fourmi d'Argentine dans celles-ci (effectuées par la méthode des appâts non toxiques). Une fois nos placettes délimitées (*Figure 31*) par un marquage au sol, une barrière chimique constituée de la phéromone de piste empêchant le déplacement de la fourmi d'Argentine dans une zone adjacente a été mise en place, par pulvérisation de la phéromone sur le pourtour des placettes. Enfin des dépôts d'appâts chimiques (Maxforce© Quantum, Bayer® : gel d'Imidaclopride 0,03%) ont été effectués en différents points avec des réapprovisi-onnements réguliers, pour réduire la population de fourmi d'Argentine dans les placettes. La consommation des

appâts a été quantifiée par une double pesée (différence entre le poids au moment du dépôt et 24h après). Le gel utilisé lors de cette expérience est déposé sur une lame de verre, elle-même disposée dans une boîte percée de six petits trous pour que seules les fourmis d'Argentine puissent entrer. Ce dispositif sécurisé, mis au point au laboratoire permet de protéger l'expérimentateur et la faune locale de toute manipulation accidentelle. Tout le protocole a été mis en place une première fois en juin, puis une seconde fois en juillet, dans la même parcelle de figuiers, mais à une centaine de mètres d'intervalle.

En juin comme en juillet, 3 placettes expérimentales (A, B et C) et une placette témoin ont été mises en place. Chaque placette correspond à 49 m² de prairie et comporte deux figuiers. Dans chaque placette, 16 boîtes espacées d'1,5 m ont été installées (ronds gris). Chaque jour, toutes les boîtes des quatre placettes ont été contrôlées cinq fois (8:30h, 9:30h, 17:30h, 18:30h et 19:30h), soit au total pour la durée de l'expérience : 4 800 observations par expérimentation. Le nombre de *L. humile* vivantes et mortes a été noté à chaque observation. Le premier et le dernier jour, des appâts au miel ont été déposés dans chaque placette afin de comptabiliser *L. humile*.

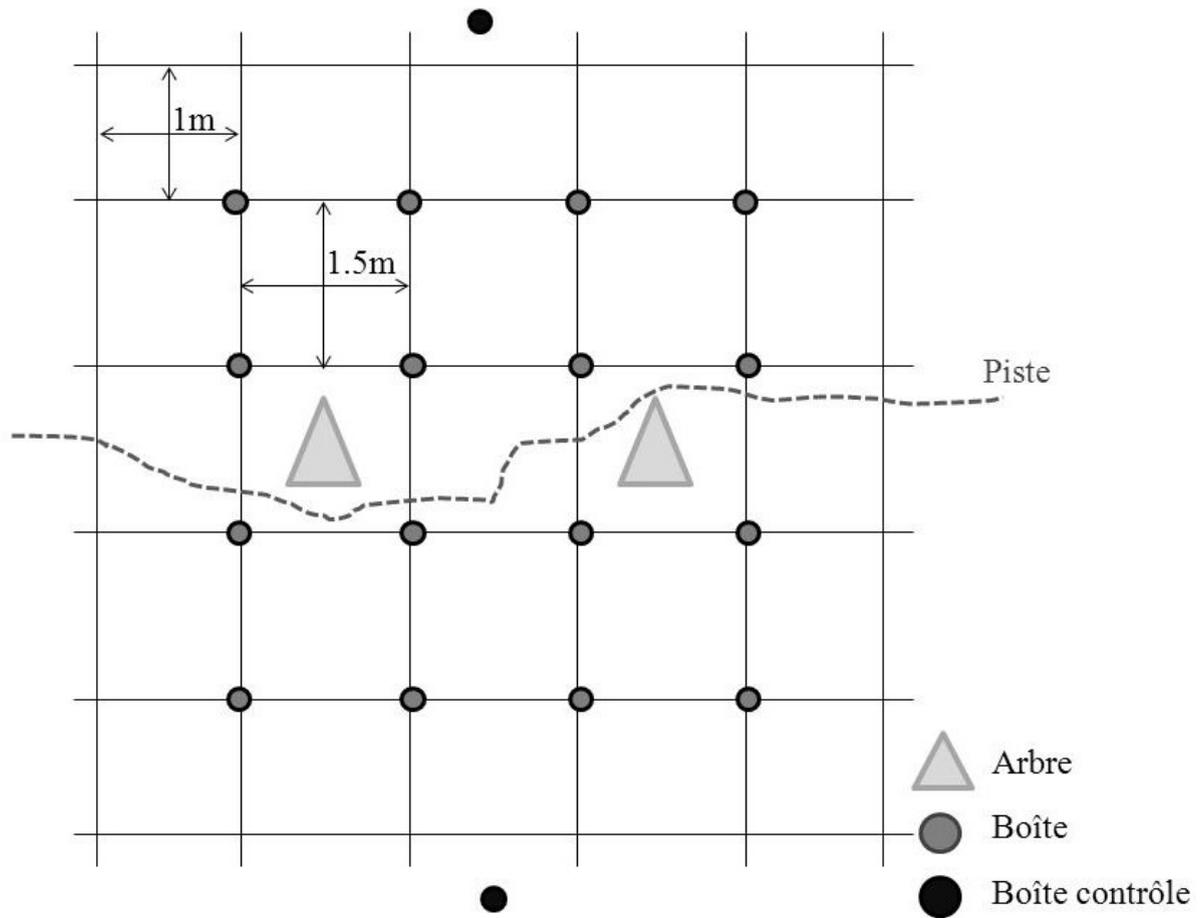


Figure 31 : Schéma d'une placette dans les figuiers

Le deuxième jour de l'expérience est donc le premier jour de traitement pour les placettes A, B et C. Le gel Imidaclopride a été disposé dans les boîtes des trois placettes A, B et C et le miel dans celles de la placette témoin. Ces appâts ont été renouvelés dès leur entière consommation. Les cercles noirs correspondent à des boîtes témoins de l'évaporation des appâts (miel ; appât d'Imidaclopride). Ces boîtes sont identiques à celles utilisées pour l'expérimentation, mais où l'accès par les petits trous a été grillagé et donc sans accès pour les fourmis.

Translocation de nids de *Tapinoma nigerrimum*

L'approche comportementale est issue des observations de BLIGHT sur le littoral corse [(Blight *et al.*, 2009; Blight *et al.*, 2010a; Blight *et al.*, 2010b) et du *chapitre M*] qui montrent que *T. nigerrimum* et *L. humile* se partagent le terrain. Des études au laboratoire ont montré que la fourmi indigène *T. nigerrimum* (appartenant aussi à la sous-famille des *Dolichoderinae*), très agressive vis-à-vis de la fourmi d'Argentine, semble lui résister (Blight *et al.*, 2010a). *T. nigerrimum* serait donc capable de contenir l'expansion de la fourmi d'Argentine en agissant comme barrière vivante et /ou en empêchant l'établissement de propagules (une reine et quelques ouvrières) de la fourmi d'Argentine. Or deux fourmis du genre *Tapinoma* ont été signalées à Port-Cros dès les années 70 (Bernard, 1959a,

1977). Les données sur Porquerolles manquent. Il est donc nécessaire de rechercher l'espèce *T. nigerrimum* sur les deux îles afin d'évaluer dans quelle mesure elle est susceptible de contenir la fourmi d'Argentine, au moins dans les milieux ouverts (*T. nigerrimum* ne se rencontre pas dans les zones boisées).

Plusieurs espèces du genre *Tapinoma*, morphologiquement identiques, sont présentes sur notre littoral. La détermination, sur le terrain, de l'espèce *T. nigerrimum* étant impossible, celle-ci a été effectuée au laboratoire par chromatographie en phase gazeuse. Cette méthode permet d'identifier la signature chimique spécifique de chaque espèce et de mettre un nom d'espèce sur chaque fourmi testée par comparaison de celle-ci à une banque de signatures chimiques.

Une translocation de nids de *T. nigerrimum*, à proximité de ceux de la fourmi d'Argentine dans la parcelle traitée chimiquement, est envisagée afin d'empêcher une éventuelle migration de la fourmi d'Argentine vers une zone adjacente. Une autre procédure sera testée pour cette approche comportementale, l'encerclement d'une parcelle par de la phéromone de piste de la fourmi d'Argentine, qui a pour effet d'interrompre les colonnes de fourmis et ainsi de perturber le comportement de récolte (Suckling *et al.*, 2010; Tanaka *et al.*, 2009), ce qui peut avoir un impact sur la productivité de la colonie.

n°	Espèces	1958	1977	2010 /2011
1	<i>Aphenogaster pallida</i> var. <i>leveillei</i> (EMERY : 1881)	*		
2	<i>Aphaenogaster subterranea</i> (LATREILLE : 1798)	*	*	*
3	<i>Camponotus aethiops</i> (LATREILLE : 1798)	*		
4	<i>Camponotus fallax</i> (NYLANDER : 1856)			*
5	<i>Camponotus foreli</i> (EMERY : 1881)	*	*	
6	<i>Camponotus lateralis</i> (OLIVIER : 1792)	*	*	*
7	<i>Camponotus merula</i> (LOSANA) / <i>Camponotus piceus</i> (LEACH : 1834)	*		*
8	<i>Camponotus sylvaticus</i> (OLIVIER : 1792)	*	*	*
9	<i>Camponotus (Colobopsis) truncatus</i> (SPINOLA : 1808)			*
10	<i>Camponotus vagus</i> (SCOPOLI : 1763)			*
11	<i>Crematogaster scutellaris</i> (OLIVIER : 1792)	*	*	*
12	<i>Crematogaster sordidula</i> (NYLANDER : 1849)	*		*
13	<i>Lasius alienus</i> (FÖRSTER : 1850)	*	*	
14	<i>Lasius grandis</i> (FOREL : 1909)			*
15	<i>Lasius mixtus</i> (NYLANDER : 1846)	*		
16	<i>Lasius myops</i> (FOREL : 1894)			*
17	<i>Lasius neglectus</i> (VAN LOON, BOOMSMA & ANDRASFALVY : 1990)			*
18	<i>Lasius niger</i> (LINNAEUS : 1758)	*		*
19	<i>Lasius umbratus</i> (NYLANDER : 1846)	*		
20	<i>Leptothorax brevicornis</i> (BERNARD : 1977)		*	
21	<i>Leptothorax parvula</i> / <i>Temnothorax parvulus</i> (SCHENCK : 1852)	*		*
22	<i>Linepithema humile</i> (MAYR : 1868)			*
23	<i>Messor barbarus</i> (LINNAEUS : 1767)	*		*
24	<i>Messor sanctus</i> (EMERY : 1921) / <i>Messor bouvieri</i> (BONDROIT : 1918)	*		*
25	<i>Myrmica specioides</i> (BONDROIT : 1918)			*
26	<i>Pheidole pallidula</i> (NYLANDER : 1849)	*	*	*
27	<i>Plagiolepis pygmaea</i> (LATREILLE : 1798)	*	*	*
28	<i>Ponera eduardi</i> / <i>Hypoconera eduardi</i> (FOREL : 1894)	*	*	*
29	<i>Ponera testacea</i> (EMERY : 1895)			*
30	<i>Solenopsis balachowskyi</i> / <i>Diplorhoptrum balachowskyi</i> (BERNARD : 1959)	*	*	
31	<i>Solenopsis banyulensis</i> / <i>Diplorhoptrum banyulensis</i> (BERNARD : 1950)	*	*	
32	<i>Solenopsis insularis</i> / <i>Diplorhoptrum insularis</i> (BERNARD : 1978)		*	
33	<i>Solenopsis</i> sp.			*
34	<i>Tapinoma erraticum</i> (LATREILLE : 1798)		*	*
35	<i>Tapinoma erraticum</i> (LATREILLE : 1798) / <i>T. nigerrimum</i> (NYLANDER)	*	*	*
36	<i>Temnothorax lichtensteini</i> (BONDROIT : 1918)			*
37	<i>Temnothorax unifasciatus</i> (LATREILLE : 1798)			*
38	<i>Tetramorium</i> gr. <i>caespitum</i> (LINNAEUS : 1858)	*	*	*
39	<i>Tetramorium semilaeve</i> (ANDRÉ : 1883)	*		
Somme :		24	16	28

Tableau 21 : Listes des espèces de fourmis observées sur Port-Cros par BERNARD et durant cette étude.

RÉSULTATS :

Port-Cros

L'inventaire myrmécologique de Port-Cros a été effectué en automne 2010 et en été 2011. Les résultats présentés ici proviennent des données des chasses à vue. Les 90 pièges Barber et les 18 quadrats sont en cours d'analyse. Sur l'ensemble des chasses à vue, 870 points d'échantillonnage ont été géo-référencés et 28 espèces ont été observées sur Port-Cros (*Tableau 21*), dont *L. humile* (*Page 207 - Carte 9*). Un nid de *T. nigerrimum* et 5 nids de *T. erraticum* ont été trouvés au niveau de La Palud. Un autre nid de *T. nigerrimum* a été découvert au pied du Fort de Port-Man. Ces espèces ont été déterminées au laboratoire par chromatographie en phase gazeuse.

Une estimation de fréquence d'occurrence des espèces de fourmis montre que : 1) dans le village, 6 espèces de fourmis ont été observées et que *L. humile* représente plus de 91 % de ces observations. *Plagiolepis pygmaea*, *Tetramorium gr. caespitum*, *Temnothorax unifasciatus* et *Camponotus lateralis* ont été observées une fois, ainsi qu'un nid de *Messor bouvieri* se trouvant à la limite du village. 2) sur l'ensemble de l'île, 28 espèces ont été observées, les cinq espèces les plus observées étant : *Crematogaster scutellaris* (29% des observations), *L. humile* (12%), *Aphaenogaster subterranea* (9%), *P. pygmaea* (7%) et *T. gr. caespitum* (6%). 3) sur l'ensemble des milieux naturels, les 5 espèces les plus observées sont les mêmes

que sur l'ensemble de l'île ; cependant la fréquence d'occurrence de *L. humile* (5%) s'amointrit. Ces 5% d'occurrence de la fourmi d'Argentine dans le milieu naturel se trouvent en limite directe avec le village. On notera deux points d'infestation majeure de la fourmi d'Argentine sur Port-Cros dans le village (*Carte 9*): un devant la capitainerie et un autre au niveau des conteneurs à ordures. Sur le chemin derrière le local à poubelles, nous avons constaté jusqu'à huit pistes sur une distance de 10 m, chacune avec un trafic supérieur à 80 individus/minute. On retrouve ces pistes dans le local à poubelles, où les fourmis d'Argentine viennent s'approvisionner.

Porquerolles

La prospection sur Porquerolles a été effectuée au printemps et en été 2011. Les données récoltées (2 395 points d'échantillonnage incluant les 100 pièges Barber et les 10 quadrats) sont en cours d'analyse.

Les premiers résultats montrent que la fourmi d'Argentine occupe un territoire beaucoup plus vaste à Porquerolles qu'à Port-Cros (*Carte 10*). En juillet 2011, l'invasion s'étendait sur plus de 185 hectares, principalement sur les plages, arrière-plages, terrains cultivés (agrumes, pêchers, figuiers, muriers, amandiers ; etc.), mais aussi le village au Nord, le Cap d'Armes au Sud, la batterie des Mèdes à l'Est et la pointe du Grand Langoustier à l'Ouest. On notera la présence des fourmis d'Argentine aux Fourcades mais pas sur la presqu'île de la Pointe Prime, ces

deux localités n'étant pourtant séparées que par un banc de sable de quelques mètres. Les fourmis d'Argentine sont particulièrement abondantes sur l'arrière-plage d'Argent, au hameau et près des lagunes.

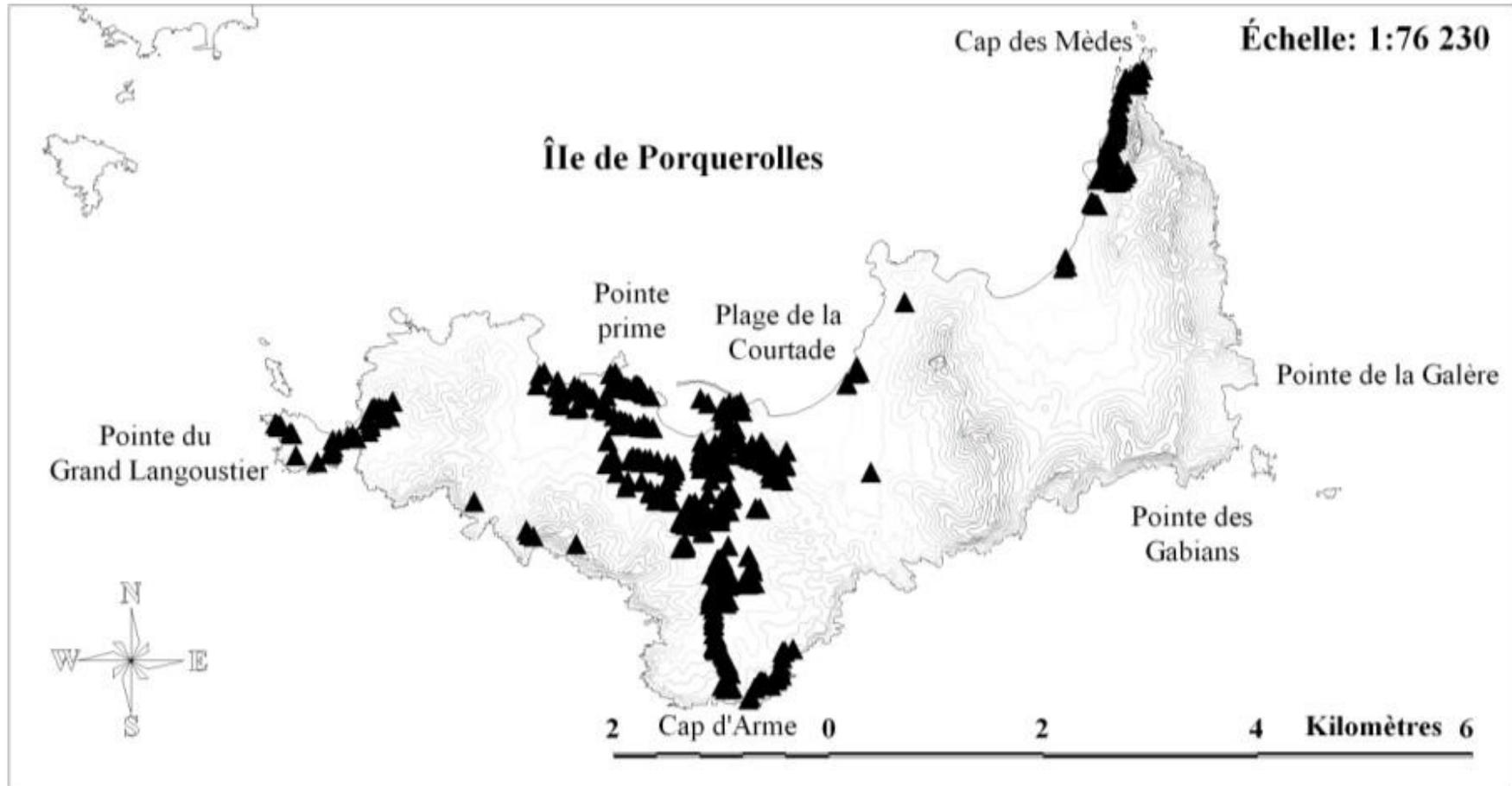
Mise en place des protocoles de contrôle de l'invasion

La mise en place du programme de contrôle de l'invasion de la fourmi d'Argentine sur Porquerolles a commencé au printemps 2011 et s'est poursuivie tout l'été. Les données sont en cours d'analyse.

Les premiers résultats de l'application continue d'appâts toxiques sur Porquerolles dans un verger durant le mois de juillet sont présentés. Celle-ci représente le nombre moyen d'ouvrières observées par boîte dans une placette sur une journée. On notera une différence dans l'importance de l'infestation des placettes expérimentales lors du temps T_0 . L'analyse des données des expérimentations du mois de juin est en cours. Alors qu'elles portent un couvert végétal identique, l'infestation est cinq fois moins importante dans la placette B par rapport à la placette C, pourtant seulement espacées de 20m. Une moyenne de 32 ouvrières est recensée dans les boîtes de la placette C, contre six dans celles de la placette B. Le témoin et la placette A a une infestation initiale assez similaire. L'infestation n'est donc pas homogène. À T_0 , toutes les boîtes de toutes les placettes ont été garnies de miel. Entre T_1 et T_{13} , les boîtes

des placettes expérimentales (A, B & C) ont été appâtées avec du gel d'Imidaclopride. Le témoin étant lui toujours approvisionné en miel. L'absence de donnée du T_3 est due à une journée orageuse. À T_{14} , l'ensemble des boîtes de toutes les placettes a été garnie de miel. À partir de T_4 et jusqu'à la fin de l'expérimentation, la placette témoin a toujours été la plus visitée. Sur les placettes traitées, une diminution drastique du nombre de fourmis d'Argentine est observée dès T_2 et jusqu'à T_7 , puis, à partir de T_8 , le nombre de visites de fourmis d'Argentine se stabilise à moins de dix ouvrières par boîte, ce qui indique une diminution de l'infestation mais pas une éradication de l'espèce cible. On observe une légère diminution au cours du temps du nombre d'individus dans le témoin. Plusieurs hypothèses peuvent être proposées : 1) l'intervalle de 20 m entre les placettes n'est pas suffisant, certaines ouvrières de la placette témoin sont allées manger de l'appât toxique et sont mortes ; 2) les ouvrières ont fait suffisamment de réserve en miel les neuf premiers jours et n'ont donc plus besoin de se nourrir ; 3) il peut y avoir eu un déménagement de nid suite à un dérangement régulier.

Les données sur le taux d'infestation des arbres, le taux de consommation quotidien du miel et d'appât, ainsi que l'expérience de la barrière chimique sont en cours d'analyse.



Carte 10 : Localisation de la fourmi d'Argentine (triangle) sur l'île de Porquerolles lors des chasses à vue de 2011.

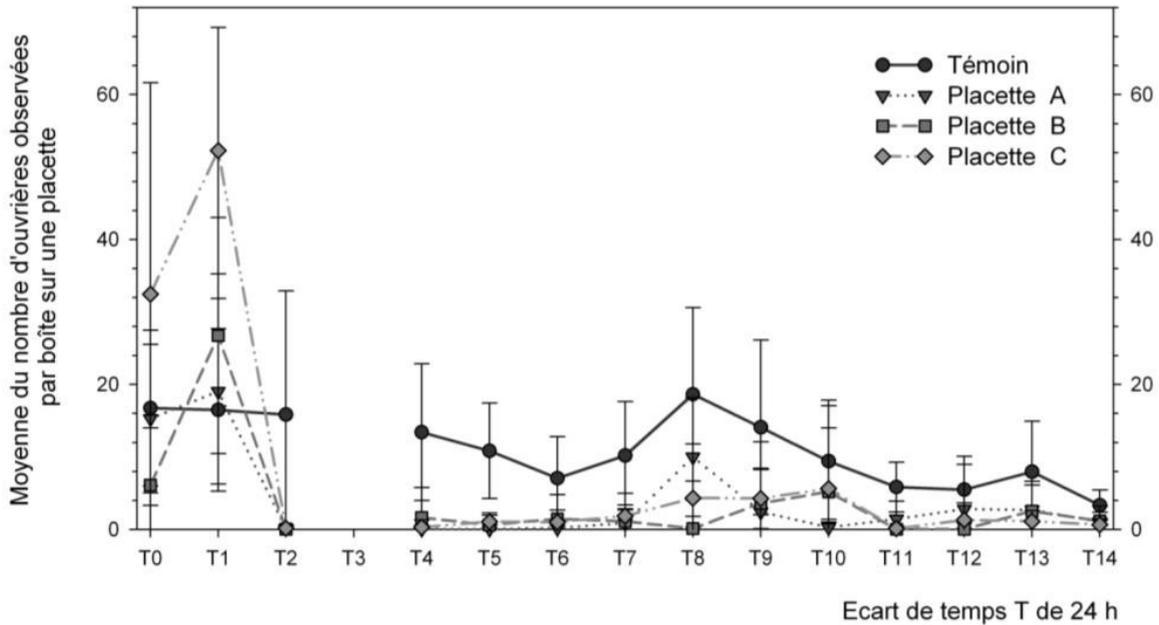


Figure 32 : Moyenne du nombre de fourmis d'Argentine observée dans les boîtes d'une placette en fonction du temps.

DISCUSSION

Port-Cros :

On connaît, grâce aux travaux de BERNARD (Bernard, 1959a, 1977), la myrmécofaune qui peuplait Port-Cros avant l'introduction de la fourmi d'Argentine. Nos premiers résultats montrent une modification de la myrmécofaune dans le village. Alors que BERNARD avait observé sept espèces (*M. barbarus*, *T. nigerrimum*, *T. gr. caespitum*, *P. pygmaea*, *Hypoponera eduardi*, *A. subterranea* et *Lasius niger*) dans et à proximité du village, nous avons essentiellement trouvé des fourmis d'Argentine, en grande quantité, surtout dans des poubelles et autour de la capitainerie. Lors des chasses à vue dans le

village, nous avons retrouvé *P. pygmaea*, *T. gr. caespitum* et *A. subterranea*, cependant, elles n'ont été observées qu'une seule fois. Contrairement à BERNARD, nous n'avons pas trouvé *M. barbarus*, *T. nigerrimum*, *H. eduardi* ainsi que *L. niger*. En 1958, comme en 1977, BERNARD n'avait pas vu *Temnothorax unifasciatus* sur Port-Cros. L'invasion de la fourmi d'Argentine semble être pour le moment cantonnée au village et à la zone naturelle proche. Néanmoins, quelques ouvrières de *L. humile* ont été observées dans des conteneurs, en septembre 2011, au niveau des zones de stockage des ordures du Fort de l'Eminence. Cette zone, loin de l'actuelle zone d'infestation, est un risque pour une réelle progression de la fourmi d'Argentine en dehors du village. En effet, cette zone constitue une zone d'approvisionnement importante (stockage

des déchets ménagers) régulièrement arrosée lors du nettoyage des containers.

L'île est recouverte à 74% de maquis élevé à pins d'Alep et chênes, à 9 % de forêt de chênes verts et seulement à 17 % d'espaces ouverts (village, rochers littoraux, friches), ce qui explique l'omniprésence de fourmis arboricoles telles que *C. scutellaris*, *Camponotus vagus*, *Camponotus piceus* et *Camponotus truncatus*.

C. scutellaris est un bon indicateur de la présence - ou non - de la fourmi d'Argentine, tout comme les *Messor* sp., une délimitation très démarquée des aires de répartition des *C. scutellaris* et des *L. humile* est visible à la sortie du village. En suivant le chemin depuis le village vers la pointe de la Pomme d'Or, on note la disparition des fourmis d'Argentine au profit des *C. scutellaris* et d'un cortège d'autres espèces telles que les *T. lichtensteini*, *Lasius* sp. et *P. pygmaea*. De nouvelles prospections en 2012 nous permettront de quantifier et de cartographier précisément la superficie de la zone envahie par la fourmi d'Argentine.

Lors de son étude myrmécologique de l'île de Port-Cros en 1977, BERNARD retrouve 13 espèces de fourmis déjà citées en 1959. Parmi celles-ci, nous en avons retrouvé neuf dont *T. nigerrimum*. Pour l'ensemble de ses recherches de 1959 et 1977, BERNARD cite au total 27 espèces.

Cependant, certaines espèces décrites ou signalées par cet auteur ne sont pas reconnues par la communauté scientifique

comme espèces, telles que : *Solenopsis balachowsky*, *Solenopsis insularis* et *Aphenogaster pallida* var. *leveillei*. D'autres ne vivent pas dans le sud de la France, comme *Lasius umbratus* présente notamment en Russie, Finlande, Belgique et Canada. Lors de nos recherches, nous avons référencé 28 espèces, parmi lesquelles 15 déjà citées par BERNARD. Le dépouillement des données obtenues avec les pièges Barber, l'étude des quadrats, ainsi que de nouvelles prospections, notamment de la myrmécofaune endogée, nous permettront de compléter notre étude.

Porquerolles :

L'application d'appâts chimiques sous forme de gel d'Imidaclopride réduit le nombre de fourmis d'Argentine. Cependant, seule l'expérimentation de juillet a été analysée pour le moment. De plus, l'absence de fourmis dans les boîtes au sol ne signifie pas qu'il y a eu mort des individus. Le dénombrement des fourmis d'Argentine présentes sur les arbres dans chaque placette et le dénombrement des individus sur les pistes au sol permettra d'estimer l'efficacité du protocole.

L'envahissement de l'île de Porquerolles est beaucoup plus important en superficie et en densité que celui de Port-Cros, certainement parce que l'anthropisation y est plus importante. Dans le cas de Porquerolles, l'invasion touche évidemment le village mais également une

grande partie des zones urbanisées (Hameau, cimetière, phare et sémaphore, Fort St Agathe etc.) et des zones cultivées (surtout les cultures qui nécessitent un arrosage régulier et/ou important). Ainsi les parcelles irriguées d'oliviers et dattiers présentent de nombreuses fourmis d'Argentine. Cependant, on sait qu'une diminution de l'irrigation entraîne une réduction du nombre de fourmis d'Argentine (Menke *et al.*, 2007; Menke & Holway, 2006). C'est exactement ce que nous avons observé à Porquerolles dans les parcelles de palmiers dattiers non irriguées : même si elles se situent au milieu d'une des zones les plus infestées de l'île, rares sont les fourmis d'Argentine sur ce terrain sec. Il semble y avoir un gradient d'infestation dans les oliveraies : la densité de *L. humile* décroît lorsqu'on s'éloigne du chemin principal, au bénéfice de *M. barbarus*. De plus, les fourmis d'Argentine étant friandes de liquides sucrés et de miellat, il n'est pas étonnant de les retrouver là où abondent les ressources riches en sucre (mûres, abricots, figes). Cependant, dans certaines zones comme les Mèdes, les fourmis d'Argentine semblent s'être affranchies de la présence humaine en envahissant une zone dépourvue d'accès, de cultures, d'eau et de poubelles, mais peuplée de *Carpobrotus* spp., plante grasse crassulescente qui semble constituer un facteur favorable à son maintien. Il en est de même dans la zone du phare, qui est pourtant une zone forestière. Ces infestations

montrent qu'une pénétration et un maintien de fortes populations de fourmis d'Argentine en milieu naturel sont tout à fait possible.

Précaution pour la gestion de l'invasion

La fourmi d'Argentine emploie une stratégie de dissémination par bourgeonnement à partir d'une tête de pont (le port par exemple) largement dépendante des activités humaines. Il est donc très important de veiller à ne pas propager d'individus (reines ou ouvrières plus larves) dans des lieux non infestés. Deux facteurs de risque sont actuellement à surveiller. D'abord les poubelles qui sont acheminées d'une zone très infestée (village) vers une zone non infestée (l'Eminence), ainsi que le camion qui fait régulièrement le tour de l'île et peut transporter à plusieurs kilomètres des propagules (reines ou ouvrières plus larves), prémices à de nouvelles colonisations. Ensuite, la propagation vers d'autres îles adjacentes telle que l'île de Bagaud et les îlots satellites de Port-Cros est à craindre, particulièrement dans le contexte des programmes actuels de restauration écologique des îlots qui impliquent un transfert de matériel (ratières), un transfert de personnel (main d'œuvre pour l'arrachage des *Carpobrotus* spp., dératissage, ouverture des layons, suivis scientifiques, etc.) et de conservation des populations de certains oiseaux marins (apport de nids

artificiels pour les puffins). À ce jour (juin 2011), nous n'avons pas détecté de fourmis d'Argentine à Bagaud. Afin d'éviter une nouvelle catastrophe écologique, une surveillance accrue de la myrmécofaune sur les îles satellites est souhaitable. Une inspection minutieuse de Bagaud est donc préconisée en 2012, à la fin des opérations de dératisation et de l'arrachage des *Carpobrotus sp.*, afin de détecter précocement une possible implantation de propagules de fourmis d'Argentine.

REMERCIEMENTS

La présente étude est financée par le Parc national de Port-Cros et par l'entreprise Bayer et entre dans le cadre de la thèse de LAURENCE BERVILLE financée par la région PACA. Nous remercions également nos trois stagiaires : ALICE MÉNAGER, JIM SALONE ET JULIE TANET. Merci pour votre bonne humeur et votre motivation lors des fastidieuses campagnes de terrain. Toute ma gratitude à ROBERT, PIERRE ET RICHARD pour leur patience et leur gentillesse. Un énorme merci à ARNAUD BELLEC ET KAREN BOURGEOIS pour leur aide sur le terrain et l'attention portée à mes petites questions SIG. Merci aux équipes puffins (KAREN, ALEXIS CHEVALLIER ET JEAN-BAPTISTE PONS) pour avoir grandement facilité la logistique nécessaire à la colocation. Un grand merci à PHILIPPE PONEL ET OLIVIER BLIGHT pour leurs minutieuses relectures et leurs remarques constructives. Et enfin, toute ma gratitude à JEAN-PAUL ROGER pour avoir répondu à toutes mes questions.



Annexe 3 : Mise en place de protocoles de lutte contre la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) après inventaires myrmécologiques des îles de Porquerolles et Port-Cros (Var, France).

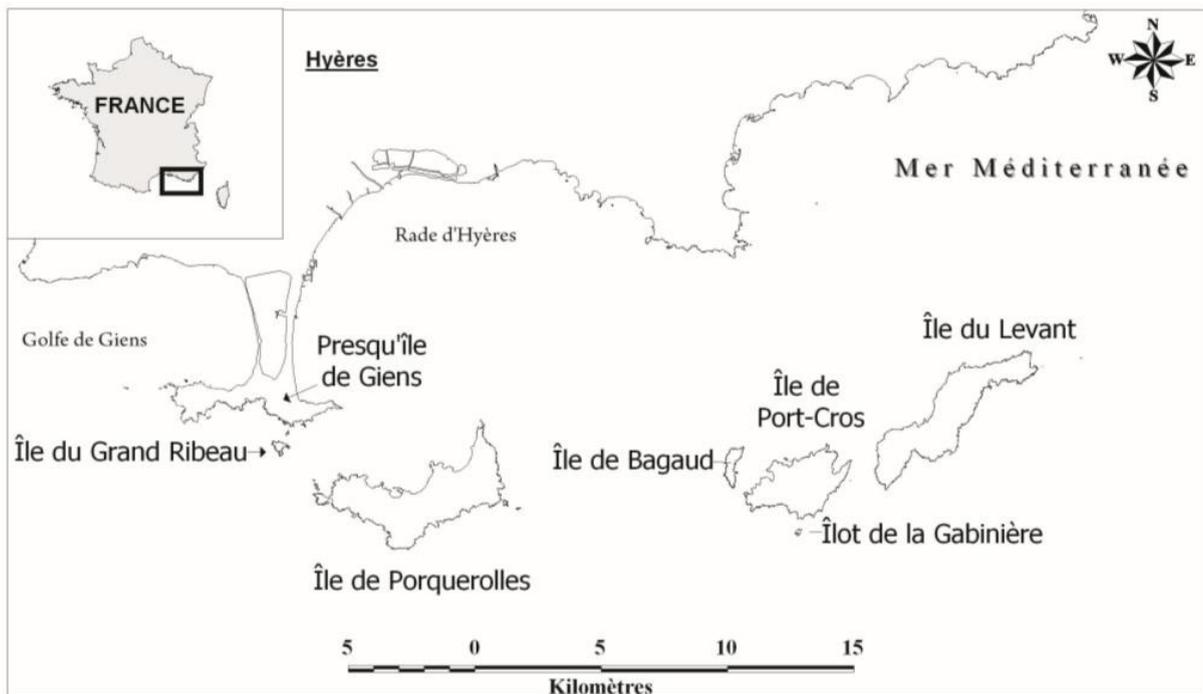
Rapport final

MOTS CLÉS

Linepithema humile, Espèce invasive, Ecosystème insulaire, Résistance, *Formicidae* Maxforce Quantum, Suivi, Piste, îles de Port-Cros et Porquerolles



Photo 3 : Ouvrière et reine de *L. humile*. Alexander Wild©



Carte 11 : Archipel des îles d'Hyères. (Mapinfo)

L'ARCHIPEL DES ÎLES D'OR

L'Archipel des îles d'Hyères aussi appelé les Îles d'Or, est un groupe de quatre îles, situé dans le département du Var, en face de la rade d'Hyères. Il est composé de l'île de Porquerolles - la plus grande-, de l'île du Levant, de l'île de Port-Cros et de l'île de Bagaud, ainsi que des nombreux îlots comme l'îlot de la Gabinière et le Rocher du Rascas (*Carte 11*). L'île de Porquerolles est située à seulement 2,5 km au Sud du continent. D'une superficie de 1 254 hectares, elle mesure 7 km dans sa plus grande longueur (d'Est en Ouest) et est large de 2,5 km du nord au sud. Son plus haut sommet atteint 142 m. L'île de Port-Cros se situe à l'Est de l'île de Porquerolles. Son plus haut sommet atteint 199 m. D'une superficie de 700 hectares, elle mesure 4,5 km dans sa plus grande longueur et est large de 2 km. Le 14 décembre 1963, le parc national de Port-Cros fut créé. Les espaces naturels de l'île de Porquerolles -propriétés de l'Etat- ont été classés en cœur de Parc par décret le 6 mai 2012 (décret n°2012-649).

CONTEXTE ENTOMOLOGIQUE

La problématique écologique de l'étude s'articule, d'une part autour d'un inventaire myrmécologique des îles de Porquerolles et Port-Cros et d'autre part sur la mise en place de protocoles de contrôles de l'expansion de la fourmi d'Argentine

(*Linepithema humile*) et sur l'actualisation de l'étendue de l'invasion par celle-ci. Dans le cadre d'une étude sur la fourmi d'Argentine, il était essentiel de connaître l'état initial du site afin d'évaluer les effets d'une opération de contrôle. Une description précise du milieu permet ainsi d'estimer la pertinence de l'opération et d'apprécier à posteriori ses répercussions sur l'écosystème dans sa globalité (Pascal & Chapuis, 2000). En Europe, son expansion s'étend sur tout le pourtour méditerranéen de la péninsule Ibérique à l'Italie en passant par la France (Blight *et al.*, 2012; Blight *et al.*, 2010b; Chopard, 1921; Giraud *et al.*, 2002). En région Provence-Alpes-Côte d'Azur, elle envahit une grande partie du littoral (Blight *et al.*, 2012; Blight *et al.*, 2010b) depuis plus d'un siècle (Chopard, 1921). Elle est absente de certaines îles telles que l'île du Planier (Berville *et al.*, 2012a), l'île Verte (Berville, 2012b), Le Grand Rousseau (Berville, 2012a), sa présence est préoccupante sur d'autres telles que l'île de Porquerolles (Berville *et al.*, 2012b), voire totale sur l'île des Embiez (Blanc, 2006). Sur d'autres îles telles que le Frioul (Berville, 2011b) ou Port-Cros (Berville, 2011c; Berville *et al.*, 2012b), elle est pour l'heure partielle, mais avec un niveau d'envahissement différent. L'île de Porquerolles se situant à quelques encablures seulement de la presque île de Giens et de l'île de Port-Cros, il était d'un grand intérêt de connaître la composition de la

myrmécofaune de cette île dans le contexte d'une invasion biologique.

Les îles de Port-Cros et Porquerolles ont fait l'objet d'études entomologiques qui ont montré la relative fragilité de l'entomofaune indigène face aux principales perturbations d'origine anthropique (Orgeas, 2003; Orgeas & Ponel, 2009; Orgeas *et al.*, 2003; Ponel & Orgeas, 2004).

Naturellement à l'œuvre depuis l'avènement de la vie sur terre, les invasions biologiques s'accroissent avec l'intervention de l'homme. En 1949, 1950, 1972 et 1973, BERNARD étudie la myrmécofaune de Port-Cros (Bernard, 1959a, 1977) et, à ces dates, la fourmi d'Argentine n'était pas encore présente sur l'île. En 1973, avant le début de l'invasion, BERNARD (Bernard, 1959a, 1977) dénombrait 27 espèces de fourmis sur l'île de Port-Cros (Berville, 2011c). Par contre, lors de leur étude publiée en 2009, les auteurs (Orgeas & Ponel, 2009) observent en 2006 pour la première fois la présence de la fourmi d'Argentine sur Port-Cros et Porquerolles. Ils font apparaître différents niveaux d'infestation selon l'île considérée et la localisation géographique. L'envahissement par la fourmi d'Argentine semble être fortement conditionné à la présence d'habitats et d'activités humaines selon des modalités fortement dépendantes de l'écologie et de la biologie de cette espèce invasive. À notre connaissance, la myrmécofaune de l'île de Porquerolles n'a fait l'objet d'aucune recherche détaillée avant

notre première étude en 2011 (Berville, 2011c). L'absence de données disponibles nous a incité à entamer une campagne de prospection destinée à fournir des premiers éléments d'inventaire.

Ce projet s'appuie donc sur un travail déjà réalisé pour le Parc national de Port-Cros par J. ORGEAS & P. PONEI (Orgeas & Ponel, 2009) pour lequel un diagnostic de l'invasion des 2 îles a été établi en 2006, année zéro de nos connaissances sur l'infestation. Sur Port-Cros, la fourmi d'Argentine était, cette année-là, cantonnée autour du village. La partie la plus infestée de l'île était localisée dans la zone de transition entre les maisons et le bois (zone de l'église et du Manoir), souvent dans les zones ayant été débroussaillées (DFCI³¹). Les auteurs notaient l'absence de la fourmi dans les zones plus éloignées, pourtant anthropisées (Fort de l'Estissac, Fort de l'Eminence, La Palud, Port-Man et La Vigie) (Orgeas & Ponel, 2009). L'envahissement de l'île de Porquerolles était en 2006 beaucoup plus important qu'à Port-Cros, en terme de surface, mais aussi en densité. Outre le village et les zones habitées en général, la fourmi d'Argentine était fortement présente dans les zones agricoles (Vergers, Oliveraies, etc.) où les systèmes d'irrigation assurent un taux d'humidité adéquat pour la fourmi. Les auteurs signalaient un faible niveau d'infestation dans les zones boisées.

³¹ Aménagement pour la Défense de la Forêt Contre les Incendies.



Photo 4: Aspirateur à insectes



Photo 5 : Bouchons- Appâts avec du miel biologique



Photo 6 : Piège Barber

Il est important de garder en mémoire que la grande puissance démographique de cette espèce exotique envahissante, ajoutée à la variété des ressources qu'elle exploite, donne à cette fourmi la capacité d'interférer avec les composantes majeures de l'écosystème, à savoir plantes et insectes. La myrmécochorie¹ (Christian, 2001) ainsi que la pollinisation (Blancafort & Gomez, 2006) vont être altérées, la structure et la composition de l'écosystème se verront donc également modifiées.

Ce rapport s'articule autour des résultats de l'étude de la myrmécofaune obtenus à l'issue du traitement des données biologiques collectées sur le terrain entre 2010 et 2012. L'objectif principal était d'établir un état zéro préliminaire de la myrmécofaune présente sur île de Porquerolles et une actualisation sur l'île de Port-Cros, afin d'établir des points de comparaison de la biodiversité myrmécologique entre les zones envahies et non envahies. Pour cela un inventaire du milieu a été effectué dans/et à la périphérie des zones envahies par la fourmi d'Argentine, à proximité des parcelles choisies pour notre étude.

MATÉRIELS ET MÉTHODES :

Inventaires myrmécologiques des îles de Porquerolles et Port-Cros

La prospection mise en place vise principalement les fourmis terricoles de surface, habitant sous les pierres, dans le sol, vivant dans les arbres et dans les fentes des rochers. Ces fourmis constituent la majorité de la faune myrmécologique française, mais d'autres modes de récolte devront concerner les sociétés vivant dans le domaine endogé². Quatre méthodes d'échantillonnages complémentaires ont été utilisées :

Chasse à vue

Une chasse à vue est une prospection visuelle des différents types d'habitat, durant laquelle la surface prospectée est parcourue au hasard selon une succession d'observations. Chaque site est géo-référencé³ et décrit grâce à une fiche de terrain (indice anthropique, description de l'habitat). Ce protocole permet 1.) d'observer de nombreuses espèces, 2.) de connaître leurs préférences d'habitats, 3.) d'estimer la surface envahie par la fourmi d'Argentine et 4.) de positionner les limites d'un éventuel « front » de colonisation à partir des villages. Les prospections de l'île de Porquerolles ont été effectuées durant 28 jours et celles de l'île de Port-Cros durant 12 jours. La totalité des individus observés a été soit déterminée sur le terrain, soit prélevée grâce à un aspirateur à insecte puis déterminée au laboratoire sous un stéréomicroscope Leica MZ12.

¹ Dispersion des diaspores (fruits, graines, spore et/ou propagule) par les fourmis

² Se dit d'un organisme qui vit dans le sol. Ici à plus de 30 cm de profondeur

³ UTM-WGS 84 : Garmin ± 5m.

Transect 1 Porquerolles : Culture Figuier « A » (CFA) Zone à <i>figuiers</i> (<i>Ficus caricas</i>) et <i>Graminées</i>	Transect 2 Porquerolles : Culture Figuier « B » (CFB) Zone à <i>figuiers</i> (<i>Ficus caricas</i>) et <i>Graminées</i>	Transect 3 Porquerolles : Culture muriers (CM) Zone à <i>muriers</i> (<i>Morus alba</i>) et <i>Graminées</i>	Transect 4 Porquerolles : Culture Pêchers (CP) Zone à <i>pêchers</i> (<i>Prunus sp.</i>) et <i>Graminées</i>	Transect 5 Porquerolles : Culture / DFCI "A"(COA) Zone à oliviers (<i>Olea europaea</i>) et <i>Graminées</i>
Transect 6 Porquerolles : Culture / DFCI "B"(COB) Zone à oliviers (<i>Olea europaea</i>) et <i>Graminées</i>	Transect 7 Porquerolles : Matorral bas (MB) <i>Crithmum maritimum</i> , <i>Lotus allionii</i> , <i>Euphorbia characias</i> , <i>Pistacia lentiscus</i> , <i>Carpobrotus sp.</i> et <i>Cistus spp.</i>	Transect 8 Porquerolles : Arrière plage (AR) <i>Pinus halepensis</i> , <i>C. maritimum</i> L. <i>cytisoïdes</i> , <i>Anthyllis barba-jovis</i> , <i>Juncus acutus</i> et <i>Sonchus glaucescens</i> Litière herbier à Posidonie	Transect 9 Porquerolles : Forêt d'Eucalyptus (FE) <i>Quercus ilex</i> , <i>Smilax. aspera</i> & <i>Ruscus aculeatus</i>	Transect 10 Porquerolles : Forêt de chênes verts (FCV) Zone dense à <i>Quercus ilex</i> et <i>Phillyrea angustifolia</i> , <i>S. aspera</i> , <i>Arbutus unedo</i> & <i>Erica arborea</i>
Transect 1 Port-Cros : Pelouse à asphodèles (P) <i>Daucus gindidium</i> , <i>Cistus salviaefolius</i> , <i>Anagalesis arvensis</i> & <i>Pistachia lentiscus</i>	Transect 2 Port-Cros : Litière à arbousiers et ronces (L) <i>Quercus ilex</i> , <i>Smilax aspera</i> & <i>Ficus carica</i>	Transect 3 Port-Cros : Forêt dense de chênes verts (FDCV) <i>Quercus ilex</i> , <i>A. unedo</i> & <i>S. aspera</i>	Transect 4 Port-Cros : Forêt mixte (FMCV) <i>Quercus ilex</i> , <i>Euphorbia characias</i> , <i>Erica arborea</i> , <i>A. unedo</i> & <i>S. aspera</i>	Transect 5 Port-Cros : Arrière-plage (Village) (AR) <i>C. maritimum</i> & <i>P. halepensis</i> Litière à herbier à posidonie
Transect 6 Port-Cros : Banquette de posidonies et laisse de mer (BP) <i>Crithmum maritimum</i> , <i>Limonium minutum</i> , <i>Anthyllis barba-jovis</i> & <i>Euphorbia characias</i>	Transect 7 Port-Cros : Zone humide (ZH) <i>Arbutus unedo</i> , <i>Quercus ilex</i> , <i>R. aculeatus</i> & <i>S. aspera</i>	Transect 8 Port-Cros : Restanque (R) <i>Quercus ilex</i> , <i>Cistus salviaefolius</i> , <i>P. lentiscus</i> & <i>Daucus gindidium</i>	Transect 9 Port-Cros : Urbain (U) <i>Nerium oleander</i> , <i>Opuntia ficus-indica</i> , <i>Olea europaea</i> & <i>A. barba-jovis</i>	

Tableau 22 : Caractéristiques des transects sur Port-Cros et Porquerolles

Appâts

Les appâts constituent une technique permettant une cartographie plus fine des zones envahies par la fourmi d'Argentine. Dans les zones des villages, cette technique permet l'observation des fourmis d'Argentine suivant un quadrillage défini par l'emplacement des appâts. Les appâts sont constitués de quelques gouttes de miel biologique au fond d'un bouchon plastique (tous identiques, de type bouteille d'eau). Chaque bouchon est géographiquement référencé. Les bouchons ont été disposés tôt le matin afin d'éviter les pertes dues à la présence des touristes et pour permettre aux fourmis d'Argentine de trouver ces sources de nourriture avant les grosses températures de la mi-journée.

La prospection de l'île de Porquerolles a été effectuée les 12 et 22 mai 2011 (2 manipulateurs). Cent quatre-vingt-sept bouchons remplis de miel ont été disposés entre 5h30 et 10h00 afin de connaître la répartition de la fourmi d'Argentine. Celle du village de Port-Cros a été effectuée le 14 juillet 2011 de 6h à 9h (2 manipulateurs). Quarante-cinq bouchons de miel ont été disposés.

Pitfall traps ou Pièges Barber

L'échantillonnage par la méthode des « *Pitfall traps* », ou pièges Barber consiste à piéger la faune mobile au moyen de pièges enterrés. Elle a l'avantage de pouvoir être

pratiquée par un non spécialiste et d'être efficace quel que soit le type d'habitat, ainsi que d'assurer un suivi standardisé sans biais d'échantillonnage majeur. Un récipient en plastique de 70 mm de profondeur et 30 mm de diamètre est placé dans le sol, le sommet du récipient arrivant au ras du sol. Il est rempli au $\frac{3}{4}$ d'un mélange non attractif de propylène glycol qui agit comme conservateur en évitant la putréfaction des insectes récoltés et de quelques gouttes de liquide de vaisselle (agent tensioactif) qui font tomber les individus au fond du récipient (*Photo 6*).

Cette méthode d'échantillonnage permet d'obtenir une image de l'entomofaune pour un site. Elle ne crée pas de biais de distribution liée à la sensibilité olfactive des insectes (Abensperg-Traun & Steven, 1995). Elle donne une estimation de la faune active au sol en fonction de la densité des insectes et de leur mobilité (Greenslade, 1973).

Le maillage de pièges a été installé dans différents milieux. Ils ont été disposés selon un réseau de 10 transects pour Porquerolles (*Carte 12*) et de 9 transects pour Port-Cros (*Carte 13*), chaque transect étant composé de 10 pièges espacés de 5 m (2 manipulateurs). Ce maillage permet d'évaluer la richesse et l'abondance de la faune locale, la distribution de la fourmi d'Argentine -si elle est présente dans l'écosystème- et son rôle sur la biodiversité locale. La totalité des individus observés a été triée et déterminée

au laboratoire sous un stéréomicroscope Leica MZ12.

Placettes

Cette méthode consiste à rechercher tous les individus présents dans une surface donnée, au niveau des arbres, de la litière, sous les pierres et dans les premiers centimètres du sol. Deux placettes de 10m² ont été disposées à 20m de part et d'autre de la ligne de chacun des transects des pièges Barber (*Carte 12 & Carte 13*). Il s'agit de placettes circulaires de 10 m² (rayon de 1,79m *Figure 30, page 199*) dont le centre est repéré selon ses coordonnées géographiques. Chaque placette a été minutieusement observée pendant 20 minutes. Pour chaque transect, les deux placettes ont été contrôlées le même jour et au même moment par deux observateurs.

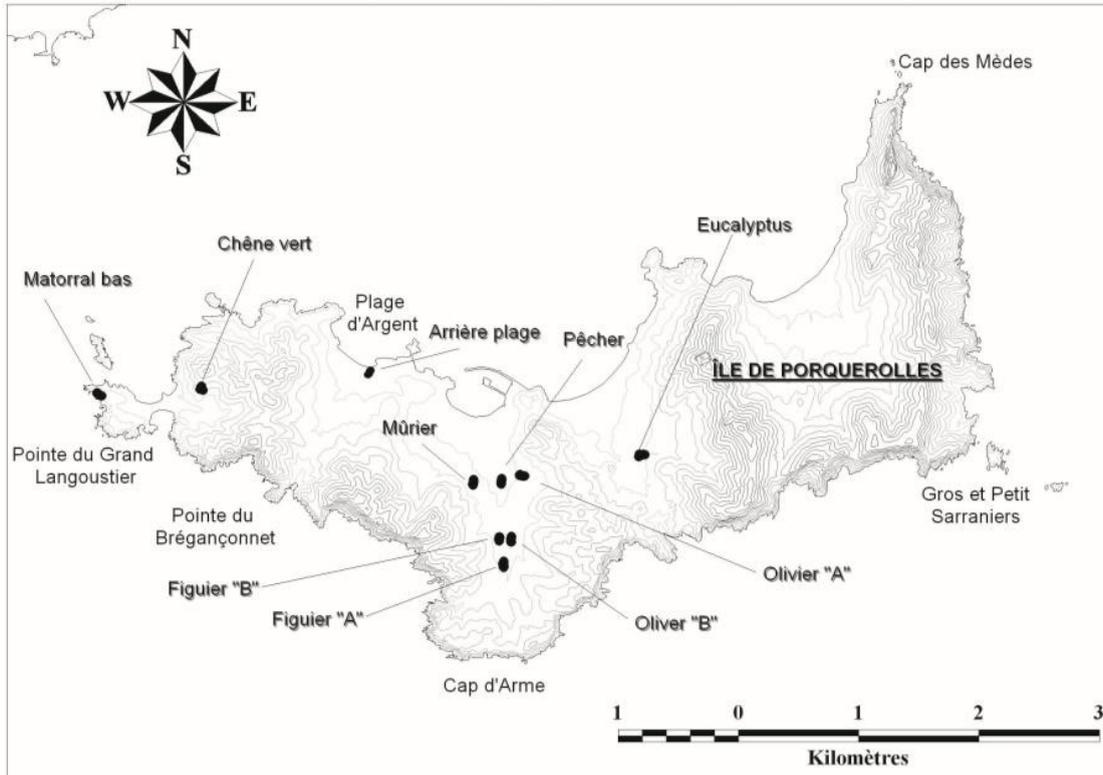
Mise en place du protocole de lutte contre L. humile

La technique habituelle pour éliminer les fourmis d'Argentine des zones envahies consiste à localiser les différents nids et à les éliminer en pulvérisant de l'insecticide (Gomez Abal & Espadaler Gelabert, 2004). Mais, à cause de la structure sociale de la fourmi d'Argentine, cette méthode est inefficace et surtout aggrave la situation en provoquant une fragmentation du nid et une colonisation des zones adjacentes (Swoboda

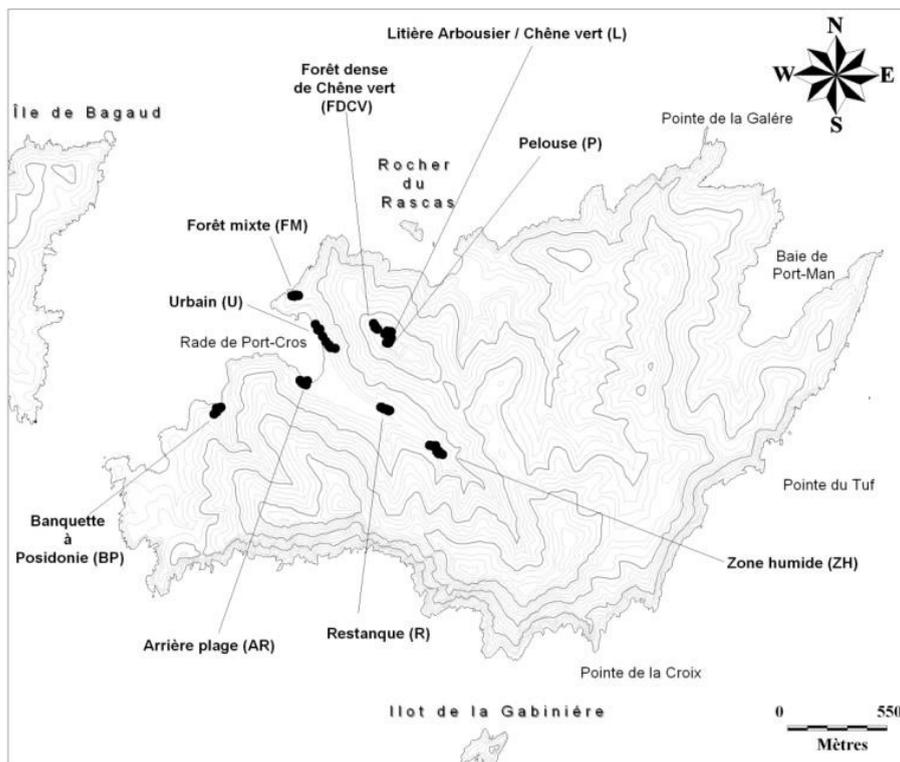
& Miller, 2003). Contrôler l'expansion de l'invasion de la fourmi d'Argentine constitue l'objectif à atteindre.

Une approche chimique consiste à affaiblir la population de fourmis d'Argentine par distributions répétées d'appâts toxiques à proximité des nids principaux. Lors de nos études antérieures (Blight *et al.*, 2011) une mise à disposition d'appâts toxiques à proximité immédiate de nids de la fourmi d'Argentine a entraîné une diminution de la densité des fourmis. Ces études ont montré la nécessité d'un suivi dans l'application du produit. Ce procédé a été réalisé sur l'île de Porquerolles, non plus à l'échelle d'un nid mais étendu à l'échelle d'une parcelle de figuiers une première fois en juin et une seconde fois en juillet 2011.

Carte 12 : Carte de la répartition des pièges Barber et des placettes sur Porquerolles.



Carte 13 : Carte de la répartition des pièges Barber et des placettes sur Port-Cros.



Évaluation de la densité de la fourmi d'Argentine dans une parcelle

L'évaluation de la densité de la fourmi d'Argentine, en Juin comme en Juillet, a été effectuée par trois différentes méthodes : Quatre quadrats expérimentaux (A, B, C & Témoin, chacun de 49m², *Figure 36*) ont été mis en place dans la parcelle de figuiers. Dans chaque quadrat expérimental, 16 boîtes ont été disposées (Caubère® 107 x 68 x 24 mm, *Figure 33*) percées de six trous (3mm de diamètre) et espacées de 1,50 m. Cette méthode consiste à déposer du miel ou de l'appât toxique dans des boîtes préalablement percées permettant ainsi aux fourmis de se nourrir puis à évaluer la quantité de produits récoltés par soustraction du poids après récolte au poids avant récolte (9; 423). Les boîtes sont au préalable pesées grâce à une balance portable (OHAUS®, Scout Pro X123, précision 0,001g, *Figure 34*) et marquées. Le marquage permet de toujours positionner la même boîte dans la même position et ainsi éviter de repeser les boîtes à vide chaque jour. Une boîte avec du miel sera disposée dans la placette sans accès pour les fourmis (grillage au niveau des trous et du ruban adhésif au niveau de l'ouverture) afin de soustraire à nos calculs la perte du poids due à l'évaporation (n=4).

Figure 35 : Schéma d'une parcelle de figuiers, avec les 4 quadrats expérimentaux (A, B, C & Témoin).

Figure 36 : Schéma d'un quadrat avec les 16 boîtes espacées d'un 1.5 m et nommées (a, b ... p), la boîte témoin de l'évaporation, ainsi que les deux figuiers et la piste.



Figure 33 : Boîtes Caubère®.



Figure 34: Balance portable OHAUS®, Scout Pro X123.

Figure 35

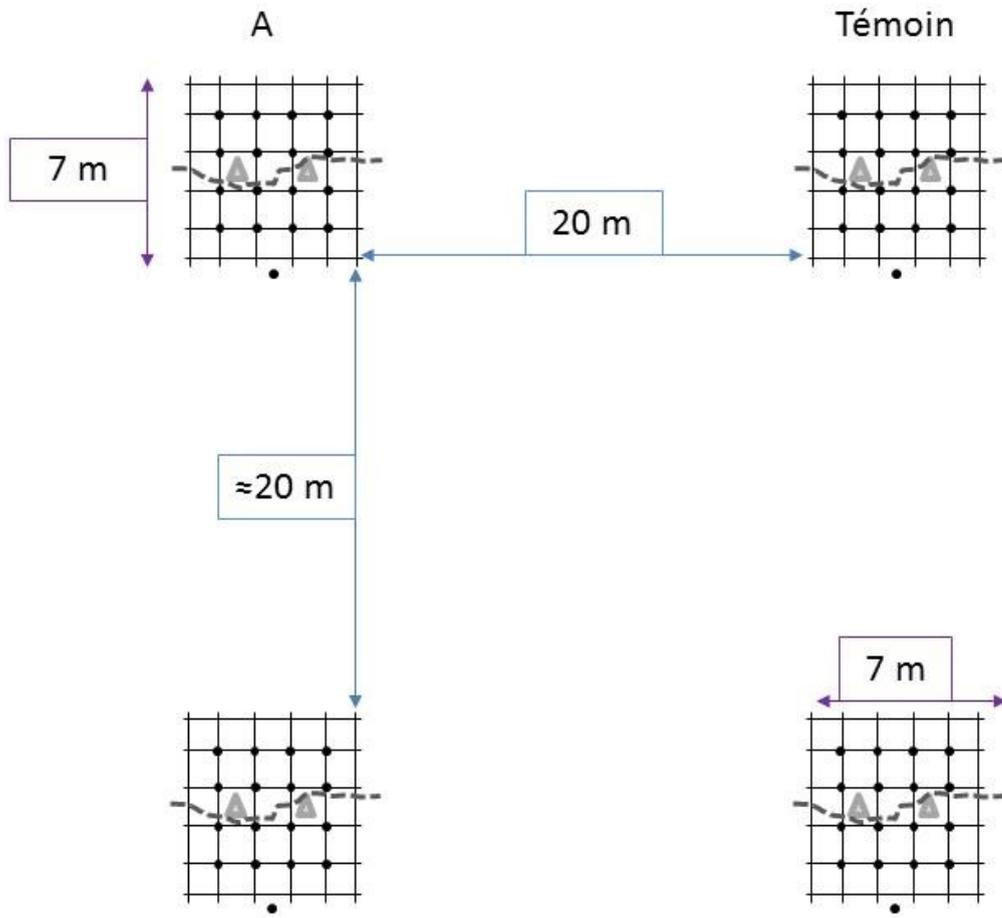
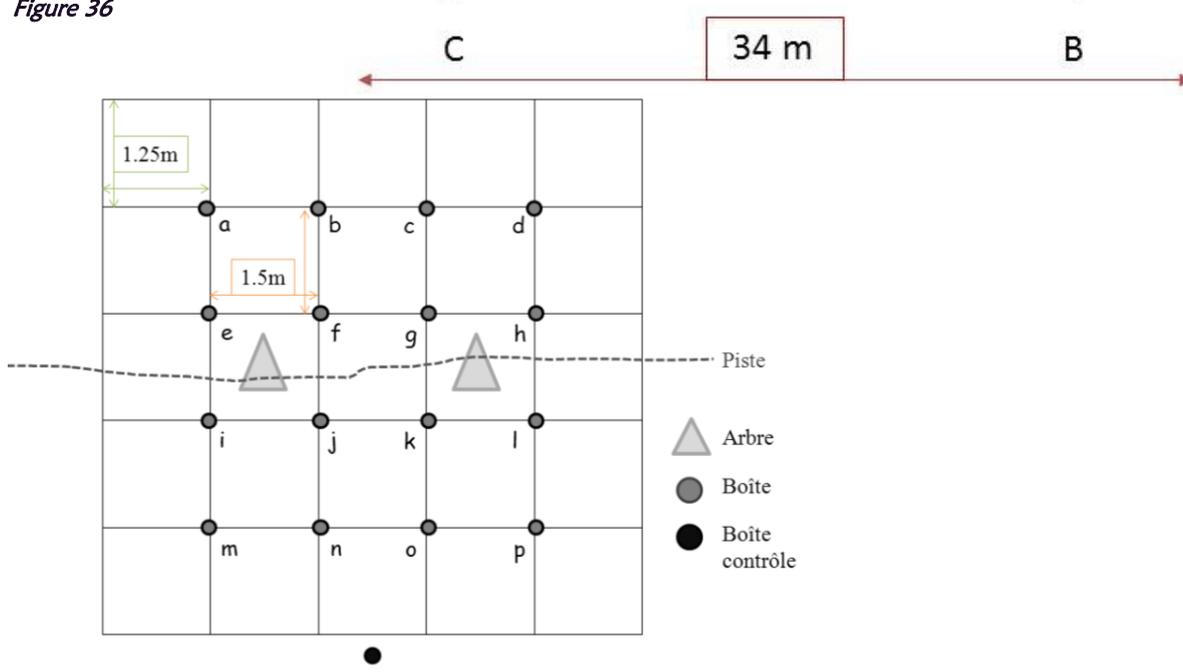


Figure 36



Le premier jour de l'expérience ($T_{=0}$) toutes les boîtes ont été approvisionnées avec du miel biologique à midi. Cette estimation du niveau d'infestation par la fourmi d'Argentine des placettes nous permet d'avoir un prétraitement, pour contrôle ($T_{=0}$). Chaque jour, chacune des boîtes de chaque placette a été observée 5 fois (8:30, 9:30, 17 :30, 18 :30 & 19h30). Un dénombrement des individus et des espèces a été effectué pour chaque relevé. Pour T_0 , $n=$ (16 boîtes x 4 placettes x 5 réplicats = 320 dénombrements).

Dans chacun des quatre quadrats, des pistes de fourmis d'Argentine ont été recherchées et marquées pour un suivi. Cinq fois par jour (8:30, 9:30, 17 :30, 18 :30 & 19h30), dans chaque quadrat, un décompte du nombre de fourmis d'Argentine passant sur une piste à un point donné pendant une minute a été effectué par deux observateurs au même moment. Cette méthode permet d'estimer le taux d'infestation et de ré-infestation en fonction des heures de la journée et de la durée du traitement. Pour T_0 , $n=$ 2 pistes/observateur x 4 placettes x 5 réplicats = 40 décomptes.

Dans chacun des quadrats, un observateur comptabilisait le nombre de fourmis d'Argentine présentes dans les arbres au même moment par deux observateurs et cela cinq fois par jour (8:30, 9:30, 17 :30, 18 :30 & 19h30). Les décomptes étaient effectués de bas en haut. Au vue de la vitesse de déplacement des fourmis d'Argentine

ainsi que de la configuration des arbres nous obtenons une estimation du nombre d'individus/arbre. Pour T_0 , $n=$ 2 arbres/observateur x 4 placettes x 5 réplicats = 40 décomptes.

Traitement par dépôt d'appâts chimiques

Les jours suivants (de $T_{=1}$ à $T_{=13}$), les mêmes protocoles que lors de l' « Evaluation de la densité de la fourmi d'Argentine dans une parcelle » ont été appliqués pour le suivi de la densité de la fourmi d'Argentine durant le dépôt des appâts chimiques.

Le jour suivant ($T_{=1}$), toutes les boîtes furent enlevées, pesées et lavées entre 10h et 12h. Un dépôt d'appâts chimiques (Maxforce Quantum© insecticide, Bayer® - Principe actif : gel d'imidacloprid 0,03 %) a été effectué dans les boîtes des trois quadrats expérimentaux. Les boîtes du quadrat contrôle ont été approvisionnées en miel biologique ($n=16$). La boîte permet de protéger le gel d'imidacloprid des possibles débris qui pourraient venir s'y coller, faussant ainsi la pesée en fin de journée. Ce dispositif sécurisé, mis au point au laboratoire, permet en outre de protéger la faune locale contre une manipulation accidentelle. Le même protocole a été utilisé chaque jour entre $T_{=1}$ et $T_{=13}$ $n=$ 16 boîtes x 4 placettes x 5 réplicats x 13 = 4 160 dénombrements. Cette méthode permet d'estimer le taux d'infestation en fonction de la durée du traitement.

Le décompte des individus sur piste de fourmi d'Argentine permet d'estimer le taux de ré-infestation en fonction des heures de la journée et de la durée du traitement (n= 2 pistes/observateurs x 4 placettes x 5 réplicats x 13 jours = 520 décomptes).

Le décompte des fourmis d'Argentine dans les arbres permet d'estimer l'impact du traitement sur les nids présents dans celui-ci (n= 2 arbres/observateur x 4 placettes x 5 réplicats x 13 jours = 520 décomptes).

Evaluation de la densité de la fourmi d'Argentine dans une parcelle après traitement

Le dernier jour (T₁₄) l'appât toxique fut remplacé par du miel biologique afin de comparer le taux d'invasion de la fourmi d'Argentine avant *versus* après l'application du protocole de lutte.

RÉSULTATS

Inventaires myrmécologiques :

Chasse à vue sur Porquerolles

La prospection par chasse à vue sur les 28 jours a permis l'observation de 2 484 sites géo-référencés avec 28 espèces de fourmi (*Carte 15 & Tableau 24*).

Les fourmis d'Argentine représentent plus de 44% des observations. Des nids impressionnants de plusieurs milliers

d'individus ont été observés dans tout le nord de l'île (*Carte 14*). On estime grâce à l'utilisation d'outils géomatiques³⁵, la surface de l'île de Porquerolles envahie par les fourmis d'Argentine à 185 hectares soit environ 14% de l'île.

La fréquence d'occurrence (F) d'une espèce est le rapport exprimé en pourcentage du nombre d'observations où cette espèce est notée au nombre total d'observations effectués :

$$F = (Pa/p) \times 100$$

-Pa est le nombre total d'observations contenant l'espèce prise en considération.

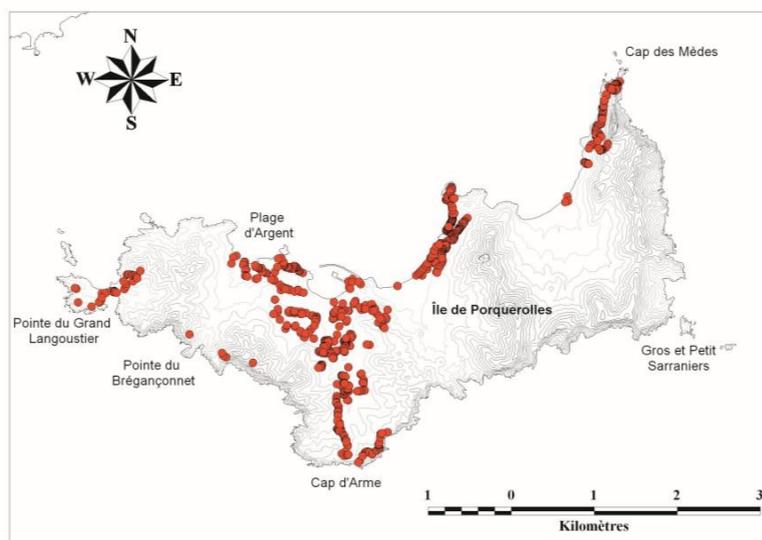
-P est le nombre total d'observations faites (ici 2 484).

On notera le cas de la Pointe Prime, où côté île de Porquerolles, sur plusieurs centaines de mètres seules les fourmis d'Argentine et des *Plagiolepis pygmaea* ont été observées. Côté presque île de Prime, séparée du reste de l'île par moins de 30 mètres de banc de sable, 5 espèces se partagent ce petit bout de terre : *Crematogaster scutellaris*, *Camponotus lateralis*, *Camponotus sylvaticus*, *Pheidole pallidula* et *Plagiolepis pygmaea*. On y note l'absence de la fourmi d'Argentine (*Carte 14*).

³⁵ Utilisation d'outils informatiques. Ici, MapInfo™ 7.5 (2004)

<i>Espèces</i>	Nombre d'observation (PA)	F
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	57	2.3
<i>Camponotus aethiops</i>	6	0.2
<i>Camponotus (colobopsis) truncatus</i>	9	0.4
<i>Camponotus fallax</i>	1	0.0
<i>Camponotus foreli</i>	2	0.1
<i>Camponotus lateralis</i>	98	3.9
<i>Camponotus piceus</i>	61	2.5
<i>Camponotus sylvaticus</i>	65	2.6
<i>Camponotus vagus</i>	59	2.4
<i>Crematogaster auberti</i>	1	0.0
<i>Crematogaster scutellaris</i>	411	16.5
<i>Crematogaster sordidula</i>	6	0.2
<i>Lasius gr. alienus</i>	55	2.2
<i>Lasius myops</i>	3	0.1
<i>Lasius gr. niger</i>	78	3.1
<i>Linepithema humile</i>	1092	44.0
<i>Messor barbarus</i>	94	3.8
<i>Messor bouvieri</i>	11	0.4
<i>Pheidole pallidula</i>	140	5.6
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	154	6.2
<i>Ponera testacea</i>	1	0.0
<i>Solenopsis sp.</i>	7	0.3
<i>Temnothorax angustulus</i>	2	0.1
<i>Temnothorax lichtensteini</i>	19	0.8
<i>Temnothorax parvulus</i>	8	0.3
<i>Temnothorax sp.</i>	7	0.3
<i>Temnothorax unifasciatus</i>	5	0.2
<i>Tetramorium gr. caespitum</i>	32	1.3
Total :	2484	

Tableau 23 : Nombre et noms des espèces de fourmis observées sur l'île de Porquerolles durant les chasses à vue.



Carte 14 : Localisation des fourmis d'Argentine sur l'île de Porquerolles durant les chasses à vue.

Chasse à vue sur Port-Cros

La prospection par chasse à vue sur les 12 jours a permis l'observation de 907 sites géo-référencés avec 28 espèces de fourmis (*Carte & Erreur ! Source du renvoi introuvable.*). Les *Creumatogaster scutellaris* représentent plus de 28% des observations. On notera le cas des poubelles de l'Eminence. En effet, les conteneurs à ordures de toute l'île sont conservés avant rapatriement sur le continent à côté de ce fort. Ce fort est loin du village et donc de la zone à fourmis d'Argentine et pourtant quelques individus isolés ont été observés en septembre 2011 dans les conteneurs (durant la dératisation de Bagaud) et enfin des nids le 17 Avril 2012. Pour l'heure, les fourmis d'Argentine semblent contenues aux conteneurs et aux bords du chemin qui mène du village à l'Eminence, mais avec le temps elles devraient commencer à envahir ce milieu propice à leurs installations. On estime la surface de l'île de Port-Cros envahie par les fourmis d'Argentine à 6,9 hectares soit environ 1% de l'île.

<i>Lasius gr. alienus</i>	44	4.9
<i>Lasius gr. niger</i>	35	3.9
<i>Lasius sp.</i>	24	2.6
<i>Linepithema humile</i>	123	13.6
<i>Messor bouvieri</i>	27	3.0
<i>Messor barbarus</i>	8	0.9
<i>Myrmica specioidea</i>	1	0.1
<i>Pheidole pallidula</i>	49	5.4
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	64	7.1
<i>Ponera testacea</i>	2	0.2
<i>Tapinoma nigerrimum</i>	7	0.8
<i>Temnothorax lichtensteini</i>	6	0.7
<i>Temnothorax parvulus</i>	2	0.2
<i>Temnothorax sp.</i>	21	2.3
<i>Temnothorax unifasciatus</i>	7	0.8
<i>Tetramorium gr. caespitum</i>	55	6.1
Total :	907	

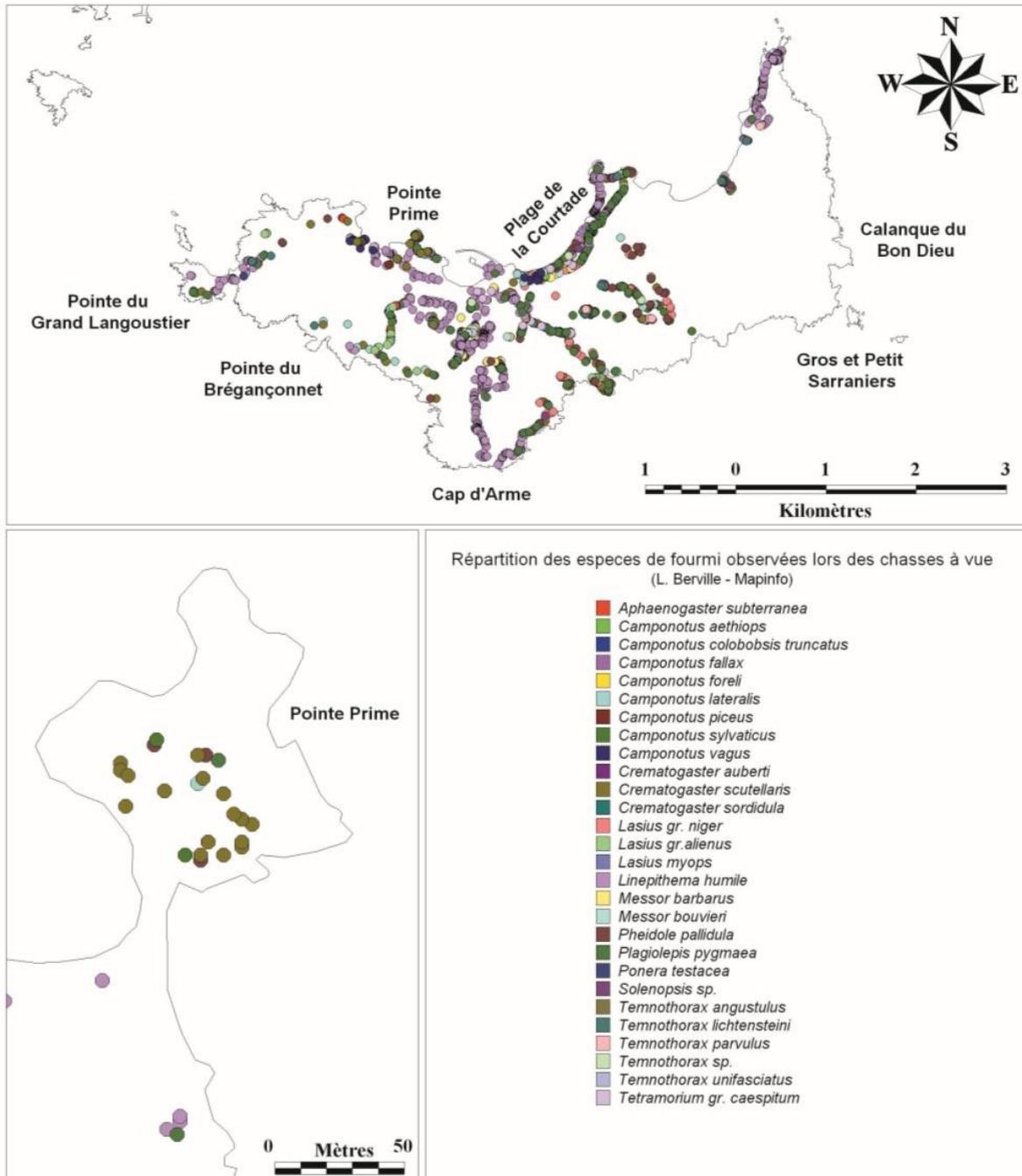
Carte 15 : Localisation des espèces de fourmis observées durant chasses à vue sur l'île de Proquerolles

Carte 16 : Localisation des espèces de fourmis observées durant chasses à vue sur la pointe prime.

Carte 17 : Localisation des espèces de fourmis observées durant les chasses à vue sur l'île de Port-Cros

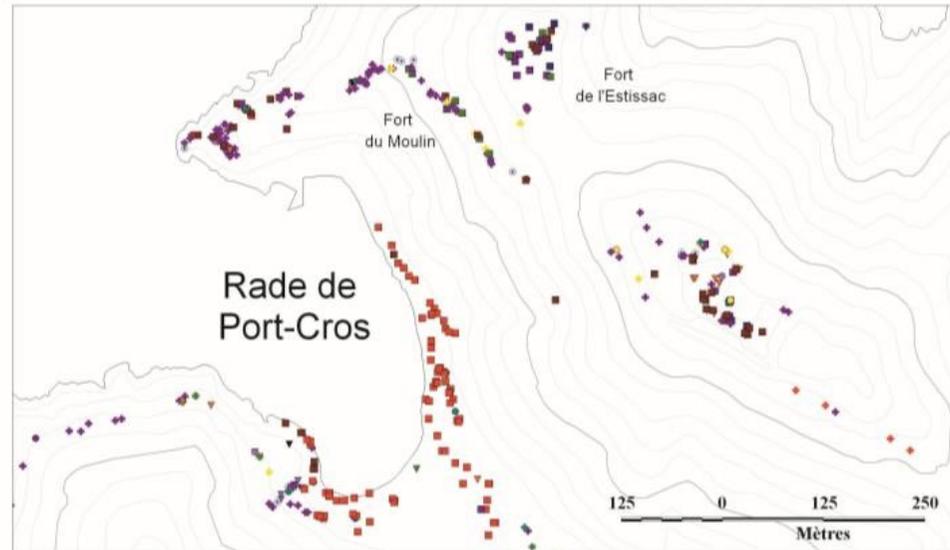
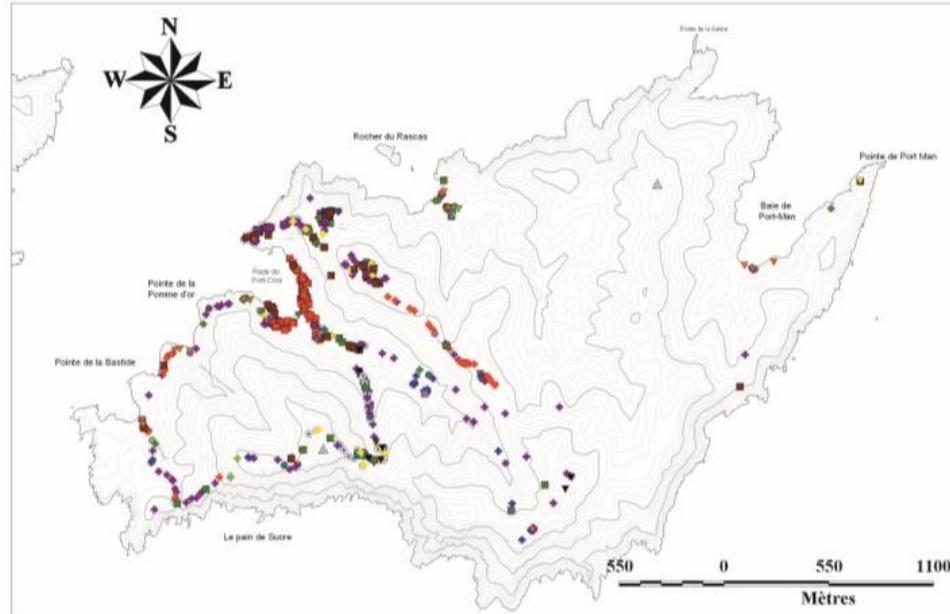
Carte 18: Localisation des espèces de fourmis observées durant les chasses à vue dans le village de Port-Cros

Espèces :	Nbre obs	F
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	81	8.9
<i>Camponotus colobopsis truncatus</i>	3	0.3
<i>Camponotus fallax</i>	1	0.1
<i>Camponotus lateralis</i>	36	4.0
<i>Camponotus piceus</i>	14	1.5
<i>Camponotus sylvaticus</i>	18	2.0
<i>Camponotus vagus</i>	8	0.9
<i>Creumatogaster auberti</i>	2	0.2
<i>Creumatogaster scutellaris</i>	256	28.2
<i>Creumatogaster sordidula</i>	4	0.4
<i>Hypoconerops eduardi</i>	7	0.8
<i>Lasius myops</i>	2	0.2



Carte 15 :

Carte 16 :



Myrmecofaune observée lors des chasses à vue.

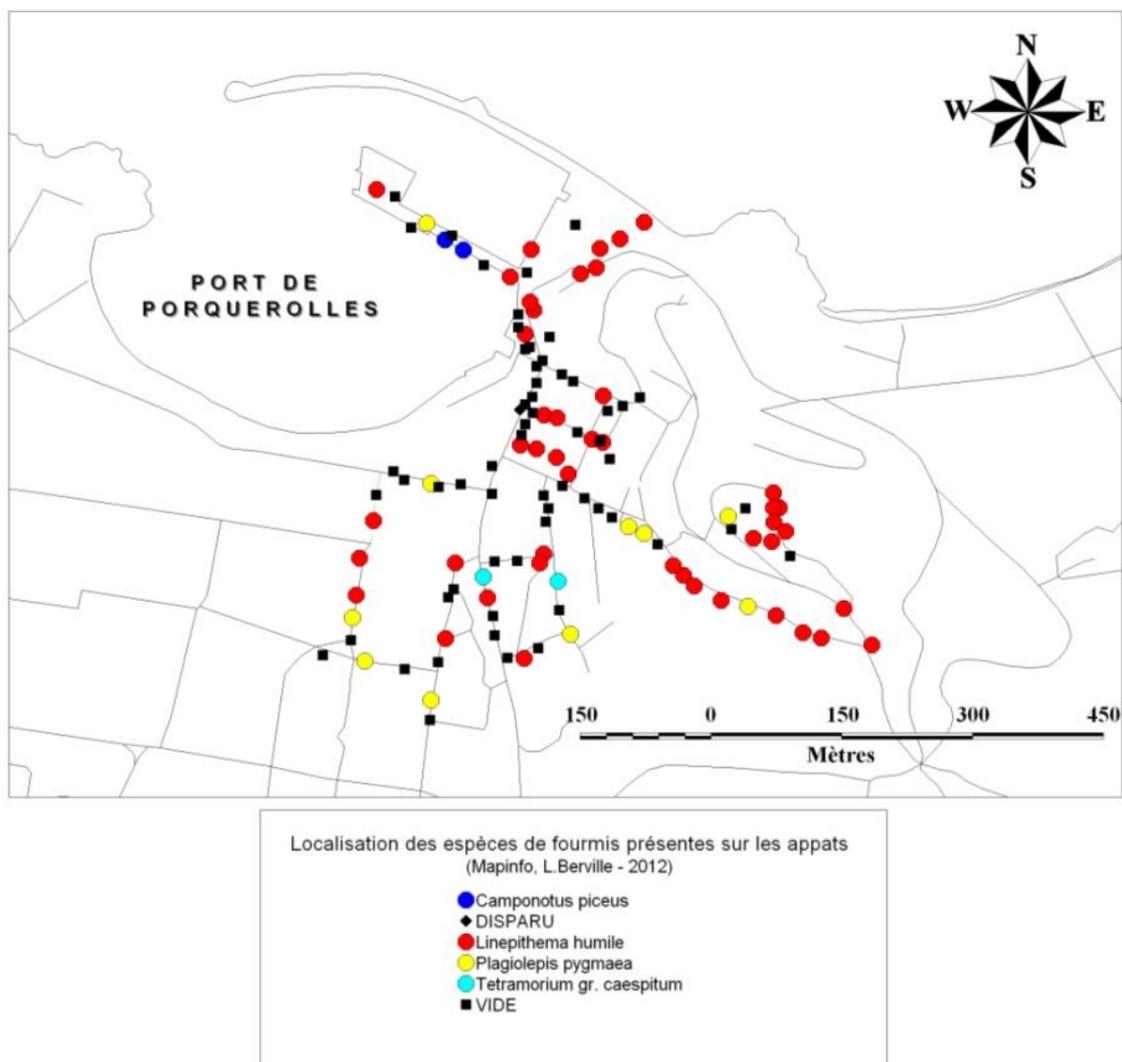
- *Aphaenogaster subterranea*
- *Camponotus colobopsis truncatus*
- *Camponotus fallax*
- *Camponotus lateralis*
- *Camponotus piceus*
- *Camponotus sylvaticus*
- *Camponotus vagus*
- ✦ *Crematogaster scutellaris*
- ✦ *Crematogaster sordidula*
- ✦ *Hypoponera eduardi*
- ✦ *Lasius grandis*
- ✦ *Lasius myops*
- ✦ *Lasius neglectus*
- ✦ *Lasius niger*
- ✦ *Lasius sp.*
- *Linepithema humile*
- *Messor bouvieri*
- *Messor sp.*
- *Myrmica specioides*
- *Pheidole pallidula*
- *Plagiolepis pygmaea*
- *Ponera testacea*
- ▼ *Tapinoma nigerrimum*
- ▼ *Tapinoma sp.*
- ▼ *Temnothorax lichtensteini*
- ▼ *Temnothorax parvulus*
- ▼ *Temnothorax sp.*
- ▼ *Temnothorax unifasciatus*
- ▼ *Tetramorium gr. caespitum*

Carte 17

Carte 18

Appâts sur Porquerolles

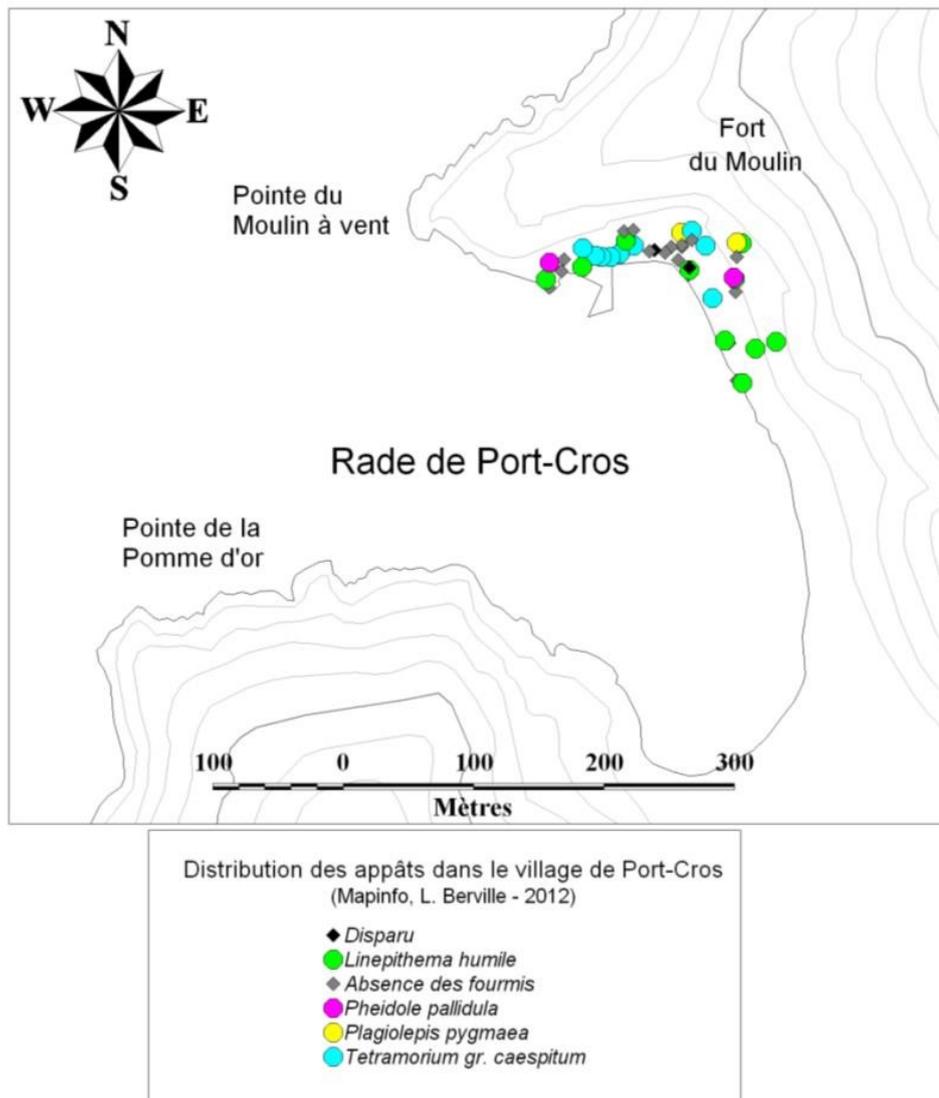
La prospection du village de Porquerolles effectuée avec 187 bouchons de miel a permis l'observation de 4 espèces (*Camponotus piceus*, *L. humile*, *Plagiolepis pygmaea* et *Tetramorium gr. caespitum*). Les fourmis d'Argentine ont été observées sur 74% des appâts découverts par des fourmis (*Carte 16*). Un bouchon n'a jamais été retrouvé et 65 n'ont pas été découverts pas les fourmis.



Carte 16 : Localisation des espèces de fourmis dans le village

Appâts sur Port-Cros

La prospection du village de Port-Cros effectuée le 14 Juillet 2011 avec 45 bouchons de miel a permis l'observation de 4 espèces. Deux bouchons n'ont jamais été retrouvés et 22 n'ont pas été découverts pas les fourmis. Un bouchon a révélé la présence simultanée de 3 espèces (*L. humile*, *Plagiolepis pygmaea* et *Tetramorium gr. caespitum*) et deux autres ont révélé la présence de *L. humile* avec *Pheidole pallidula* ou avec *P. pygmaea*. Les fourmis d'Argentine ont été observées sur 54% des appâts découverts par des fourmis (*Carte 17*).



Carte 17 : Localisation des espèces de fourmis dans le village de Port-Cros

Pitfall traps sur Porquerolles

Sur les 100 pièges Barber placés sur l'île de Porquerolles en 2011, 6 pièges ont été en

Les pièges Barber ont permis l'observation de 384 individus que nous avons déterminés et classés en 14 espèces de fourmis (**Tableau 26**). Les fourmis d'Argentine ont la plus forte fréquence d'occurrence.

Espèces :	AR	FCV	FE	CFA	CFB	MB	CM	COA	COB	CP	Total:
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Camponotus aethiops</i>	-	-	-	-	-	1	1	-	3	-	5
<i>Camponotus lateralis</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Camponotus piceus</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Crematogaster scutellaris</i>	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>Crematogaster sordidula</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
<i>Linepithema humile</i>	7	2	1	6	-	9	7	-	-	7	39
<i>Messor barbarus</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Monomorium salomosis</i>	-	-	-	-	-	-	7	-	9	-	16
<i>Pheidole pallidula</i>	-	-	2	-	-	-	-	5	-	-	7
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	-	-	-	-	1	2	2	-	-	-	5
<i>Solenopsis sp.</i>	1	-	-	-	-	-	1	1	-	-	3
<i>Temnothorax lichtensteini</i>	1	2	2	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>Tetramorium gr. caespitum</i>	-	-	-	-	-	-	-	2	3	-	5
Total :	9	4	11	6	1	13	19	9	15	7	94
Richesse spécifique :	3	2	6	1	1	4	6	5	3	1	

échecs (déterrés et/ou renversés : 2 CFA, 2CFB & 2 AR). De plus, 25 pièges se sont révélés ne contenir aucune fourmi (2 CFA, 7CFB, 2 COA, 3 CP, 1 COB, 1AR, 1 MB, 6 FCV et 2 FE). 70 % des transects ont révélé la présence de fourmis d'Argentine (**Tableau 24**).

Le transect figuiers B n'a pas révélé la présence de *L. humile* malgré une importante présence de celle-ci notée pendant la chasse à vue. Seules les cultures d'oliviers/DFCI sont pour l'heure non envahies. Les transects dans la forêt d'eucalyptus et dans les cultures de mûriers ont révélé la plus grande richesse spécifique avec 6 espèces. On notera l'extrême pauvreté des transects disposés dans les cultures de figuiers (A & B) et de pêchers.

Tableau 24. Nombre d'observations de chaque espèce de fourmis en fonction du type d'écosystème.

On notera la présence de la minuscule *Monomorium salomosis* espèce capturée dans les pièges mais pas observée lors des chasses à vue. Les pièges nous ont donc permis de compléter la liste des espèces présentes.

Espèces	Nbre obs	F
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	3	0,78
<i>Camponotus aethiops</i>	6	1,56
<i>Camponotus lateralis</i>	1	0,26
<i>Camponotus piceus</i>	1	0,26
<i>Crematogaster scutellaris</i>	4	1,04
<i>Crematogaster sordidula</i>	1	0,26
<i>Linepithema humile</i>	219	57,03
<i>Messor barbarus</i>	10	2,60
<i>Monomorium salomosis</i>	40	10,42
<i>Pheidole pallidula</i>	38	9,90
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	8	2,08
<i>Solenopsis sp.</i>	4	1,04
<i>Temnothorax lichtensteini</i>	8	2,08
<i>Tetramorium gr. caespitum</i>	41	10,68

Tableau 25 : Nombre d'individus observés pour chaque espèce de fourmis et leur fréquence d'occurrence.

Pitfall traps sur Port-Cros

Sur les 90 pièges Barber placés sur l'île de Port-Cros en 2011, 2 pièges ont été en échecs (déterrés et/ou renversés : 1P & 1 BP). De plus, 34 pièges se sont relevés ne contenir aucune fourmi (1 P, 7AR, 8 L, 4 FD, 6 BP, 1 ZH, 1 R, 6 FM et 0 U). Trois transects ont révélé la présence de fourmis d'Argentine (*Tableau 27*).

banquette de posidonies et dans la restanque¹ ont révélé la plus grande richesse spécifique avec 5 espèces.

Tableau 27. Nombre d'observations de chaque espèce de fourmis en fonction du type d'écosystème

Les pièges Barber ont permis l'observation de 796 individus que nous avons déterminés et classés en 10 espèces de fourmis (

Tableau 26).

Espèces :	P	L	FD	FM	AR	BP	ZH	R	U	Total :
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	2	-	4	-	-	-	-	-	-	6
<i>Camponotus aethiops</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Camponotus lateralis</i>	-	-	-	2	-	1	-	-	-	3
<i>Crematogaster scutellaris</i>	-	1	1	-	-	-	5	3	-	10
<i>Crematogaster sordidula</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Linepithema humile</i>	-	-	-	-	3	-	9	-	10	22
<i>Pheidole pallidula</i>	4	-	-	-	-	3	-	6	-	13
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	1	-	-	1	-	2	-	1	2	7
<i>Temnothorax lichtensteini</i>	-	-	-	2	-	1	1	1	-	5
<i>Tetramorium gr. caespitum</i>	4	-	-	-	-	-	-	5	-	9
Total:	11	1	5	6	3	8	15	16	12	77
Richesse spécifique :	4	1	2	4	1	5	3	5	2	

Les transects arrière-plage (AR) et

On notera la présence de *Camponotus*

Espèces :	Nbre obs :	F :
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	16	2.01
<i>Camponotus aethiops</i>	2	0.25
<i>Camponotus lateralis</i>	4	0.50
<i>Crematogaster scutellaris</i>	28	3.52
<i>Crematogaster sordidula</i>	8	1.01
<i>Linepithema humile</i>	365	45.91
<i>Pheidole pallidula</i>	267	33.58
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	12	1.51
<i>Temnothorax lichtensteini</i>	7	0,88
<i>Tetramorium gr. caespitum</i>	86	10,82

Tableau 26 : Nombre d'individus observés pour chaque espèce de fourmis et leur fréquence d'occurrence

litière (L) d'arbusier se sont révélés extrêmement pauvres avec une richesse spécifique égale à un, mais aussi avec très peu d'individus. Les transects disposés dans la

aethiops espèce capturée dans les pièges mais pas observée lors des chasses à vue. Les pièges nous ont donc permis de compléter la

¹ Mur de retenue en pierres sèches permettant de créer une terrasse de culture. Ici, la restanque n'est plus entretenue.

liste des espèces présentes. Les fourmis d'Argentine ont la plus forte fréquence d'occurrence.

Placettes sur Porquerolles

Sur les 20 placettes observées sur l'île de Porquerolles en 2011, 157 individus ont été déterminés et classés en 11 espèces (*Tableau 28*). L'utilisation de la méthode d'échantillonnage par placette a permis une meilleure connaissance des espèces présentes suivant les milieux. Par exemple, les placettes ont permis de découvrir plus d'espèces pour les milieux comme le Matorral bas (MB) et la forêt de chênes verts (FDCV). Le Matorral bas, situé sur la pointe du Langoustier semble héberger la plus grande diversité de fourmis. Dans l'ensemble, les cultures ont une richesse spécifique en fourmis faible.

Placettes sur Port-Cros

Sur les 18 placettes observées sur l'île de Port-Cros en 2011, 258 individus, ont été déterminés et classés en 14 espèces (*Tableau 29*). L'utilisation de la méthode d'échantillonnage par placettes a permis une meilleure connaissance des espèces présentes suivant les milieux. Par exemple, les placettes ont permis de découvrir plus d'espèces dans les milieux comme les forêts (FD & FM). On notera la présence de la minuscule *Solenopsis* sp., espèce observée dans les placettes mais pas durant les chasses à vue ou dans les pièges Barber.

Les inventaires réalisés sur les deux îles fournissent, grâce à l'ensemble des techniques utilisées (*Tableau 32*) et à la pression d'échantillonnage, une bonne estimation des espèces de fourmis présentes sur Porquerolles et Port-Cros, mais d'autres études devront concerner les sociétés endogées. La méthode de prospection par chasse à vue permet d'observer une grande majorité des espèces présentes sur le terrain. Seules les *Monomorium salomosis* (sur Porquerolles), les *Solenopsis* sp. et *Camponotus aethiops* (sur Port-Cros) n'ont pas été découvertes lors des chasses à vue. Les autres méthodes permettent d'approfondir les inventaires, d'établir une corrélation avec les milieux et surtout d'établir des suivis dans le temps. On notera que les auteurs soupçonnent la présence, sur les deux îles, de *Lasius neglectus*, espèce récemment décrite (Vanloon *et al.*, 1990).

Cette espèce est la plus récente des fourmis vagabondes. Originaire d'Asie Mineure, elle n'est pas, contrairement aux fourmis d'Argentine arrêtée par la barrière climatique.

Tableau 28 : Nombre d'espèces observées pour chaque placette et la richesse spécifique des différents milieux sur Port-Cros.

Tableau 29 : Nombre d'espèces observées pour chaque placette et la richesse spécifique des différents milieux sur Port-Cros.

Résultat du protocole de contrôle

Evaluation de la densité de la fourmi d'Argentine

Sur l'ensemble des quadrats de la parcelle de figuiers étudiée et durant toute l'étude (juin et juillet), seulement 3 espèces de fourmis ont été observées. Un arbre a abrité pendant quelques jours un ensemble de *Plagiolepis pygmaea* et quelques rares reines de *Crematogaster scutellaris* ont été observées. Mais dans la majorité des cas les fourmis d'Argentine étaient les seules présentes. Au sol, quelques ouvrières de *Plagiolepis pygmaea* ont été observées dans les boîtes. Les pistes ont révélées une présence très importante de *L. humile* et à deux occasions de *Camponotus piceus*.

Les figuiers ont été choisis en fonction de la présence d'ouvrières dans les arbres et de nids aux sols, cependant, la parcelle de figuiers étant une « collection » végétale, chaque arbre est issu d'une variété différente ayant des caractéristiques propres (Epoque de maturation, taille et couleur des fruits, acidité, taux sucre, taille des feuilles, hauteur des arbres ...).

En juin (du 15 au 30) :

On notera la présence de *Metcalfa pruinosa*, la cicadelle blanche d'origine américaine, dans le quadrat A. Cet insecte suceur/piqueur se nourrit de la sève des figuiers dont il exsude de façon très importante du miellat¹, très prisé par les

fourmis d'Argentine. Ces mêmes fourmis qui n'hésitent pas à s'attaquer aux larves de celle-ci. Dans le quadrat témoin, nous avons observé de la prédation sur des chenilles par les fourmis d'Argentine.

¹ Excrétion sucrée élaborée par les parasites phytophages à partir de la sève élaborée dont ils se nourrissent.

Espèces :	CFA1	CFA2	CFB1	CFB2	CM1	CM2	CPI	CP2	COA1	COA2	COB1	COB2	MB1	MB2	AR1	AR2	E1	E2	FCV1	FCV2	Total :
<i>A. subterranea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	2
<i>C. aethiops</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>C. lateralis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	1	-	-	3
<i>C. piceus</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	3
<i>C. scutellaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1	-	-	3
<i>L. humile</i>	1	1	1	-	1	-	1	1	-	-	-	-	1	-	1	1	-	-	-	-	9
<i>M. barbarus</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>M. salomosis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>P. pallidula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>P. pygmaea</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	4
<i>T. lichtensteini</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	1	-	-	-	1	1	1	6
Total :	1	1	1	0	1	4	1	1	2	1	1	0	4	5	1	1	2	5	1	1	
R spécifique :	1		1		5		1		3		1		7		1		5		1		

Tableau 30 :

Tableau 31

	P1	P2	L1	L2	FD1	FD2	FM1	FM2	AR1	AR2	ZH1	ZH2	BP1	BP2	R1	R2	U	U	Total
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	-	-	1	1	-	1	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	5
<i>Camponotus aethiops</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	2
<i>Camponotus colobopsis truncatus</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Camponotus lateralis</i>	-	-	-	-	1	1	1	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	6
<i>Camponotus piceus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Crematogaster scutellaris</i>	-	-	1	1	1	1	1	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	7
<i>Lasius gr. alienus</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	1	-	1	1	-	-	-	5
<i>Linepithema humile</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1	1	2
<i>Pheidole pallidula</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	3
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	1	1	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	7
<i>Ponera testacea</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Solenopsis sp.</i>	-	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>Temnothorax lichtensteini</i>	-	1	1	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>Tetramorium gr. caespitum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
Total :	2	2	6	5	3	4	5	3	1	1	3	3	2	3	3	3	1	1	
Richesse spécifique :	3		6		5		6		1		4		3		4		1		

Observation dans les boîtes : À T_0 on note immédiatement que l'infestation des 4 quadrats n'est pas homogène. Dans le quadrat A plus de 600 ouvrières *L. humile* réparties entre les 16 boîtes ont été observées lors de T_0 , contre respectivement 261 et 143 dans les quadrats C et B. Le témoin et la placette A ont une infestation initiale assez similaire.

Dans les figuiers : Bien que les quadrats portent le même nombre d'arbres, l'infestation y est faible dans les figuiers du quadrat témoin (7 individus observés) et très importante dans les figuiers du quadrat C (plus de 260 ouvrières). Il est possible que les fourmis d'Argentine passent d'un arbre à l'autre en fonction de la maturité des fruits ou de la présence de *M. pruinososa* et des cochenilles. La présence de source alimentaire secondaire peut fortement impacter leur choix lors de l'établissement du nid.

Sur les pistes : La veille de la mise en place des quadrats, des pistes de *L. humile* avaient été observées dans chacun des quadrats choisis pour l'expérience. A T_0 , un décompte des individus passant sur ces pistes a été effectué. Les quadrats A, B et C ont révélé moins de 10 individus par minute, contre plus de 560 pour la piste du quadrat témoin.

On peut donc en conclure qu'à T_0 le quadrat A a une infestation forte de son sol et moyenne des figuiers. Les apports

extérieurs pour ce quadrat apparaissent faibles. Le quadrat B a une infestation faible des arbres, comme du sol. Les apports extérieurs au quadrat semblent faibles et identiques à ceux du quadrat A. Le quadrat C a une infestation importante du sol et de très nombreuses ouvrières occupent les figuiers. Les apports extérieurs dus aux pistes sont identiques à celles des quadrats A et B. Le témoin, quant à lui, a une infestation importante du sol. Les figuiers sont très peu infestés malgré le fait que des milliers d'ouvrières semblent traverser chaque heure ce quadrat aux pieds des figuiers.

Ces différences dans les taux d'infestation du sol, des arbres ainsi que dans les apports extérieurs nous confortent dans l'idée qu'un suivi précis est nécessaire pour suivre le comportement de ces fourmis. La mise en place d'une seconde série d'applications d'appât fin juillet/début août nous permettra de connaître les impacts d'une application durant une période plus chaude et plus sèche (l'arrosage automatique ayant été coupé durant toutes les applications des appâts).

En juillet / août (du 24 juillet au 8 août) :

On notera la présence de *M. pruinososa*, sur le quadrat B. Dans le quadrat C, durant les premiers jours de l'expérience, des cochenilles étaient présentes sur l'un des arbres.

Tableau 32 : Liste des espèces présentes sur Port-Cros et Porquerolles en fonction du type d'échantillonnage utilisé

Espèces	Port-Cros				Porquerolles			
	Appâts	Chasse à vue	Piège Barber	Placette	Appâts	Chasse à vue	Pièges Barber	Placettes
<i>Aphaenogaster subterranea</i> (Latreille : 1798)	-	X	X	X	-	X	X	X
<i>Camponotus aethiops</i> (Latreille : 1798)	-	-	X	X	-	X	X	X
<i>Camponotus (Colobopsis) truncatus</i> (Spinola : 1808)	-	X	-	X	-	X	-	-
<i>Camponotus fallax</i> (Nylander : 1856)	-	X	-	-	-	X	-	-
<i>Camponotus foreli</i> (Emery : 1881)	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Camponotus lateralis</i> (Olivier : 1792)	-	X	X	X	-	X	X	X
<i>Camponotus merula</i> (Losana) / <i>Camponotus piceus</i> (Leach : 1834)	-	X	-	X	X	X	X	X
<i>Camponotus sylvaticus</i> (Olivier : 1792)	-	X	-	-	-	X	-	-
<i>Camponotus vagus</i> (Scopoli: 1763)	-	X	-	-	-	X	-	-
<i>Crematogaster auberti</i> (Emery : 1869)	-	X	-	-	-	X	-	-
<i>Crematogaster scutellaris</i> (Olivier : 1792)	-	X	X	X	-	X	X	X
<i>Crematogaster sordidula</i> (Nylander : 1849)	-	X	X	-	-	X	X	-
<i>Ponera eduardi</i> / <i>Hypoponera eduardi</i> (Forel : 1894)	-	X	-	-	-	-	-	-
<i>Lasius gr. alienus</i>	-	X	-	X	-	X	-	-
<i>Lasius myops</i> (Forel : 1894)	-	X	-	-	-	X	-	-
<i>Lasius neglectus</i> (Van Loon, Boomsma & Andrasfalvy : 1990)	-	?	-	-	-	?	-	-
<i>Lasius gr. niger</i>	-	X	-	-	-	X	-	-
<i>Linepithema humile</i> (Mayr : 1868)	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Messor barbarus</i> (Linnaeus : 1767)	-	X	-	-	-	X	X	X
<i>Messor sanctus</i> (Emery : 1921)/ <i>Messor bouvieri</i>	-	X	-	-	-	X	-	-
<i>Monomorium salomosis</i> (André : 1883)	-	-	-	-	-	-	X	X
<i>Myrmica specioides</i> (Bondroit : 1918)	-	X	-	-	-	-	-	-
<i>Pheidole pallidula</i> (Nylander : 1849)	X	X	X	X	-	X	X	X
<i>Plagiolepis pygmaea</i> (Latreille : 1798)	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Ponera testacea</i> (Emery : 1895)	-	X	-	X	-	X	-	-
<i>Solenopsis sp.</i>	-	-	-	X	-	X	X	-
<i>Tapinoma nigerrimum</i> (Nylander : 1886)	-	X	-	-	-	-	-	-
<i>Temnothorax angustulus</i> (Nylander : 1856)	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Temnothorax lichtensteini</i> (Bondroit : 1918)	-	X	X	X	-	X	X	X
<i>Temnothorax parvulus</i> (Schenck : 1852)	-	X	-	-	-	X	-	-
<i>Temnothorax sp.</i>	-	X	-	-	-	X	-	-
<i>Temnothorax unifasciatus</i> (Latreille : 1798)	-	X	-	-	-	X	-	-
<i>Tetramorium gr. caespitum</i> (Linnaeus : 1858)	X	X	X	X	X	X	X	-
Nombre d'espèces présentes :	4	27	10	14	4	28	14	11

Observation dans les boîtes : À T_0 , toutes les boîtes de toutes les placettes ont été garnies de miel. On note immédiatement que l'infestation des 4 quadrats est beaucoup plus importante qu'en juin. Le quadrat témoin, seul quadrat placé au même endroit qu'en juin, présente plus de 1 340 ouvrières en juillet contre 628 ouvrières en juin. Les 4 quadrats ne sont pas homogènes, mais tous assez fortement envahis. De 488 ouvrières en B et jusqu'à 2 597 ouvrières en C.

Dans les figuiers : L'infestation des arbres est très variable, même à l'intérieur d'un même quadrat. Par exemple l'un des figuiers du quadrat C comporte 2 737 ouvrières à T_0 alors que le second, situé à moins de deux mètres, n'en comporte « que » 562. En moyenne on observe dans les figuiers 780 ouvrières de fourmis d'Argentine. Alors que les arbres sont identiques dans le quadrat témoin, l'infestation y est 100 fois plus importante en juillet qu'en juin, peut-être en raison d'insectes phytophages en juillet.

Sur les pistes : Durant les observations des pistes, environ 400 ouvrières sont passées en un point donné (durant 1 minute), quel que soit le quadrat. Tout comme pour les figuiers, l'infestation en juillet est beaucoup plus importante qu'en juin. Alors que nous avons observé dans le quadrat témoin moins de 10 individus en juin, en juillet nous avons constaté la présence de 178 à 293 individus sur ces

mêmes pistes suivant les heures de la journée.

On peut donc conclure qu'à T_0 le quadrat A a une infestation forte de son sol, des figuiers ainsi que des apports extérieurs très importants. Le quadrat B a une infestation importante des arbres, comme du sol. Les apports extérieurs au quadrat semblent les plus importants de tous les quadrats. Le quadrat C a une infestation extrêmement importante du sol (jusqu'à 600 individus dans une boîte) et les ouvrières *L. humile* occupent totalement les figuiers en formant d'énormes pistes sur les troncs. Les apports extérieurs dus aux pistes sont identiques à ceux du quadrat A. Le témoin, quant à lui, a une infestation importante du sol et des figuiers. Des nids ont été observés dans les interstices des branches.

Les conditions météorologiques observées durant les T_0 de juin et juillet étaient extrêmement différentes. Juin 2011 a été très chaud et sec, à l'inverse, fin juillet a été humide et froid.

Dépôt & évaluation de la densité de la fourmi d'argentine pendant et après traitement

Les statistiques ont été réalisées sur ordinateur avec le logiciel SigmaStat 3.5 (Systat Software, Inc. Allemagne). Afin de déterminer l'utilisation de tests paramétriques ou non-paramétriques nous avons employé des tests de normalité. Les variables quantitatives à comparer ont donc

fait l'objet de tests préalables pour vérifier la normalité de leur distribution et l'homogénéité de leurs variances (*test de Kolmogorov-Smirnov* et *test de Bartlett*). Si les conditions de normalité sont respectées, nous utilisons un test paramétrique, ici le *Test t de Student* (2 échantillons) ou une *Anova* sur les rangs (*Kruskal-Wallis* -plus de 2 échantillons). Si les conditions de normalité ne sont pas respectées, nous utilisons un test non paramétrique. Nous avons utilisé le *test U de Mann-Whitney* pour comparer deux échantillons non appariés. Ce test cherche à vérifier si les éléments des deux groupes classés par ordre croissant occupent des rangs équivalents (7). Lorsque les comparaisons statistiques portent sur un nombre restreint (inférieur à 20) répartis en deux groupes indépendants nous avons utilisé un test de permutation.

Dénombrement sur appâts :

Les résultats de l'application continue d'appâts toxiques durant les mois de juin et juillet sont présentés *figure 37*. Sur ce graphique, est rapporté en ordonnée le nombre moyen d'ouvrières observées dans l'ensemble des boîtes d'un même traitement et ceci durant 15 jours d'expérience (en abscisse).

En juin : À T_0 , on constate, que le niveau moyen des individus présents dans les boîtes est significativement plus important dans le

quadrat témoin (bleu) que dans les quadrats qui seront traités (Noir) (*Mann-Whitney* $T=904$, $U=0.0$, $P<0,001$). À partir de T_1 et jusqu'à T_{13} , les boîtes des quadrats expérimentaux (A, B & C) ont été appâtées avec du gel d'Imidaclopride. Le témoin étant lui toujours approvisionné en miel. À T_1 , on observe une augmentation générale de la fréquentation des boîtes par rapport à T_0 et toujours une forte différence entre les quadrats expérimentaux et le témoin. De T_2 à T_{13} on observe de 447 à 1 676 individus dans l'ensemble des boîtes du quadrat témoin. Au fur et à mesure de l'expérience, on observe que les fourmis d'Argentine construisent des « couloirs d'accès » avec des sorties de nid aux pieds des boîtes. Ces nouvelles constructions leur permettent d'atteindre plus rapidement les sources de nourriture. En moyenne, dans le quadrat témoin, 1 000 ouvrières sont observées chaque jour. En comparaison, de T_2 à T_{13} , en moyenne 69 ouvrières sont observées par jour dans un quadrat traité. À T_{14} , l'ensemble des boîtes de toutes les placettes a été de nouveau garni de miel. On observe une diminution significative entre T_0 et T_{13} dans les quadrats traités (*Mann-Whitney* : $P<0,001$, $T= 1814$, $U=1666$), alors que dans le témoin nous observons une augmentation significative entre T_0 et T_{13} (*Mann-Whitney* : $P<0,001$, $T= 145$, $U = 247$).

Nbre moyen de *L. humile*
observé dans les boîtes
suivant les traitements

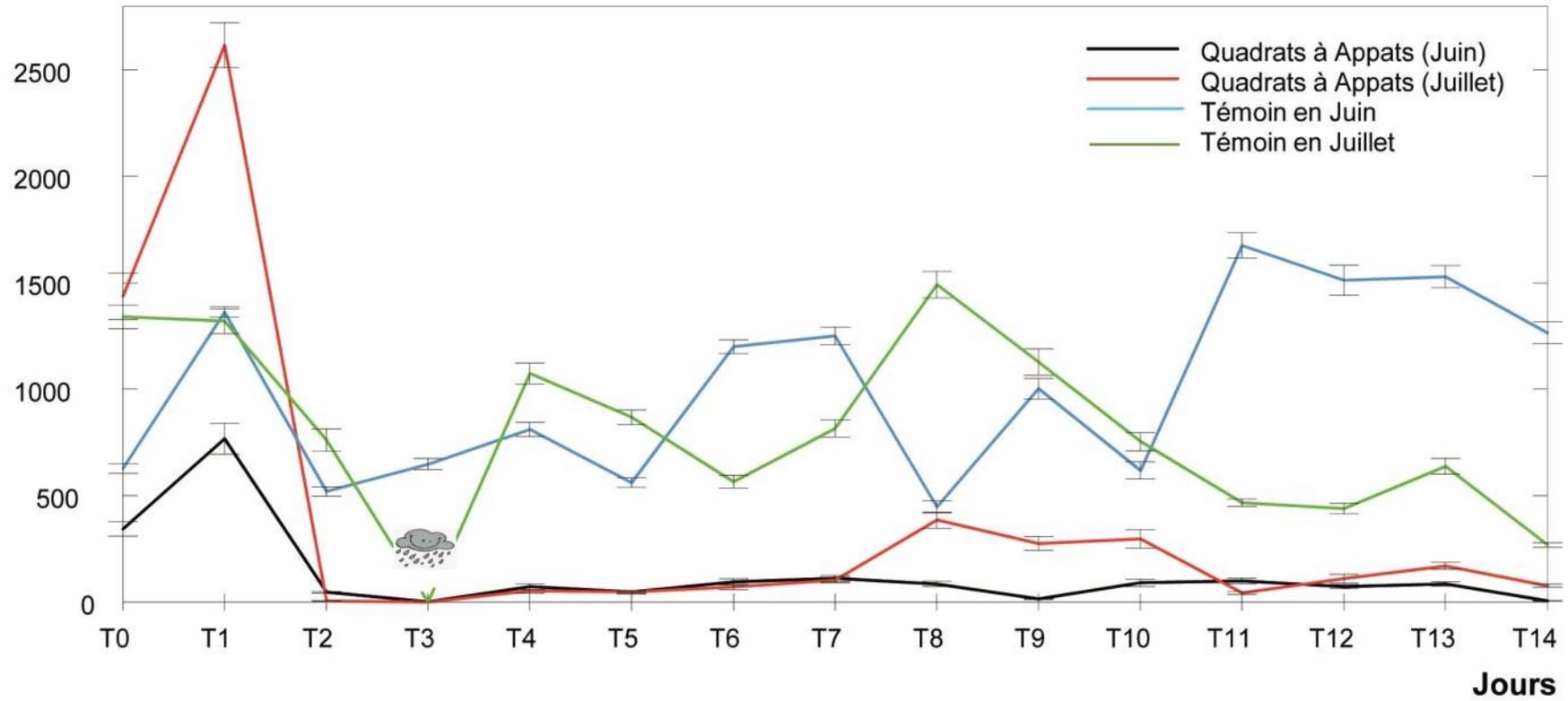


Figure 37 : Nombre moyen de fourmis d'Argentine observé chaque jour dans les boîtes en fonction du traitement lors des applications de juin et de juillet. Les barres d'erreurs représentent la déviation standard à la moyenne

En juillet : À T_0 , on constate, que le niveau moyen d'individus n'est pas significativement différent entre le quadrat témoin et les quadrats expérimentaux (*Mann-Whitney*, $P < 0,9$). À partir de T_1 et jusqu'à T_{13} , les boîtes des quadrats expérimentaux (A, B & C) ont été appâtées avec du gel d'Imidaclopride. Le témoin étant lui toujours approvisionné en miel. À T_1 -premier jour où les boîtes ont été appâtées avec du gel d'Imidaclopride- on observe une forte différence entre les quadrats expérimentaux et le témoin. Ce premier jour, l'appât toxique a donc été très attractif pour les fourmis d'Argentine. Dès T_2 , une chute drastique de la fréquentation dans les boîtes avec l'appât toxique est observée. L'absence de donnée au jour T_3 est due à une journée orageuse. Sur les placettes traitées, le nombre de fourmis d'Argentine observé reste très faible de T_4 et jusqu'à T_7 , puis, de T_8 à T_{10} une reprise des visites de fourmis d'Argentine est observée mais se stabilisant à moins de dix ouvrières par boîte. À T_{14} , l'ensemble des boîtes de toutes les placettes a été de nouveau garni de miel. Les deux courbes résultant des différents traitements sont significativement différentes (*Mann-Whitney* $T=135$, $U=166$, $P=0,002$). On observe une diminution significative entre T_0 et T_{14} dans les quadrats traités (Test t : $P=0,026$, $t=2,924$), mais pas une éradication de l'espèce cible.

À partir de T_2 et jusqu'à la fin de l'expérimentation, les quadrats témoins ont

toujours été les plus visités bien que l'on observe en Juillet une légère diminution au cours du temps du nombre d'individus. Plusieurs hypothèses peuvent être proposées : 1) l'intervalle de 20 m entre les quadrats n'est pas suffisant, certaines ouvrières du quadrat témoin sont allées manger de l'appât toxique et en sont mortes ; 2) les ouvrières ont fait suffisamment de réserve en miel les neuf premiers jours et n'ont donc plus besoin de se nourrir ; 3) une appétence plus forte d'autres aliments ; 4) il peut y avoir eu un déménagement de nid suite à un dérangement régulier.

Décompte des individus dans les arbres :

Les résultats de l'application continue d'appâts toxiques sur le nombre moyen d'ouvrières observées dans les figuiers sont présentés *Figure 38*.

En juin : Alors qu'à T_0 , le nombre moyen d'individus dans les arbres n'est pas significativement différent entre les 4 quadrats, on observe une augmentation importante du nombre d'individus dans les arbres du quadrat témoin dès T_1 . Cette augmentation se poursuivra jusqu'à la fin de l'expérience. L'un des figuiers du quadrat témoin comptera à T_{13} 849 individus. Plusieurs entrées d'un nid ont été constatées dans les nœuds de l'arbre.

Nbre moyen de *L. humile* observé dans les figuiers suivant les traitements

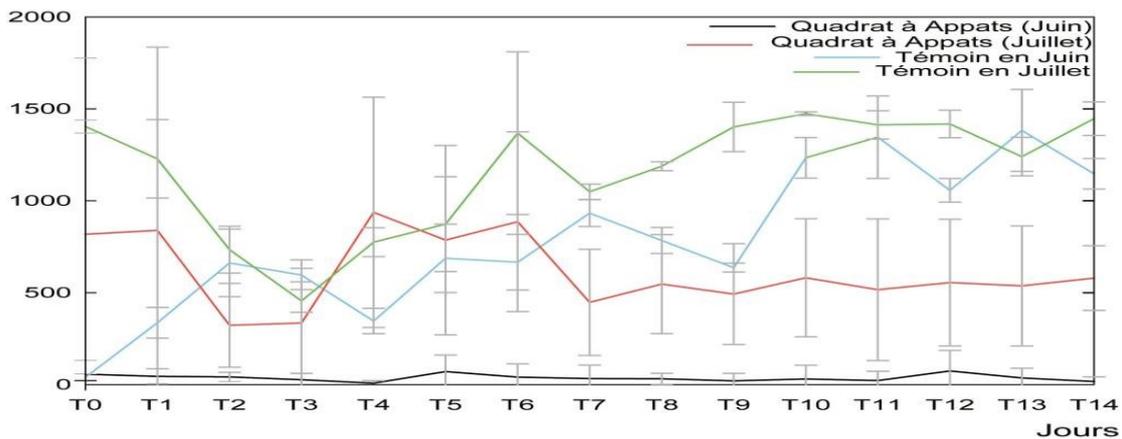


Figure 38: Nombre moyen de fourmis d'Argentine observé dans les figuiers chaque jour dans les boîtes en fonction du traitement lors des applications de juin et de juillet. Les barres d'erreurs représentent la déviation standard à la moyenne

En juillet : Contrairement au mois de Juin, les figuiers des quadrats sont tous très envahis par les fourmis d'Argentine.

À T₀, on comptera dans l'ensemble des 8 figuiers 6 310 individus, contre 381 en Juin. Cependant, contrairement au mois de juin, on observe d'abord une forte diminution dans le nombre d'individus présents dans les arbres durant les 3 premiers jours. Suite à l'orage du 4^e jour (T₃), on observe une nouvelle augmentation du nombre d'individus pour les deux traitements. À partir de T₇, le nombre d'individus dans les arbres des quadrats traités semble se stabiliser autour des 500 individus. Aucune différence significative n'a été observée en T₀ et T₁₄ (Wilcoxon, n=8, P < 0,05). Par contre, la population des arbres du quadrat témoin continue à augmenter, jusqu'à atteindre 1440 individus le dernier jour.

On peut émettre l'hypothèse que la présence continue du miel dans le quadrat témoin pendant 15 jours en juin comme en juillet a attirée dans les nids déjà présents dans les arbres de nouvelles ouvrières. Cette hypothèse semble être appuyée par les résultats du dénombrement d'ouvrières sur les pistes. Nous avons noté la disparition des cochenilles sur l'arbre du quadrat C après quelques jours de traitement.

Décompte des individus sur piste de fourmi d'Argentine :

Les résultats de l'application continue d'appâts toxiques sur le nombre moyen d'ouvrières observées sur les pistes sont présentés Figure 39. Cette méthode permet d'estimer le taux de ré-infestation. Les pistes de fourmis d'Argentine étaient en général, sur le dessous des tuyaux d'arrosage,

favorisant ainsi leurs cheminements. En effet, les tuyaux retiennent l'humidité, protègent du soleil et permettent un déplacement très rapide grâce à leur surface lisse. Jusqu'à 548 ouvrières ont été dénombrées durant une minute d'observation. Elles semblent très mobiles, surtout aux heures les moins chaudes.

En juin : Le hasard dû aux choix des quadrats a fait que le témoin était au départ dans une zone où l'apport extérieur en fourmis d'Argentine était important. On observe une différence extrême entre les pistes situées dans les quadrats traités et le quadrat témoin et cela dès T_0 . En effet, alors que les 3 pistes des 3 quadrats traités contiennent en moyenne 11 ouvrières/jour, la piste du quadrat témoin en contient en moyenne 2 534/jour (*Mann-Whitney*: $T=265$, $U=0$; $P<0,001$). Cette forte affluence culmine à près de 4 000 fourmis d'Argentine à T_5 , soit environ 394 *L. humile* à la minute. D'importants écarts sont constatés entre les deux observateurs. Trop important pour être dû seulement à des erreurs humaines. Les deux observateurs étant postés à environ 5m d'écart (de chaque côté des deux figuiers) les fourmis d'Argentine avaient aisément le temps de parcourir cette distance en une minute. Or, on observe jusqu'à 55% de différence dans le décompte des fourmis (pas

toujours en faveur du même observateur). Aucune bifurcation n'ayant été constatée hormis celle montant dans les figuiers et /ou rejoignant le nid. On peut donc supposer qu'une partie d'entre elles rejoigne le nid. À l'inverse, alors que de nombreuses ouvrières ont été observées dans les arbres et dans les boîtes des quadrats traités (principalement A & C), les pistes semblent peu utilisées, quelle que soit l'heure de la journée et cela pendant tout le mois de juin. Le nombre de fourmis d'Argentine présente à T_0 et à T_{14} n'est pas significativement différent ni pour le témoin ($t=1.598$, $P=0,127$), ni pour les quadrats traités (*Mann-Whitney*, $T=420$, $U=252$, $P=0,081$). L'apport extérieur de *L. humile* semble donc être constant au cours du temps.

En juillet : Contrairement au mois de juin, le hasard a fait que le témoin était au départ dans une zone où l'apport extérieur a été plus faible. Cette différence s'est poursuivie tout au long de l'expérience et est statistiquement significative (Test $t = 4.289$, $P<0.001$). En revanche, le nombre de fourmis d'Argentine présentes à T_0 et à T_{14} n'est pas significativement différent ni pour le témoin (Test $t=1.148$, $P=0,456$), ni pour les quadrats traités (Test $t=1.771$, $P=0,137$). L'apport extérieur de *L. humile* semble donc être constant au cours du temps.

Nbre moyen de *L. humile* observé sur les pistes suivant les traitements

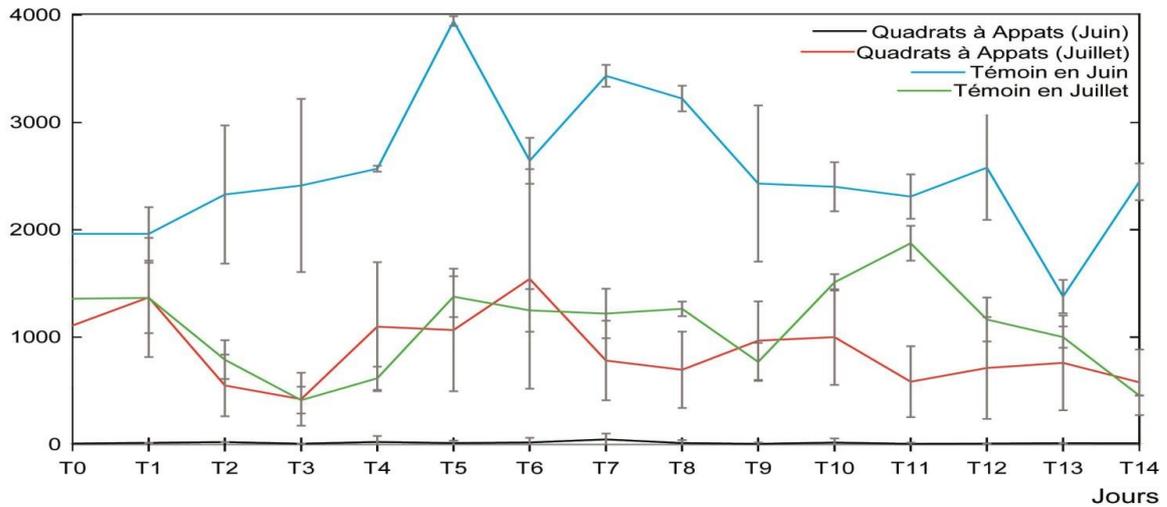


Figure 39: Nombre moyen d'individu de *L. humile* observé sur les pistes par jour suivant le traitement en fonction du temps. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard à la moyenne.

Consommation en gramme des appâts :

consommations dans les 16 boîtes d'un quadrat:

En juin : La consommation du miel biologique disposé dans une boîte par les fourmis d'Argentine est calculée selon la formule suivante :

$$\sum_{\text{Conso16}}^{\text{Conso1}} (Pd - Pe) - (PaE - PrE)$$

$$C_{\text{onso}} = (Pd - Pe) - (PaE - PrE)$$

Pd : Poids de la boîte avec le miel biologique (en gramme). *Pe* : Poids de la boîte au retour de l'expérience (en gr). *PaE* : Poids de la boîte test avant évaporation (en gr). *PrE* : Poids de la boîte test au retour de l'expérience (en gr).

La consommation par les fourmis d'Argentine (en gr.) du miel biologique disposé dans un quadrat est la somme des

La Figure 40 représente la somme de miel consommé par les fourmis d'Argentine en gramme dans chaque quadrat à T₀ et à T₁₄. Les 3 quadrats traités (A, B & C) ainsi que le témoin (T) présentent des différences significatives dans la quantité de miel consommé entre T₀ et T₁₄ (Respectivement : Mann-Whitney, n=16 : [T=241,5 ; U=214,5 ; P< 0,001] ; [T= 216,5 ; U= 175,5 ; P=0,02] ; [T=241,5 ; U=214,5 ; P=0,008] et [T= 145 ; U= 247 ; P =0,04]

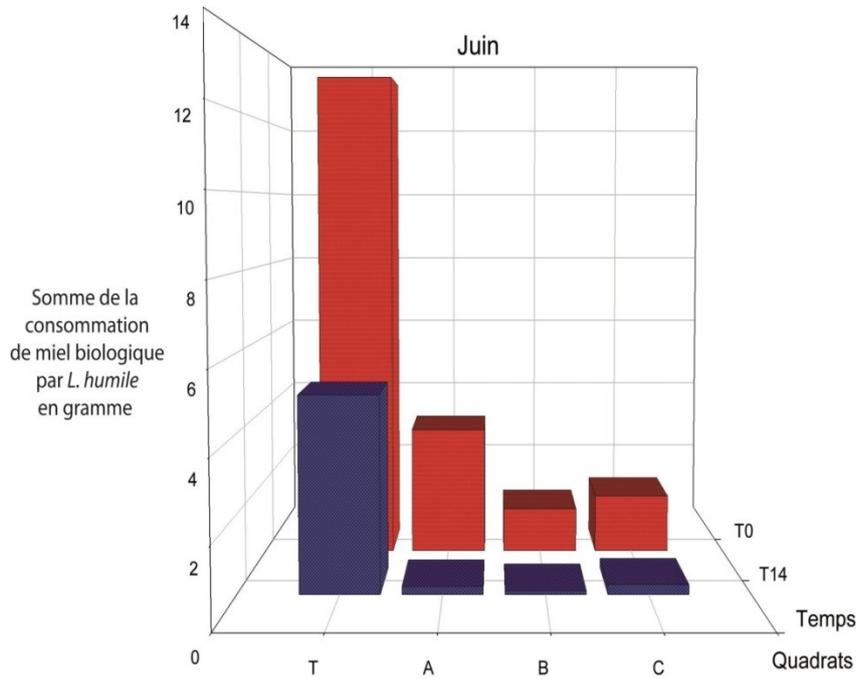
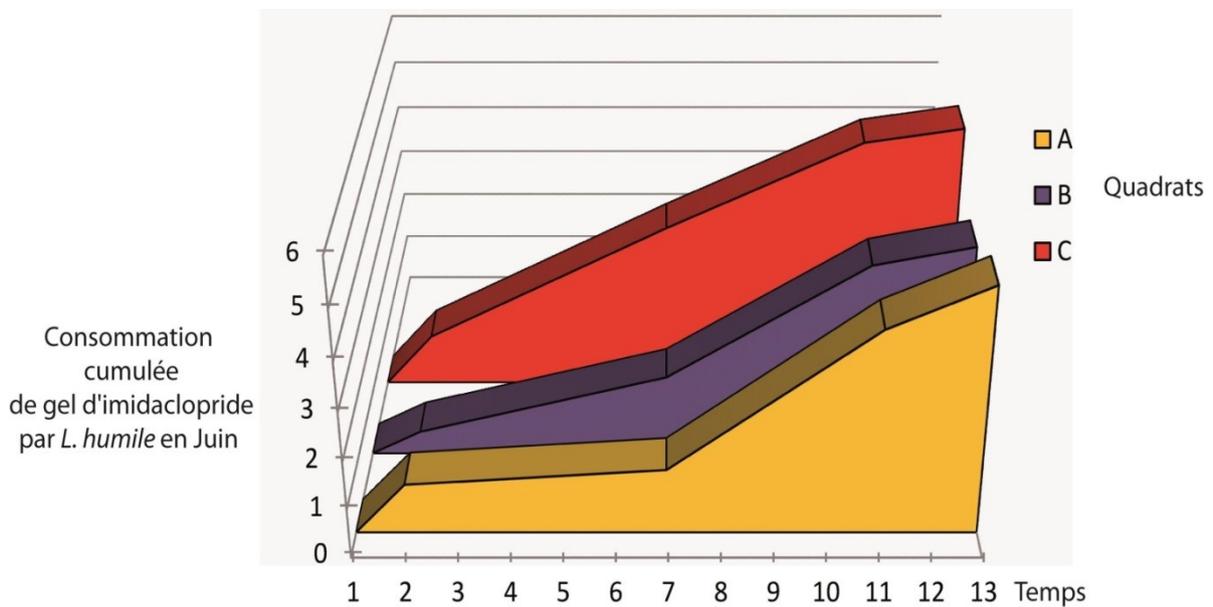


Figure 40 : En rouge, l'histogramme représente la somme de miel consommé en gramme à T0 pour les 4 quadrats (Témoins, A, B & C) avant traitement au Max Force Quantum.

En bleu, l'histogramme représente la somme de miel biologique consommé par les fourmis sur les 4 quadrats après traitement (T14).

Figure 41 : Courbes de la consommation cumulée de gel d'imidaclopride pour les trois quadrats traités en fonction du temps



Suivi de la consommation de l'appât Max Force Quantum de T₁ à T₁₃

De T₁ à T₁₃, les boîtes des quadrats A, B et C ont été remplies d'appâts toxiques à base d'imidaclopride. Dès que le gel d'une boîte d'un quadrat était entièrement consommé, toutes les boîtes de ce même quadrat étaient ramassées pour être pesées et remplies à nouveau. Cette méthode permet de connaître la consommation réelle d'appât au cours du temps. La *figure 41* montre la consommation cumulée de gel d'imidaclopride au cours du temps pour les trois quadrats traités. Cette consommation réelle n'est pas significativement différente entre les trois quadrats (Kruskal Wallis ; P=0,3).

On notera que la consommation moyenne de gel pour les trois quadrats traités est de 5 gr alors que la consommation de miel biologique pour la même période dans le quadrat témoin est de 58 gr. Cette différence peut être due 1) à la différence dans le nombre d'individus observés sur les pistes ainsi qu'au sol, ou 2) à une meilleure appétence du miel face au gel d'imidaclopride.

En juillet : La consommation par les fourmis d'Argentine du gel Max Force Quantum disposé dans un quadrat est calculée de la même façon que durant le T₀.

La *Figure 42* représente la somme de miel consommée en juillet par les fourmis d'Argentine sur chaque quadrat avant (T₀) et après (T₁₄) le traitement chimique. À T₀, nous n'avons pas observé de différence significative entre la consommation dans les 3 quadrats qui seront traités et le quadrat témoin (t test ; P=0,9). Les 3 quadrats traités (A, B & C) ainsi que le témoin (T) présentent des différences significatives dans la consommation de produit à T₀ et T₁₄ (Respectivement : Mann-Whitney, n=16 [T=355, U=37, P< 0,001] ; [T=360, U=32, P<0,001] ; [T= 392, U=0, P<0,001] et [T=362, U=30, P<0,001]). La consommation est donc significativement moins importante après les 13 jours de traitement. Cette diminution apparaît autant dans les quadrats traités que dans le témoin. On observe donc le même type de résultat que pour l'expérience de juin.

Plusieurs hypothèses peuvent être proposées : 1) l'intervalle de 20 m entre les placettes n'est pas suffisant, certaines ouvrières de la placette témoin sont allées manger de l'appât toxique et sont mortes ; 2) les ouvrières choisissent d'autres sources de nourriture ; 3) une majorité de fourmis d'Argentine ont suffisamment mangé durant les 14 jours de l'expérience et ne recherche plus d'autre nourriture, ou 4) il peut y avoir eu un déménagement de nid suite à un dérangement régulier.

Suivi de la consommation de l'appât Max Force Quantum de T₁ à T₁₃.

De T₁ à T₁₃, les boîtes des quadrats A, B et C ont été remplies d'appâts toxiques à base d'imidaclopride. L'absence de données aux jours T₃ & T₄ est due à une journée et une nuit orageuse.

La pluie a inondé les boîtes, rendant la pesée impossible. La *figure 42* nous montre la consommation cumulée de gel d'imidaclopride au cours du temps pour les trois quadrats traités. Cette consommation réelle est significativement différente entre C et les deux autres quadrats (*Turkey test*: A contre C : $P < 0,05$; B contre C : $P < 0,05$) mais n'est pas significativement différente entre le quadrat A et B (*Turkey test*, $P > 0,05$).

On notera que la consommation moyenne de gel pour les trois quadrats traités est de 7,12 gr alors que la consommation de miel biologique pour la même période dans le quadrat témoin est de 45,5 gr. Cette différence peut être due 1) à la différence dans le nombre d'individus observés sur les pistes ainsi qu'au sol, ou 2) à une meilleure appétence du miel face au gel d'imidaclopride. Peut-être serait-il plus efficace de mélanger l'appât avec d'autres sources alimentaires (Miel, pâté pour chat, jambon ...) afin d'être plus attractif et d'éviter une possible association entre l'odeur du produit et la mort des congénères.

L'abondance de la ré-infestation par des ouvrières venues de l'extérieur des quadrats, rend inutile la lutte chimique si elle n'est pas effectuée sur une très grande échelle. La présence d'arbre sur les terrains à traiter demande d'adapter le protocole aux nids des fourmis d'Argentine afin d'atteindre les ouvrières ou les reines qui y vivent et qui n'ont donc pas de nécessité d'aller au sol et donc de trouver les appâts.

De plus, la présence de sources alimentaires secondaires tels que les cochenilles, les cadavres d'insectes, favorise la compétition face aux appâts. Il a été constaté à de nombreuses reprises que les fourmis d'Argentine pouvaient préférer un cadavre de coléoptères, du miellat (cochenille ou *M. pruinosa*) ou une chasse (larves de papillons, petites araignées, *Metcalfa pruinosa* ...). Cette étude démontre qu'il est important d'effectuer un suivi sur du long terme. Il aurait été intéressant d'observer les comportements des fourmis d'Argentine sur plus de 20/30 jours comme préconisé initialement.

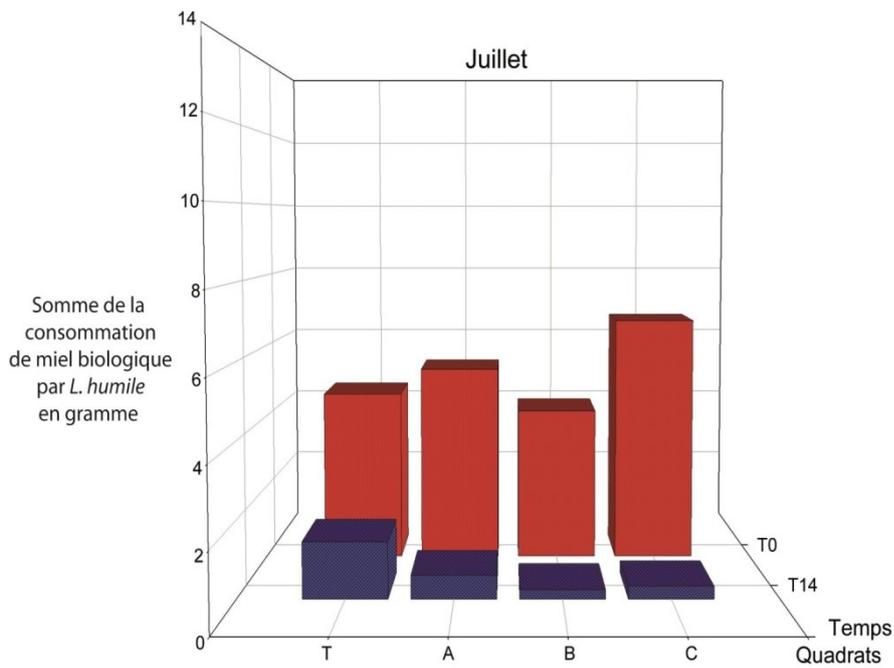


Figure 42 : En rouge, l'histogramme représente la somme de miel consommé en gramme à T_0 pour les 4 quadrats (Témoins, A, B & C) avant traitement au Max Force Quantum. En bleu, l'histogramme représente la somme de miel biologique consommé par les fourmis sur les 4 quadrats après traitement (T_{14}).

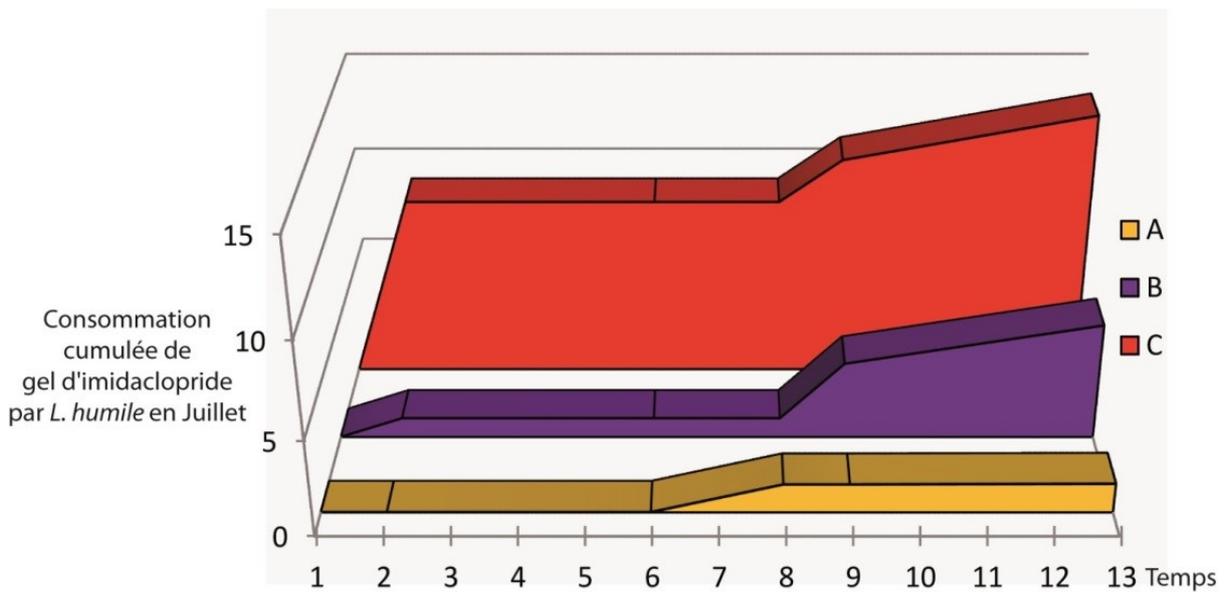


Figure 43 : Courbes de la consommation cumulée de gel d'imidaclopride pour les trois quadrats traités en fonction du temps.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES :

La myrmécofaune de Port-Cros :

On connaît, grâce aux travaux de BERNARD (Bernard, 1959a, 1977), la myrmécofaune qui peuplait Port-Cros avant l'introduction de la fourmi d'Argentine. Lors de son étude myrmécologique de l'île de Port-Cros en 1977, BERNARD retrouve 13 espèces de fourmis déjà citées en 1959. Pour l'ensemble de ses recherches de 1959 et 1977, BERNARD cite au total 27 espèces. Cependant, certaines espèces décrites ou signalées par cet auteur ne sont pas reconnues par la communauté scientifique comme espèces, telles que : *Solenopsis balachowsky* et *Leptothorax brevicornis* (Tableau 33). En 2009, CASEVITZ-WEULERSSE & GALKOWSKI (Casevitz-Weulersse & Galkowski, 2009) établissent une liste détaillée des espèces présentes en France. Dans le cas des *Solenopsis* les auteurs écrivent : « *Bernard décrit entre 1949 et 1977 une profusion de nouvelles espèces apparentées au Solenopsis fugax de Latreille. Les caractères utilisés pour définir ces espèces se révèlent être en fait très variables et cela au sein d'un même nid, ce que reconnaissait Bernard lui-même en 1978. Il nous semble donc difficile d'adopter sa position. Une révision en profondeur intégrant de nouvelles données est indispensable pour clarifier la situation* ». Ils choisissent de « *placer, provisoirement, l'ensemble des taxons décrits par BERNARD en*

synonymie avec S. fugax, tout en considérant qu'il est probable que plusieurs espèces existent au sein de ce complexe. ». De plus, les auteurs mettent en avant leurs doutes quant à la présence des *Aphaenogaster pallida* (NYLANDER, 1849) en France : « *A. pallida est une espèce décrite de Sicile et signalée aussi dans le sud de l'Italie. Sa présence en France nous semble très douteuse. Nous avons retrouvé dans les collections du MNHN des spécimens récoltés en France et déposés par différents auteurs : il n'y a aucun véritable A. pallida, tous les spécimens appartiennent à des espèces apparentées.* ». En 1968, BERNARD (Bernard, 1968) propose *L. mixtus* comme synonyme de *L. umbratus*. Enfin, il n'est mentionné nulle part de *Leptothorax brevicornis*.

Notre inventaire a donc permis de retrouver 20 espèces de fourmis déterminées par BERNARD et d'y ajouter dix espèces.

L'utilisation des quatre méthodes d'échantillonnages a également permis l'identification de 30 espèces de fourmis sur l'île de Port-Cros, soit environ 14% de la myrmécofaune française. L'utilisation de méthode d'échantillonnage tel que le lavage de sol et le prélèvement de litière pourrait permettre la capture d'autres espèces telles que *Myrmicina graminicola*, présente sur Bagaud et découverte grâce à ce type d'échantillonnage. En 1977, la fourmi d'Argentine n'était pas présente sur cette île.

Tableau 33 : Listes des espèces trouvées par Bernard & Berville et al sur les îles de Port-Cros et Porquerolles

n°	Espèces	Port-Cros		Porquerolles	
		BERNARD		BERVILLE et al.	BERVILLE et al.
		1958	1977	2010- 2012	2011- 2012
1	<i>Aphenogaster pallida</i> var. <i>Leveillei</i> (Emery : 1881)	X			
2	<i>Aphaenogaster subterranea</i> (Latreille : 1798)	X	X	X	X
3	<i>Camponotus aethiops</i> (Latreille : 1798)	X		X	X
4	<i>Camponotus fallax</i> (Nylander : 1856)			X	X
5	<i>Camponotus foreli</i> (Emery : 1881)	X	X		X
6	<i>Camponotus lateralis</i> (Olivier: 1792)	X	X	X	X
7	<i>Camponotus merula</i> (Losana) / <i>Camponotus piceus</i> (Leach: 1834)	X		X	X
8	<i>Camponotus sylvaticus</i> (Olivier: 1792)	X	X	X	X
9	<i>Camponotus (Colobopsis) truncatus</i> (Spinola: 1808)			X	X
10	<i>Camponotus vagus</i> (Scopoli: 1763)			X	X
11	<i>Crematogaster auberti</i> (Emery:1869)			X	X
12	<i>Crematogaster scutellaris</i> (Olivier: 1792)	X	X	X	X
13	<i>Crematogaster sordidula</i> (Nylander: 1849)	X		X	X
14	<i>Lasius alienus</i> (Förster : 1850)	X	X		
15	<i>Lasius gr. alienus</i> (<i>L. alienus</i> ou <i>L. neglectus</i>)			X	X
16	<i>Lasius mixtus</i> (Nylander: 1846)	X			
17	<i>Lasius myops</i> (Forel: 1894)			X	X
18	<i>Lasius neglectus</i> (Van Loon, Boomsma & Andrasfalvy: 1990)£			?	?
19	<i>Lasius niger</i> (Linnaeus : 1758)	X		X	X
20	<i>Lasius umbratus</i> (Nylander: 1846)	X			
21	<i>Leptothorax brevicornis</i> (Bernard: 1977?)		X		
22	<i>Linepithema humile</i> (Mayr: 1868)£			X	X
23	<i>Messor barbarus</i> (Linnaeus : 1767)	X		X	X
24	<i>Messor sanctus</i> (Emery : 1921)/ <i>Messor bouvieri</i>	X		X	X
25	<i>Monomorium salomosis</i> (André: 1883)				X
26	<i>Myrmica specioides</i> (Bondroit: 1918)			X	
27	<i>Pheidole pallidula</i> (Nylander : 1849)	X	X	X	X
28	<i>Plagiolepis pygmaea</i> (Latreille : 1798)	X	X	X	X
29	<i>Ponera eduardi</i> / <i>Hypoponera eduardi</i> (Forel : 1894)	X	X	X	
30	<i>Ponera testacea</i> (Emery: 1895)			X	X
31	<i>Solenopsis balachowskyi</i> / <i>Diplorhoptrum balachowskyi</i> (Bernard: 1959)	X	X		
32	<i>Solenopsis</i> / <i>Diplorhoptrum banyulensis</i> (Bernard: 1950)	X	X		
33	<i>Solenopsis insularis</i> / <i>Diplorhoptrum insularis</i> (Bernard: 1978)		X		
34	<i>Solenopsis</i> sp.			X	X
35	<i>Tapinoma erraticum</i> (Latreille: 1798)		X		
36	<i>T. erraticum</i> (Latreille: 1798) / <i>T. nigerrimum</i> (Nylander: 1856)	X	X	X	
37	<i>Temnothorax angustulus</i> (Nylander: 1856)				X
38	<i>Temnothorax lichtensteini</i> (Bondroit: 1918)			X	X
39	<i>Leptothorax parvula</i> / <i>Temnothorax parvulus</i> (Schenck: 1852)	X		X	X
40	<i>Temnothorax unifasciatus</i> (Latreille: 1798)			X	X
41	<i>Temnothorax</i> sp.			X	X
42	<i>Tetramorium gr. caespitum</i> (Linnaeus: 1858)	X	X	X	X
43	<i>Tetramorium semilaeve</i> (André: 1883)	X			
Somme :		24	16	28/29	29 / 30

Cette information, très importante nous permet d'établir l'arrivée de cette fourmi dans une fourchette de 30 ans. Nos résultats, comparés à ceux de BERNARD, montrent une modification de la myrmécofaune dans le village. Ces changements dans la myrmécofaune peuvent être dus à différents facteurs tels que l'urbanisation, l'établissement des DFCI, la reforestation de l'île... . Cependant, les changements dans l'urbanisation de Port-Cros au cours de ces trente dernières années restent minimes. Une reforestation aurait induit le déplacement des *Messor spp* au profit des *Camponotus spp.* et autres *Creumatogaster spp.*. Cependant, alors que BERNARD notait la présence de sept espèces (*Messor barbarus*, *T. nigerrimum*, *T. gr. caespitum*, *P. pygmaea*, *H. eduardi*, *A. subterranea* et *L. niger*) dans et à proximité du village, nous avons essentiellement trouvé des fourmis d'Argentine, en grand nombre, surtout dans des poubelles et autour de la capitainerie. L'invasion du village par la fourmi d'Argentine est très importante, voire totale à certains endroits du village. Dans l'ensemble de la rade du port de Port-Cros nous avons retrouvé en très faible quantité *P. pygmaea*, *T. gr. caespitum*, *P. pallidula* et *A. subterranea*. En moins de 30 ans, les fourmis d'Argentine se sont donc établies sur près de 6,9 hectares (environ 1% de l'île) dans le village, sur les berges du port et ont commencé leur propagation vers les milieux naturels et D.F.C.I.

L'île est recouverte à 74% de maquis élevé à pins d'Alep et chênes, à 9 % de forêt de chênes verts et seulement à 17 % d'espaces ouverts (village, rochers littoraux, friches), ce qui explique l'omniprésence de fourmis arboricoles telles que *C. scutellaris*, *C. vagus*, *C. piceus* et *C. truncatus*. La présence de *C. scutellaris*, tout comme celle des *Messor sp* est un bon indicateur de l'absence de la fourmi d'Argentine. Une délimitation très forte des aires de répartition des *C. scutellaris* et des *L. humile* est visible à la sortie du village. En suivant le chemin depuis le village vers la pointe de la Pomme d'Or, on note la disparition des fourmis d'Argentine au profit des *C. scutellaris* et d'un cortège d'autres espèces telles que les *T. lichtensteini*, *Lasius sp.* et *P. pygmaea*.

Les fourmis de Porquerolles :

À notre connaissance, l'île de Porquerolles n'avait jamais fait l'objet d'une étude myrmécologique. Avec 29 espèces de fourmis répertoriées (**Tableau 33**), l'île de Porquerolles comprend environ 13.6% de la myrmécofaune française. L'utilisation d'autres méthodes d'échantillonnage tels que le lavage de sol et le prélèvement de litière pourrait permettre la capture d'espèces endogées. De plus, en raison de sa grande superficie et de ses milieux plus diversifiés de plus amples prospections pourraient permettre de trouver d'autres espèces. Les principales différences entre Port-Cros et Porquerolles se situent dans la présence du

genre *Monomorium* et l'absence du genre *Tapinoma* sur Porquerolles.

L'envahissement de l'île de Porquerolles est beaucoup plus important en superficie et en densité que celui de Port-Cros (Berville *et al.*, 2012b), certainement parce que l'anthropisation y est plus importante. Dans le cas de Porquerolles, l'invasion touche évidemment le village mais également une grande partie des zones urbanisées (Hameau, cimetière, phare et sémaphore, Fort St Agathe, etc.) et des zones cultivées (surtout les cultures qui nécessitent un arrosage régulier et/ou important).

Ainsi les parcelles irriguées d'oliviers et dattiers présentent de nombreuses fourmis d'Argentine. Cependant, on sait qu'une diminution de l'irrigation entraîne une réduction du nombre de fourmis d'Argentine (Menke *et al.*, 2007; Menke *et al.*, 2009). C'est exactement ce que nous avons observé à Porquerolles dans les parcelles de palmiers dattiers non irriguées : même si elles se situent au milieu d'une des zones les plus infestées de l'île, rares sont les fourmis d'Argentine sur ce terrain sec. Il semble y avoir un gradient d'infestation dans les oliveraies : la densité de *L. humile* décroît lorsqu'on s'éloigne du chemin principal, au bénéfice de *M. barbarus*. De plus, les fourmis d'Argentine étant friandes de liquides sucrés et de miellat, il n'est pas étonnant de les retrouver là où abondent les ressources riches en sucre (mûres, abricots, figues). Cependant, dans certaines zones comme les

Mèdes, les fourmis d'Argentine semblent s'être affranchies de la présence humaine en envahissant une zone dépourvue d'accès, d'eau, de cultures et de poubelles, mais peuplée de *Carpobrotus* spp., plante grasse crassulescente invasive qui semble constituer un facteur favorable à son maintien. Il en est de même dans la zone du phare, qui est pourtant une zone forestière. Ces infestations montrent qu'une pénétration et un maintien de fortes populations de fourmis d'Argentine en milieu naturel sont tout à fait possibles. Un suivi de la myrmécofaune après l'arrachage programmé des *Carpobrotus* spp. pourrait donner des indices quant au maintien des fourmis d'Argentine dans un milieu ainsi perturbé.

PRÉCONISATION POUR LIMITER L'INVASION PAR LA FOURMI D'ARGENTINE

La fourmi d'Argentine emploie une stratégie de dissémination par bourgeonnement à partir d'une tête de pont (les ports par exemple) largement dépendante des activités humaines. Eradiquer la fourmi d'Argentine, même en milieu insulaire, relève de l'utopie. Contenir voire diminuer la surface d'invasion de cette fourmi semble encore possible sur Port-Cros. En effet sur cette île la fourmi d'Argentine est « seulement » présente dans des lieux facilement accessibles et sur une surface encore assez faible (≈ 7 ha). La contenir au village et à la Rade de Port-Cros semble être le but à atteindre. Par contre, en ce qui

concerne l'île de Porquerolles, diminuer la surface d'invasion de cette espèce semble impossible. En effet, avec une présence avérée sur plus de 185 ha la fourmi d'Argentine semble s'être établie de façon « durable ». Comme l'a démontré notre traitement au MaxForce Quantum sur une parcelle, la ré-infestation par des spots extérieurs aux zones traitées rend les traitements chimiques difficiles, chers et faiblement efficaces. Plusieurs traitements chimiques annuels n'ont pas permis d'en venir à bout sur l'île des Embiez. Une méthode d'éradication par la voie chimique seule n'est pas durable, ni viable. Sur Porquerolles, il existe des moyens simples de faire « reculer » la fourmi d'Argentine. En effet, nous avons constaté qu'elles étaient absentes des cultures utilisées comme DFCI. L'exemple type étant les oliviers/amandiers qui bordent la route menant au phare. Sur une distance de quelques dizaines de mètres entre la route et l'intérieur des cultures nous avons retrouvé des fourmis d'Argentine, puis à environ 30/50 m de la route d'autres fourmis (principalement les fourmis granivores : *Messor spp.*). L'intérieur des zones DFCI n'étant tout simplement pas irrigué, en saison sèche les fourmis d'Argentine ne semblent pas pouvoir si établir. Nous avons constaté ce fait aussi dans les zones à palmiers –dattiers. Diminuer, voir arrêter l'arrosage des plantes et cultures fortes consommatrices d'eau semble être la solution la plus économique, viable et

écologique. Pour les 2 îles il est très important de veiller à ne pas propager d'individus (reines ou ouvrières plus larves) dans des lieux non infestés.

Deux facteurs de risque sont actuellement à surveiller :

- D'abord les poubelles qui sont acheminées d'une zone très infestée (villages) vers des zones non infestées (Port-Cros : L'Estisac, La plage de Port-Man, l'Eminence....), ainsi que les camions qui font régulièrement le tour des îles et peuvent transporter à plusieurs kilomètres des propagules (reines ou ouvrières plus larves), prémices à de nouvelles colonisations. On notera sur Port-Cros l'observation de nids et d'ouvrières de fourmi d'Argentine dans les poubelles de l'Eminence et le long du chemin qui y mène. Ces observations corroborent la théorie de la propagation par les poubelles. Sur Porquerolles, la présence de fourmi d'Argentine dans des lieux reculés comme la pointe du Grand Langoustier laisse envisager des apports d'origine anthropique (apport de matériaux de constructions, poubelles, touristes ...). Il semble urgent de traiter les zones de stockage des poubelles, ainsi que de réduire les trajets des camions.

- Enfin, la propagation vers d'autres îles adjacentes telle que l'île de Bagaud et les îlots satellites de Port-Cros est à craindre, particulièrement dans le contexte des programmes actuels de restauration

écologique de l'île de Bagaud qui impliquent un transfert de matériel (ratières), un transfert de personnel (main d'œuvre pour l'arrachage des *Carpobrotus* spp., dératisation, ouverture des layons, suivis scientifiques etc.) et de conservation des populations de certains oiseaux marins (apport de nids artificiels pour les puffins). À ce jour (juin 2011), nous n'avons pas détecté de fourmis d'Argentine à Bagaud. Afin d'éviter une nouvelle catastrophe écologique, une surveillance accrue de la myrmécofaune sur les îles satellites est souhaitable. Une inspection minutieuse de Bagaud est donc préconisée en 2013, à la fin des opérations de dératisation et de l'arrachage des *Carpobrotus* sp., afin de détecter précocement une possible implantation de propagules de fourmis d'Argentine. Etant donné l'importance de l'invasion de la fourmi d'Argentine sur l'île de Porquerolles, une inspection minutieuse / états zéros myrmécologiques de l'ensemble des îlots de Porquerolles est préconisée. À commencer par les îlots « habités » tel que le Petit Langoustier. Cette préoccupation devra particulièrement s'appliquer aux lieux et îlots nécessitant l'apport de matériaux (sables, briques, tuiles ...) et également à l'importation de pots en terre, susceptibles d'abriter des fourmis d'Argentine.

Il est indispensable de sensibiliser au plus vite la population, les touristes et les personnes travaillant sur les programmes de recherche, ainsi que mettre en place des

études afin de comprendre les impacts de la présence de la fourmi d'Argentine sur les autres insectes (ex : Coléoptères), les araignées ou les reptiles.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier vivement, tout le personnel du Parc national de Port-Cros et plus particulièrement ALAIN BARCELO et PASCAL GILLET. La présente étude est financée par le Parc national de Port-Cros (contrat : 11 – 042 83400 PC) et entre dans le cadre de la thèse de L. BERVILLE financée par la région PACA. Merci aux chefs de secteurs, HERVÉ BERGÈRE et SERGE MOREAU de m'avoir accueillie sur les îles.

Nous remercions également nos trois stagiaires : ALICE MÉNAGER, JIM SALONE et JULIE TANET. Merci pour votre bonne humeur et votre motivation lors des fastidieuses campagnes de terrain. Toute ma gratitude à ROBERT, PIERRE et RICHARD du secteur de Porquerolles pour leur patience et gentillesse. Un énorme merci à ARNAUD BELLEC pour l'aide sur le terrain et à DANIEL PAVON pour l'attention portée à mes petites questions SIG. Grand merci à CORALIE SANTELLI pour son aide sur le terrain durant la chasse à vue 2012. Enfin, merci aux équipes puffins (KAREN BOURGEOIS, ALEXIS CHEVALLIER et JEAN-BAPTISTE PONS) pour avoir grandement facilité la logistique nécessaire à la colocation sur Porquerolles.

Annexe 4 : Etude de la capacité « d'installation » et de « survie » des *Tapinoma nigerrimum* après contrôle de la densité de fourmi d'Argentine par application continu d'appât toxique.

L'ARCHIPEL DU FRIOUL

Les îles de Ratonneau et de Pomègues, situées à l'ouest de la ville de Marseille, forment un ensemble auquel se rattachent l'îlot d'If et celui du Tiboulon, désigné sous le nom des îles du Frioul. L'archipel est séparé du continent par moins de 1 800 m à la pointe d'Endoume. Ces îles sont caractérisées par une pluviométrie faible et des vents forts.

Introduction :

Lors de nos études précédentes (*Chapitre IV*) nous avons établi la présence de la fourmi d'Argentine sur l'archipel. L'envahissement par la fourmi d'Argentine sur l'archipel, est fortement conditionné à la présence de perturbations d'origine anthropique. La fourmi d'Argentine demandant un milieu humide est dépendante sur le Frioul des apports d'eau dus aux humains. Sur l'île de Ratonneau, la fourmi d'Argentine est cantonnée au village. La partie la plus infestée de l'île est localisée dans la zone des marins-pompier qui arrosent abondamment le pourtour de leur logement. Nous notons l'absence de la fourmi dans les zones plus éloignées, pourtant anthropisées (Hôpital Caroline, centre Léo Lagrange, fort de Brégantin et la station de pilotage de Marseille-Fos) ainsi

que dans les anciennes zones militaires (fort de Ratonneau, batteries allemandes ...).

Sur le Frioul, la fourmi d'Argentine partage avec *Tapinoma nigerrimum* le même préférendum écologique (Casevitzweulersse, 1990) sans pour autant montrer cette propension à rentrer dans les habitations. *T. nigerrimum* appartient, comme la fourmi d'Argentine, à la sous-famille des *Dolichoderinae*. Présente dans tout le bassin méditerranéen (Berville *et al.*, 2013), elle forme des nids populeux, interconnectés sur plusieurs dizaines de mètres carrés. Ces espèces de fourmis, très agressives l'une envers l'autre (Blight *et al.*, 2010a) se partagent le littoral Corse (Blight *et al.*, 2009). Sur le Frioul, les deux espèces se partagent la zone anthropisée, sans pour autant coexister. Le front entre les deux espèces sur le Frioul semble « stable » comparé à la vitesse d'invasion observée dans d'autre région [Californie : 50- 150 m/an (Holway, 1998b) ; Espagne : 19 m/an (Casellas-Febrellas D, 2004)]. *T. nigerrimum* serait donc capable de ralentir voir de contenir l'expansion de la fourmi d'Argentine en agissant comme barrière vivante et/ou en empêchant l'établissement de propagules de la fourmi d'Argentine. En 2011, la « frontière » se situait devant le port de plaisance et la zone d'invasion de la

fourmi d'Argentine s'étendait sur environ 4,3 hectares (*Chapitre IV*).

Les objectifs de cette étude sont d'étudier les capacités de fondation de nouveaux nids de *T. nigerrimum* dans des zones qui lui sont écologiquement favorables, mais sous « contrôle » de *L. humile*. Des essais précédents ont montré la nécessité de diminuer le nombre de fourmis d'Argentine dans la zone d'étude, avant d'envisager un transfert de nid de *Tapinoma*. Un protocole de contrôle de la fourmi d'Argentine a donc été mis en place à la sortie du village, avec d'abord une approche chimique puis une approche comportementale. L'approche chimique consiste à affaiblir la population de fourmis d'Argentine par distribution répétée d'appâts toxiques à proximité et dans les nids principaux. L'approche comportementale s'articule autour des travaux de BLIGHT et *al.* (Blight *et al.*, 2009; Blight *et al.*, 2010a) et sur nos observations rapportées *chapitres IV et VI*.

Après constatation de la diminution du nombre d'ouvrières de *L. humile* due au traitement chimique, un déplacement de nids de *T. nigerrimum*, à proximité de ceux de la fourmi d'Argentine a été effectué. Des nids de plusieurs dizaines voire centaines de reines et quelques milliers d'ouvrières sont déplacés dans la « zone » à *L. humile*. Nous observons les interactions comportementales entre les deux espèces afin de connaître la capacité de recolonisation des *L. humile* et la

résistance des *T. nigerrimum* face aux apports extérieurs en *L. humile*.

Matériel et méthodes :

Évaluation de la densité de la fourmi d'Argentine dans la parcelle :

L'évaluation de la densité de la fourmi d'Argentine a été effectuée par chasse à vue sous les pierres, au sol et dans les arbres. Un dénombrement exhaustif des nids et des pistes présents dans la parcelle a été effectué. Pour chaque piste (*Tableau 34*), trois répliqués du « trafic » de fourmis d'Argentine à 5 minutes d'intervalle ont été effectués. Chaque décompte du « trafic » dure une minute.

*Évaluation de la densité des *L. humile* pendant le traitement, en fonction du temps :*

Un dépôt d'appâts chimiques (Maxforce Quantum ©Bayer : gel d'imidacloprid 0,03 %) est effectué autour et dans les nids de *L. humile* et est réapprovisionné régulièrement (*Tableau 34*). La même méthode que lors de l'évaluation de la densité des fourmis d'Argentine est utilisée afin d'évaluer les effets du traitement. La présence / absence d'ouvrières de *L. humile* dans les nids (qualitative) et du « trafic » sur les pistes (quantitatif) est noté à $T_{+1 \text{ jour}}$ et $T_{+5 \text{ jours}}$

N°	Type :	Milieu :	N°	Type :	Milieu :
1	Piste	Conteneur ordures	31	Ouvrière	Pierre
2	Piste	Conteneur ordures	32	Nid	Pierre / Mûrier
3	Piste	Conteneur ordures	33	Nid	Pierre / Mûrier
4	Piste	Conteneur ordures	34	Ouvrière	Pierre / Mûrier
5	Piste	Conteneur ordures	35	Piste	Mûrier
6	Piste	Conteneur ordures	36	Ouvrière	Pierre / Mûrier
7	Nid	Pierre / Tamaris	37	Ouvrière	Pierre / Mûrier
8	Piste	Tamaris	38	Ouvrière	Pierre / Mûrier
9	Piste	Tamaris	39	Ouvrière	Pierre / Mûrier
10	Piste	Pierre / Tamaris	40	Ouvrière	Tamaris
11	Ouvrière	Pierre / Tamaris	41	Ouvrière	Pierre
12	Nid	Tamaris	42	Ouvrière	Pierre
13	Nid	Tamaris	43	Ouvrière	Pelouse
14	Ouvrière	Tamaris	44	Ouvrière	Pierre
15	Ouvrière	Tamaris	45	Piste	Pierre
16	Ouvrière	Pierre	46	Ouvrière	Pierre
17	Ouvrière	Pierre	47	Piste	Tamaris
18	Piste	Arbousier	48	Ouvrière	Tamaris
19	Piste	Pierre	49	Piste	Route
20	Piste	Tamaris	50	Ouvrière	Pierre
21	Nid	Pierre / Tamaris	51	Piste	Tamaris
22	Nid	Pierre / Tamaris	52	Nid	Pierre
23	Ouvrière	Pierre	53	Piste	Pierre
24	Piste	Route	54	Ouvrière	Pierre
25	Ouvrière	Pierre	55	Piste	Tamaris
26	Nid	Tamaris	56	Ouvrière	Pierre
27	Nid	Pierre	57	Ouvrière	Pierre
28	Nid	Pierre	58	Ouvrière	Tamaris
29	Nid	Pierre	59	Nid	Pierre / Tamaris
30	Ouvrière	Pierre	60	Nid	Pierre / Tamaris
			61	Piste	Route

Tableau 34 : Caractéristiques des observations de fourmi d'Argentine dans la zone d'étude.

N°	T0 trafic ± SD	T+1 trafic ± SD	T+5 trafic ± SD	N°	T0 trafic ± SD	T+1 trafic ± SD	T+5 trafic ± SD
Piste 1	55 ± 8,5	5 ± 1	-	Piste 20	3,7 ± 1,5	-	3 ± 2
Piste 2	66,7 ± 18,8	6,7 ± 1,9	1 ± 0	Piste 24	14 ± 2	1 ± 0	-
Piste 3	71 ± 13,5	2 ± 1	-	Piste 35	10,7 ± 3,5	7 ± 3	-
Piste 4	78 ± 5,6	-	-	Piste 45	4 ± 3	-	-
Piste 5	24,3 ± 7,5	2 ± 0	1 ± 0	Piste 47	3 ± 3,5	2 ± 1	1 ± 0
Piste 6	47,7 ± 9	7,7 ± 1	-	Piste 49	4,7 ± 5,5	-	-
Piste 8	22,3 ± 4,7	2,3 ± 4	-	Piste 51	4 ± 4,7	-	-
Piste 9	33 ± 8,9	4 ± 2	-	Piste 53	6 ± 1	-	-
Piste 10	10 ± 2	3,6 ± 3,7	-	Piste 55	7 ± 1	2 ± 0	-
Piste 18	12 ± 1	12 ± 1	-	Piste 61	19 ± 1	1 ± 0	1 ± 0
Piste 19	4 ± 1	-	-				

Tableau 35 : Moyennes et écarts standard du trafic d'ouvrières L. humile observé sur les pistes durant une minute à T₀, T+1_{jour} et T+5_{jours}.

*Déplacement des nids de *T. nigerrimum* dans la parcelle :*

Après disparition des nids de fourmi d'Argentine, des nids de *T. nigerrimum* sont implantés dans la parcelle afin de réduire le nombre, voire d'anéantir les fourmis d'Argentine restantes. Au préalable, les appâts chimiques ont été enlevés et un temps de latence a été observé.

*Évaluation de la densité des *L. humile* après traitement :*

La même méthode que lors de l'évaluation de la densité des fourmis d'Argentine dans la parcelle est utilisée mais ici nous avons observé en plus, la présence/absence des *T. nigerrimum*, voire d'autres espèces.

Résultats :

Évaluation de la densité de la fourmi d'Argentine dans cette parcelle :

La zone choisie était envahie par une population très importante de fourmis d'Argentine, qui circulaient abondamment le long de pistes allant de différents nids vers les poubelles du village et la zone de compost. À T_0 , 61 observations de fourmis d'Argentine ont été faites (*Tableau 34*). Ces observations sont composées de 23% de nids, 34,4% de pistes et 42,6% d'ouvrières seules (*Tableau 34*). D'importantes pistes sont observables avec du trafic parfois sur plusieurs pistes en parallèle, principalement aux abords des zones d'approvisionnements.

*Évaluation de la densité des *L. humile* en fonction du temps :*

Les résultats du trafic de fourmis d'Argentine observés pendant une minute sur les pistes à T_{+1} et T_{+5} sont donnés dans le *Tableau 35*. On observe une rapide diminution du niveau du trafic sur toutes les pistes préalablement identifiées. On notera que dès T_{+1} , les quelques ouvrières passant sur les pistes ne semblent plus s'intéresser à l'appât et cela, même si le produit vient juste d'être déposé. L'avant-veille, à T_0 , les ouvrières étaient attirées par l'appât à la seconde où il était déposé. À T_{+5} , nous n'avons pas réellement observé de trafic, mais plutôt des ouvrières seules.

Sur les 14 nids de T_0 , 6 étaient vides à T_{+1} et 13 à T_{+5} . Nous n'avons pas constaté la présence massive de cadavres sous les pierres, par contre nous avons noté l'apparition de deux nids sous des pierres inhabités à T_0 .

*Déplacement des nids de *T. nigerrimum* dans la zone traitée :*

Quatre fragments de colonie de *T. nigerrimum* de plusieurs milliers d'ouvrières ont été déplacés avec la terre de leurs nids d'origine 8 jours plus tard (T_{+14}). Les ouvrières, reines et couvains ont été placés dans des trous préalablement creusés et humidifiés. Des pierres de 70 à 100 kg ont été placées sur les nids afin de favoriser l'installation. Un suivi journalier des nids a

été effectué entre T_{+14} et T_{+18} , puis à T_{+28} et à T_{+38} .

Entre T_{+14} et T_{+16} , 4 combats ont été observés entre ouvrières des deux espèces. Quelques dizaines ouvrières de fourmi d'Argentine ont été observées sur les nids transposés de *T. nigerrimum* à T_{+17} . À T_{+18} , un des 4 nids était recouvert de fourmi d'Argentine.

À T_{+28} un des nids était rempli de fourmis d'Argentine (larves, œufs et reine) et un nid était vide. Nous avons observé de nombreux et violents combats sur les deux nids restants. Quelques heures plus tard, une importante piste d'ouvrières de *T. nigerrimum* partait d'un des nids vers une zone sortant de l'aire d'invasion connue des *L. humile*.

T_{+38} , nous avons observé uniquement des ouvrières *L. humile* dans la zone d'étude. Afin d'être sûr du départ/mort des *T. nigerrimum* nous avons déplacé les pierres des deux nids « restants ». Sous l'une d'entre elle, il y avait des ouvrières *L. humile*, sous l'autre aucune fourmi.

Conclusions :

D'importante quantité de fourmis ont été vue en train de manger l'appât, distribué ad libitum le premier jour. Nous avons observé une forte appétence du produit le premier jour malgré la présence d'une forte concurrence alimentaire (poubelle ...). À T_{+1} , l'intensité du trafic était considérablement moindre.

Cependant à T_{+1} , les ouvrières restant n'étaient pas attirées par les appâts toxiques. Il semblerait que les fourmis soient capables de « reconnaître et d'éviter » l'absorption de produit toxique. Un test avec un mélange de l'appât toxique avec du miel biologique n'a pas attiré les fourmis passant sur la piste 1 à T_{+1} . D'autres analyses sont à effectuer afin de mettre en évidence ce « comportement d'évitement ».

La nette diminution des fourmis d'Argentine dans la zone traitée n'a pas permis l'établissement sur la durée des *T. nigerrimum*. Il semblerait qu'un constant apport de fourrageuses de fourmi d'Argentine -venues de la zone non traitée – ait permis une « reconquête » rapide de la zone. La surface de la zone traitée n'était donc pas suffisamment importante. En quelques jours, les milliers d'ouvrières de *T. nigerrimum* se sont retrouvées assiégées dans leurs nouveaux nids. Le flot d'ouvrières de *T. nigerrimum* sortant défendre les nids n'est pas parvenu à contrer le flot continu d'ouvrières de *L. humile*. Malgré une résistance forte, les *T. nigerrimum* ont été évincées de la zone traitée.

Il est néanmoins important de continuer la surveillance de la vitesse d'invasion des fourmis d'Argentine. Traiter l'ensemble de la zone sur une plus grande période et avec différents produits paraît envisageable sur une surface relativement petite (3,4 hectares). Les habitants ressentent

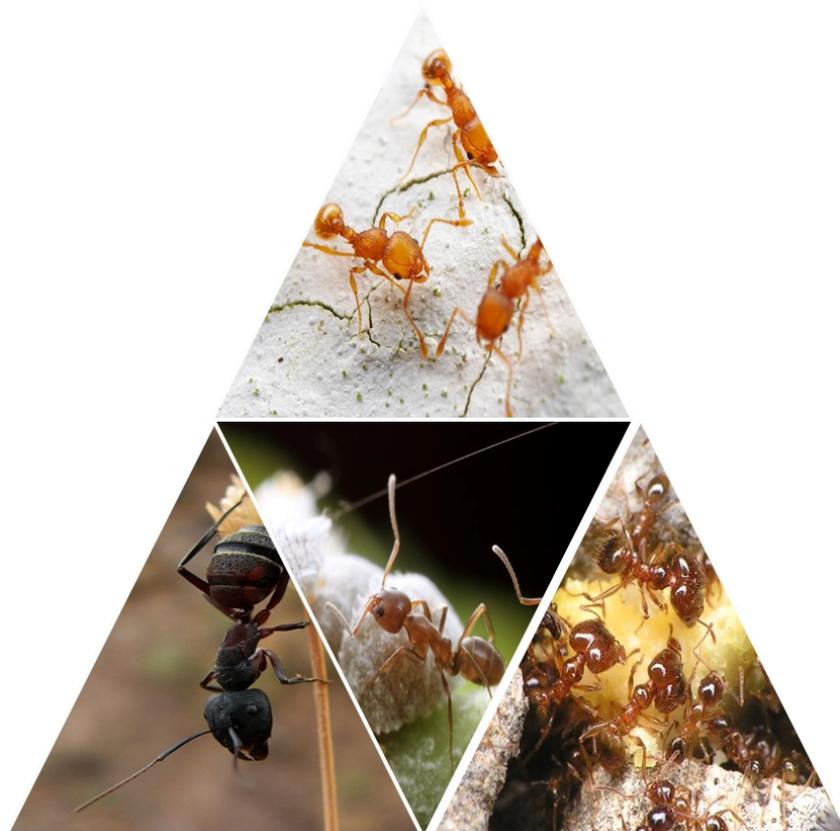
depuis des années les nuisances de cette fourmi et semblent favorables à une action.

Pour l'heure les fourmis d'Argentine ne sont présentes que dans la zone urbanisée énormément dégradée de l'île. La flore et les sols sont quasiment absents de la zone envahie (béton, calcaires affleurant et gravier seulement) et l'entomofaune est déjà bien affectée par la présence de la fourmi d'Argentine et de l'urbanisation. Actuellement, l'important est d'éviter la propagation des fourmis d'Argentine et de sauvegarder les quelques 200 hectares du reste des îles, qui ne sont pas dégradés et qui de plus hébergent une faune et une flore exceptionnelles.

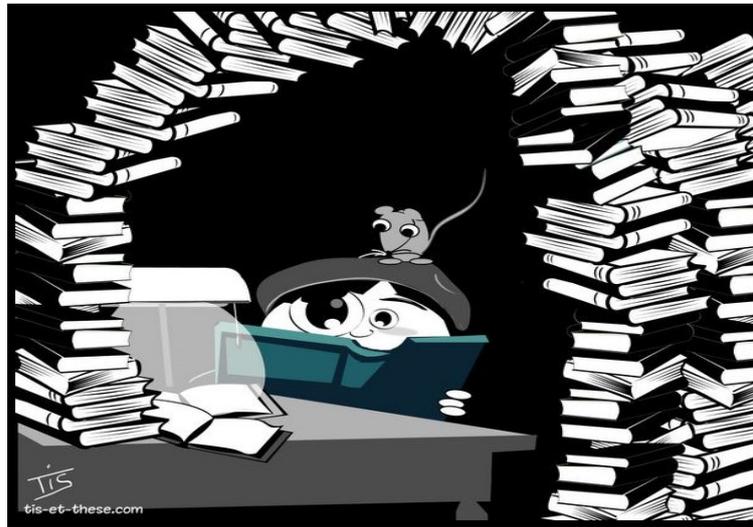
Les conditions semblent donc réunies pour mettre en place une opération chimique d'éradication de grande envergure.

REMERCIEMENTS :

Merci à tous les membres du Ceep Frioul pour leur temps. Merci à PATRICK VIDAL pour ton aide bénévole sur le terrain.



VII. Bibliographie & Index :



Bibliographie :

1. Abensperg-Traun M, Steven D. 1995. The effects of pitfall traps diameter on ant species richness (*Hymenoptera: Formicidae*) and species composition of the catch in a semi-arid eucalypt woodland. **Australian journal of ecology** 20:282-7
2. Abril S, Gomez S. 2011. Aggressive behaviour of the two European Argentine ant supercolonies (*Hymenoptera: Formicidae*) towards displaced native ant species of the northeastern Iberian peninsula. **Myrmecological news** 14:99-106
3. Abrol DP. 2012. Management of pollinators for crop plants and wildlife. 821 pp
4. Acosta FJ. 1980. Las comunidades de hormigas en las etapas seriales del encinar. Madrid. (Thèse) 396 pp
5. Acosta Salmerón FJ, Morales Bastos M, Serrano Talavera JM. 1983. Capacidad de transcripcion de una mirmecocenosis en un medio adverso. In Capacity for transcription of a myrmecocenosis in an adverse environment. **Boletin de la Asociacion Espanola de Entomologia.** 7 :151-158
6. Adams ES. 1998. Territory size and shape in fire ants: a model based on neighborhood interactions. **Ecology** 79:1125-34

7. Agosti D, Collingwood CA. 1987. A provisional list of the Balkans ants (Hym. *Formicidae*) and a key to the worker caste. II. Key to the worker caste, including the European species without the Iberian. **Mitteilungen der schweizerischen entomologischen gesellschaft** 60:261-93
8. Akino T, Terayama M, Wakamura S, Yamaoka R. 2002. Intraspecific variation of cuticular hydrocarbon composition in *Formica japonica* motschoulsky (Hymenoptera: *Formicidae*). **Zoological science** 19:1155-65
9. Alder P, Silverman J. 2004. A comparison of monitoring methods used to detect changes in Argentine ant (*Hymenoptera: Formicidae*) populations. **Journal of agricultural and urban entomology** 21:142-9
10. Allen CR, Willey RD, Myers PE, Horton PM, Buffa J. 2000. Impact of red imported fire ant infestation on northern bobwhite quail abundance trends in southeastern United States. **Journal of agricultural and urban entomology** 17:43-51
11. Anderson KE, Zeltzer SL, Overson RP, Clark WH. 2010. Identification of cryptic hosts for two inquiline parasites of the seed harvester ant *Pogonomyrmex* and new localities for *P. anergismus* (Hymenoptera: *Formicidae*). **Southwestern naturalist** 55:532-8
12. André E. 1882. Les fourmis. [part]. Pp. 153-232 In: André, Edm. 1881-1886. Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie. Tome Deuxième. Beaune: Edmond André, 919 + 48 pp
13. Antweb.org. [12/02/2013]
14. Arnold N, Ovenden D. 2010. Le guide herpéto: 228 amphibiens et reptiles d'Europe. Delachaux et Niestlé. 287 pp
15. Atanassov N, Dlussky GM. 1992. Fauna of Bulgaria. *Hymenoptera, Formicidae.*, 310 pp
16. Bach CE. 1991. Direct and indirect interactions between ants (*Pheidole megacephala*), scales (*Coccus-viridis*) and plants (*Pluchea-indica*). **Oecologia** 87:233-9
17. Bagnères AG, Blomquist G. 2010. Site of synthesis, mechanism of transport and selective deposition of hydrocarbons. In: Insect hydrocarbons, biology, biochemistry and chemical ecology, Ed. G Blomquist, AG Bagnères: Cambridge, UK: Cambridge University press. 75-99
18. Bagnères AG, Wicker-Thomas C. 2010. Chemical taxonomy with hydrocarbons. In: Insect hydrocarbons, biology, biochemistry and chemical ecology, Ed. G Blomquist, AG Bagnères : Cambridge, UK : Cambridge University press. 121-62
19. Baker TC, Van Vorhis Key SE, Gaston LK. 1985. Bait-preference tests for the Argentine ant (*Hymenoptera, Formicidae*). **Journal of Economic Entomology** 78:1083-8
20. Barber E. 1920. The Argentine ant as a household pest. **Farmers' bulletin** 1101:1-11
21. Baroni Urbani C. 1968. Studdi sulla mirmecofauna d'italia. Iv. La fauna mirmecologia delle isole maltesi ed il suo significato ecologico e biogeografico. **Annali del museo civico do storia naturale** 77:408-559
22. Baroni Urbani C, Josens G, Peakin G. 1978. Empirical data and demographic parameters. In: Production ecology of ants and termites, Ed. M Brian, Cambridge: Cambridge University press. 5-44
23. Baroni Urbani C. 1971. Catalogo delle specie de *Formicidae* d'Italia. **Memorie**

- della società entomologica italiana 50 : 5-287
24. Baroni Urbani C, Nielsen MG. 1990. Energetics and foraging behavior of the European seed harvesting ant *Messor capitatus* .II. Do ants optimize their harvesting. **Physiological entomology** 15:449-61
 25. Barquín J. 1981. Las hormigas de canarias. Taxonomia, ecologia y distribución de los *Formicidae*. **Secretariado de publicaciones de la universidad de la laguna, colección monografías**. 584pp
 26. Beckers R, Goss S, Deneubourg J, Pasteels J. 1989. Colony size, communication and ant foraging strategy. **Psyche** 96:239-56
 27. Belkadi M. 1990. Biologie de la fourmi des jardins *Tapinoma simrothi* Krausse (*Hymenoptera: Formicidae*) dans la région de tizi-ouzou. Université de Tizi-Ouzou. (Thèse) 128 pp
 28. Bennett F, Hughes I. 1959. Biological control of insect pests in Bermuda. **Bulletin of entomological research** 50 : 423-436
 29. Benois A. 1973. Influence of ecological factors on annual cycle and seasonal activity of Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* Mayr (*Hymenoptera: Formicidae*) from french riviera. **Insectes sociaux** 20:267-95
 30. Bernard F. 1935. Hyménoptères prédateurs des environs de fréjus. **Annales de la société entomologique de France** 104:1-72
 31. Bernard F. 1945. Notes sur l'écologie des fourmis en forêt de Mamora (Maroc). **Bulletin de la société d'histoire naturelle de l'Afrique du nord** 35:125-40
 32. Bernard F. 1950. Notes biologiques sur les cinq fourmis les plus nuisibles dans la région méditerranéenne. **Revue de pathologie végétale et d'entomologie agricole de France** 29:26-42
 33. Bernard F. 1956. Remarques sur le peuplement des Baléares en fourmis. **Bulletin de la société d'histoire naturelle de l'Afrique du nord** 47:254-67
 34. Bernard F. 1959 [1958]. Les fourmis de l'île de Port-Cros. Contribution à l'écologie des anciennes forêts méditerranéennes. **Vie et milieu** 9 : 340-60
 35. Bernard F. 1959. Résultats de la concurrence naturelle chez les fourmis terricoles de France et d'Afrique du Nord : évaluation numérique des sociétés dominantes. **Bulletin de la société d'histoire naturelle de l'Afrique du nord** 49:302-56
 36. Bernard F. 1960 [1959]. Fourmis récoltées en corse par J Bonfils (1957). **Compte rendu sommaire des seances de la societe de biogeographie** 36:108-114
 37. Bernard F. 1961. Fourmis de Majorque, de Corse et de sept petites îles du sud méditerranéen. In : Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité, Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique 94:139-157
 38. Bernard F. 1968 [1967]. Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen. 3. Les fourmis (*Hymenoptera Formicidae*) d'Europe occidentale et septentrionale. Paris: Masson, 411 pp
 39. Bernard F. 1971. Les fourmis de l'île de Djerba (Tunisie). **Bulletin de la société d'histoire naturelle de l'Afrique du nord** 62:3-15
 40. Bernard F. 1976. Contribution à la connaissance de *Tapinoma simrothi* Krausse, fourmi la plus nuisibles aux cultures du Maghreb. **Bulletin de la**

- société d'histoire naturelle de l'Afrique du nord** 67:87-101
41. Bernard F. 1977. Ecologie des fourmis du Parc national de Port-Cros. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle. Écologie Générale** (3)36:53-82
 42. Bernard F. 1980. Evaluation quantitatives des influences humaines sur les fourmis. **Ecologia mediterranea** 5:25-38
 43. Bernard F. Influence des densités végétales sur les fourmis méditerranéennes. Pp. 21-29 in: Cherix, D. (ed.) 1980. **Écologie des insectes sociaux**. C. R. UIEIS Section française - Lausanne, 7-8 septembre 1979. Lyon : UIEIS Section Française, xv + 160 pp
 44. Bernard F. 1981. Les fourmis des palmerais : nombres, agilité, rôle, pratique. **Bulletin de la société d'histoire naturelle d'Afrique du nord** 69:95-105
 45. Bernard F. 1982. Recherches écologiques et biométriques sur les *Tapinoma* de France et du Maghreb. **Bulletin de la société d'histoire naturelle de l'Afrique du nord** 70:57-63
 46. Bernard F. 1983. Les fourmis et leur milieu en France méditerranéenne. 149 pp
 47. Berville L. 2009. Comportements agonistiques et signatures chimiques de *Linepithema humile* (Mayr) en Corse et le long du littoral de la Région Provence Alpes Côte d'Azur, Université François Rabelais (Rapport de Master). 106pp
 48. Berville L. 2010. Inventaire myrmécologique dans l'archipel de Riou - Rapport préliminaire (Rapport : Impe / Ceep). 11pp
 49. Berville L. 2011. Contribution à l'inventaire myrmécologique des îles de l'archipel de Riou (Rapport : Impe / Ceep). 11pp. DOI: 10.13140/RG.2.2.21168.43524
 50. Berville L. 2011. Inventaire myrmécologique & études de la capacité d'invasion, de dispersion et de contrôle de la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) sur les îles du Frioul (Rapport : Imbe / Ceep). 41pp
 51. Berville L. 2011. Mise en place d'un moyen de contrôle de la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) sur les îles de Porquerolles et Port-Cros. (Rapport : Imep / Parc national de Port-Cros, contrat d'étude n° 10-045 83400 PC du 22 octobre 2010). 26pp.
 52. Berville L. 2012. Inventaire myrmécologique de l'île du Grand Rouveau (Rapport : Imbe & PIM). 19pp. DOI: 10.13140/RG.2.2.11519.07840
 53. Berville L. 2012. Inventaire myrmécologique de l'île verte. (Rapport : Imbe). 13pp
 54. Berville L. 2012. Mise en place de protocoles de lutte contre la fourmi d'Argentine (*L. humile*) après inventaires myrmécologiques des îles de Porquerolles et Port-Cros (Var, France) - rapport final. (Rapport : Imbe / PNPC). 51pp. DOI: 10.13140/RG.2.2.36267.92966
 55. Berville L. 2013. Inventaire myrmécologique de l'île des Embiez, (Rapport : Imbe / Institut Océanographique P. Ricard) 23pp. DOI: 10.13140/RG.2.2.17393.56165
 56. Berville L, Bazin N, Ponel P, Pavon D, Patrick V, Durand JP, Cuchet T, Fiquet P, Imbert M, Lambert P. 2012. Données nouvelles sur la répartition de *Pseudomogoplistes squamiger* (Fischer, 1853) en Provence et en Corse (*Orthoptera* : *Mogoplistidae*). **L'Entomologiste** 68:69-72.
 57. Berville L, Hefetz A, Espadaler X, Lenoir A, Renucci M, Blight O, Provost. 2013. Differentiation of the ant genus *Tapinoma*

- (*Hymenoptera: Formicidae*) from the Mediterranean Basin by species-specific cuticular hydrocarbon profiles. **Myrmecological news** 18:77-92
58. Berville L, Ponel P. 2013. Inventaire myrmécologique de la réserve intégrale de l'île de Bagaud avant un programme de restauration écologique. (Rapport : Imbe / PNP). 21pp. DOI: 10.13140/RG.2.2.20749.00482
59. Berville L, Renucci M, Provost E. 2012. Mise en place de protocoles de contrôle de la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) sur les îles de Port-cros et Porquerolles (Var, France). **Travaux scientifiques du Parc national de Port-Cros** 26:91-108
60. Billen J. 1986. Morphology and ultrastructure of the abdominal glands in dolichoderine ants (*Hymenoptera, Formicidae*). **Insectes sociaux** 33:278-95
61. Blachly JS, Forschler BT. 1996. Suppression of late-season Argentine ant (*Hymenoptera: Formicidae*) field populations using a perimeter treatment with containerized baits. **Journal of Economic Entomology** 89:1497-500
62. Blanc J. 1961. Les fourmis Argentines à Toulon et leur destruction par le courant électrique. **Bulletin de la société des sciences naturelles et d'archéologie de Toulon et du Var**. 135:4-5
63. Blanc S. 2006. Hétérogénéité chimique dans une homogénéité génétique et comportementale putative chez *Linepithema humile*. (Rapport : Aix-Marseille Université & Imep). 33pp
64. Blancafort X, Gomez C. 2006. Downfall of pollen carriage by ants after Argentine ant invasion in two Mediterranean *Euphorbia* species. **Vie et milieu-life and environment**. 56:243-6
65. Blanck A. 1951. Les fourmis nuisibles et les moyens de les combattre. **Phytoma** 33:8-16
66. Blight O. 2008. La fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) envahisseur du littoral Corse. Conséquences écologiques et priorités de gestion. Rapport intermédiaire - 2ème tranche. (Rapport : Université Paul Cézanne & Imep)
67. Blight O. 2010. Ampleur et conséquences écologiques de l'envahissement du littoral Corse par la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*). Université Paul-Cézanne, Aix-Marseille III. (Thèse) 257 pp
68. Blight O, Berville L, Vogel V, Hefetz A, Renucci M, Orgeas J, Provost E, Keller L. 2012. Variation in the level of aggression, chemical and genetic distance among three supercolonies of the Argentine ant in Europe. **Molecular ecology** 21:4106-21. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2012.05668.x
69. Blight O, Orgeas J, Renucci M, Provost E. 2011. Imidacloprid gel bait effective in Argentine ant control at nest scale. **Sociobiology** 58:23-30
70. Blight O, Orgeas J, Renucci M, Tirard A, Provost E. 2009. Where and how Argentine ant (*Linepithema humile*) spreads in Corsica? **Comptes rendus biologies** 332:747-51
71. Blight O, Provost E, Renucci M, Tirard A, Orgeas J. 2010. A native ant armed to limit the spread of the Argentine ant. **Biological invasions** 12:3785-93
72. Blight O, Renucci M, Tirard A, Orgeas J, Provost E. 2010. A new colony structure of the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*) in southern Europe. **Biological invasions** 12:1491-7
73. Blomquist G. 2010. Biosynthesis of cuticular hydrocarbons. In: Insect hydrocarbons, biology, biochemistry and chemical ecology, Ed. G Blomquist, AG

- Bagnères. Cambridge, UK: Cambridge University press. 35-52 pp
74. Blomquist G. 2010. Structure and analysis of insect hydrocarbons. In: Insect hydrocarbons, biology, biochemistry and chemical ecology, Ed. G Blomquist, AG Bagnères. Cambridge, UK: Cambridge University press. 19-34 pp
75. Blomquist G, Bagnères AG. 2010. Insect hydrocarbons biology, biochemistry, and chemical ecology. Cambridge University press. 492 pp
76. Blum MS, Walker JR, Callahan PS, Novak AF. 1958. Chemical, insecticidal, and antibiotic properties of fire ant venom. **Science** 128:306-7
77. Boer P. 2010. Mieren van de Benelux. **Stichting jeugdbondsuitgeverij**. 183 pp
78. Bolger DT, Suarez AV, Crooks KR, Morrison SA, Case TJ. 2000. Arthropods in urban habitat fragments in southern California: area, age, and edge effects. **Ecological applications** 10:1230-48
79. Bolton B. 1994. Identification guide to the ant genera of the world. Library of congress cataloging-in-publication data: Havard college. 222pp
80. Bolton B. 1995. A new general catalogue of the ants of the world. Cambridge, Mass, Harvard University press. 504 pp
81. Bolton B. 2012. Bolton's catalogue and synopsis. [Http://gap.entclub.org](http://gap.entclub.org)
82. Bolton B, Alpert G, Ward PS, Naskrecki P. 2007. Bolton's catalogue of ants of the world 1758-2005. In: Cd-Rom. Cambridge MA.
83. Bonaric J. 1971. Contribution à l'étude systématique et écologique des formicidés du Bas-Languedoc. Montpellier. (Thèse) 179 pp
84. Bonavita-Cougourdan A, Clément JL, Lange C. 1987. Nestmate recognition : the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. **Journal of entomological science**. 22: 1-10
85. Bond W, Slingsby P. 1984. Collapse of an ant-plant mutualism - the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous proteaceae. **Ecology** 65:1031-7
86. Bondroit J. 1911. Fourmis exotiques importées au jardin botanique de bruxelles. **Annales de la société entomologique de belgique** 55:14
87. Bondroit J. 1918. Les fourmis de France et de Belgique. **Annales de la Société Entomologique de France** 87:1-174.
88. Bonnaud E, Berger G, Bourgeois K, Legrand J, Vidal E. 2012. Predation by cats could lead to the extinction of the mediterranean endemic yelkouan shearwater *Puffinus yelkouan* at a major breeding site. **Ibis** 154:566-77
89. Brandao CRF, Paiva RVF. 1994. The galapagos ant fauna and the attributes of colonizing species. In: Exotic ants: biology, impact and control of introduced species, Ed. DF Williams: Westview press, Boulder, Colorado. 1-10
90. Brandt M, Van Wilgenburg E, Tsutsui ND. 2009. Global-scale analyses of chemical ecology and population genetics in the invasive Argentine ant. **Molecular ecology** 18:997-1005
91. Brightwell RJ, Labadie PE, Silverman J. 2010. Northward expansion of the invasive *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae) in the eastern united states is constrained by winter soil temperatures. **Environmental entomology** 39:1659-65
92. Buckingham S, Lapied B, Corrone H, Sattelle F. 1997. Imidacloprid actions on

- nicotinic and mixed insect neuronal acetylcholine receptors. **The journal of experimental biology** 200:2687-92
93. Buckner JL. 1993. Cuticular polar lipids in insects. In: *Insect lipids: chemistry, biochemistry and biology*. Nebraska: University of Nebraska press. 227-270
94. Buczkowski G, Bennett GW. 2008. Aggressive interactions between the introduced Argentine ant, *Linepithema humile* and the native odorous house ant, *Tapinoma sessile*. **Biological invasions** 10:1001-11
95. Buczkowski G, Kumar R, Suib SL, Silverman J. 2005. Diet-related modification of cuticular hydrocarbon profiles of the Argentine ant, *Linepithema humile*, diminishes intercolony aggression. **Journal of chemical ecology** 31:829-43
96. Buczkowski G, Vargo EL, Silverman J. 2004. The diminutive supercolony: the Argentine ants of the southeastern united states. **Molecular ecology** 13:2235-42
97. Bustos O, Cherix D. 1998. Contribution à la biologie de *Tapinoma melanocephalum* Fabricius (*Hymenoptera, Formicidae*). **Journal article Actes des Colloques Insectes Sociaux**. 11: 95-101
98. Buys B. 1987. Competition for nectar between Argentine ants (*Iridomyrmex humilis*) and honeybees (*Apis mellifera*) on black ironbark (*Eucalyptus sideroxylon*). **South African journal of zoology** 22:173-4
99. Buys B. 1990. Relationship between Argentine ants and honeybees in South Africa. In: *applied myrmecology: A world perspective*, Ed. R Vander Meer, K Jaffé, A Cedenio. Boulder, Co: Westview press. 741 pp
100. Cagniant H. 1964. Etude de quelques fourmis marocaines. Statistique provisoire des *Formicidae* du Maroc. **Bulletin de la société d'histoire naturelle de l'Afrique du nord** 53 : 83-118
101. Cagniant H. 1966. Note sur le peuplement en fourmis d'une montagne de la région d'Alger, l'Atlas de Blida. **Bulletin de la société d'histoire naturelle de toulouse** 102:278-284
102. Cagniant H. 1968. Liste préliminaire de fourmis forestières d'Algérie. – résultats obtenus de 1963 à 1966. **Bulletin de la société d'histoire naturelle de toulouse** 104:138-147
103. Cagniant H. 1970. Deuxième liste de fourmis d'algérie récoltées principalement en forêt (2^e partie). **Bulletin de la société d'histoire naturelle de toulouse** 106:28-40
104. Cagniant H. 2006. Liste actualisée des fourmis du maroc (*Hymenoptera: Formicidae*). **Myrmecologische nachrichten** 8: 193-200
105. Camilo GR, Philips JSA. 1990. Evolution of ant communities in response to invasion by the fire ant *Solenopsis invicta*. In: *Applied myrmecology : A world perspective*, Ed. RK Vander Meer, K Jaffé, A Cedenio:191-8. San francisco & Oxford: Westview press, Boulder. 190-198
106. Cammell ME, Way MJ, Paiva MR. 1996. Diversity and structure of ant communities associated with oak, pine, eucalyptus and arable habitats in Portugal. **Insectes sociaux** 43:37-46
107. Cariou Etienne A. 1993. Attraction royale chez la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* (Mayr) (= *Iridomyrmex humilis*) : variations biologiques et physiologiques. Université paul sabatier. (Thèse) 170 pp
108. Cariou Etienne A, Aron S, Passera L. 1992. Queen attractivity in the Argentine ant *Iridomyrmex-humilis* (Mayr). **Behavioural processes** 27:179-86

109. Cariou Etienne A, Passera L. 1993. Queen power in relation to age and mating status in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). **Insectes sociaux** 40:87-94
110. Carlson DA, Service MW. 1979. Differentiation between species of the *Anopheles-gambiae* Giles complex (*Diptera, Culicidae*) by analysis of cuticular hydrocarbons. **Annals of tropical medicine and parasitology** 73:589-92
111. Carney SE, Byerley MB, Holway DA. 2003. Invasive Argentine ants (*Linepithema humile*) do not replace native ants as seed dispersers of *Dendromecon rigida* (*Papaveraceae*) in California, USA. **Oecologia** 135:576-82
112. Carpintero S, Retana J, Cerda X, Reyes-Lopez J, De Reyna LA. 2007. Exploitative strategies of the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*) and native ant species in a southern Spanish pine forest. **Environmental Entomology** 36:1100-11
113. Carpintero S, Reyes-Lopez J. 2008. The role of competitive dominance in the invasive ability of the Argentine ant (*Linepithema humile*). **Biological Invasions** 10:25-35
114. Carpintero S, Tinaut A, Herrera Grao A, Ferreras Romero M. 2000. Estudio faunístico y ecológico de las hormigas (*Hymenoptera: Formicidae*) de la cuenca superior del río Hozgarganta (Parque Natural Los Alcornocales, Cádiz). **Boletín de la Asociación Española de Entomología** 24(3/4):125-138
115. Case TJ. 1990. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. **Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America** 87:9610-4
116. Casellas-Febrellas D. 2004. Tasa de expansión de la hormiga Argentina, *Linepithema humile* (mayr 1868), (*Hymenoptera, Dolichoderine*) en un área mediterránea. **Boletín de la Asociación Española de Entomología** 28:207-16
117. Casevitz-Weulersse J. 1989. Contribution à la connaissance des fourmis de la corse (*Hymenoptera: Formicidae*). Université de Paris 6 (Thèse). 337pp
118. Casevitz-Weulersse J. 1990. Etude systématique de la mymécofaune corse (*Hymenoptera, Formicidae*). **Bulletin du museum national d'histoire naturelle**. Section a, n°2:135-63
119. Casevitz-Weulersse J. 1990. Etude systématique de la mymécofaune corse (*Hymenoptera, Formicidae*) (deuxième partie). **Bulletin du muséum national d'histoire naturelle**. Section a, n°2:415-42
120. Casevitz-Weulersse J, Brun P. 1999. Présence en Corse de la fourmi d'Argentine, *Linepithema humile* (mayr) (*Formicidae Dolichoderinae*). **Bulletin de la société des sciences historiques et naturelles de la Corse** 686-687:151-62
121. Casevitz-Weulersse J, Galkowski C. 2009. Liste actualisée des fourmis de France (*Hymenoptera, Formicidae*). **Bulletin de la société entomologique de France** 114 (4):475-510
122. Casevitz J. 1974. Ants collected in corsica and in Sardinia. **Annales de la societe entomologique de France** 10:611-21
123. Casevitz-Weulersse J. 1990. Study about Corsican ants populations (*Hymenoptera, Formicidae*). **Revue d'écologie et de biologie du sol** 27:29-59
124. Castello V, Arias de Reyna L. 1982. Los domos de la hormiga *Tapinoma nigerrimum*. Correlacion de caracteres y orientation. **Historia natural** 25 : 221-32
125. Causton CE, Sevilla CR, Porter SD. 2005. Eradication of the little fire ant, *Wasmannia auropunctata* (*Hymenoptera*

- : *Formicidae*), from Marchena island, Galapagos: on the edge of success? **Florida entomologist** 88:159-68
126. Cerda X, Retana J, Bosh J, Alsina A. 1989. Exploitation of food resources by the ant *Tapinoma nigerrimum* (Hym., *Formicidae*). **Acta Oecologica/Oecologia Generalis** 10(4):419-429
 127. Cerda X, Retana J, Manzaneda A. 1998. The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in mediterranean ant communities. **Oecologia** 117:404-12
 128. Chen JSC, Nonacs P. 2000. Nestmate recognition and intraspecific aggression based on environmental cues in Argentine ants (*Hymenoptera* : *Formicidae*). **Annals of the entomological society of America** 93:1333-7
 129. Choe DH, Millar JG, Rust MK. 2009. Chemical signals associated with life inhibit necrophoresis in Argentine ants. **Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America** 106:8251-5
 130. Chopard L. 1921. La fourmi d'Argentine, *Iridomyrmex humilis* var. *Arrogans* dans le midi de la France. **Annales Epiphyties** 7:237-65
 131. Christian CE. 2001. Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. **Nature** 413:635-9
 132. Clark DB, Guayasamin C, Pazmino O, Donoso C, Devillacis YP. 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata* - autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. **Biotropica** 14:196-207
 133. Clement JL, Bagnères AG, Uva P, Wilfert L, Quintana A, Reinhard J. & Dronnet S. 2001. Biosystematics of reticulitermes termites in Europe: morphological, chemical and molecular data. **Insectes sociaux** 48:202-15
 134. Cole FR, Medeiros AC, Loope II, Zuehlke WW. 1992. Effects of the Argentine ant on arthropod fauna of hawaiian high-elevation shrubland. **Ecology** 73:1313-22
 135. Collingwood C. 1979. The *Formicidae* (*Hymenoptera*) of Fennoscandia and Denmark. Klampenborg, Denmark: Scandinavian science press ltd. 156 pp
 136. Collingwood CA. 1978. A provisional list of Iberian *Formicidae* with a key to the worker caste (hym. Aculeata). **Eos** 52:65-95
 137. Comin P, De Haro A. 1980. Datos iniciales para un estudio ecologico de las hormigas de menorca. **Bolleti de la Societat d'Historia Natural de les Balears** 24:23-48
 138. Costa HS, Rust MK. 1999. Mortality and foraging rates of Argentine ant (*Hymenoptera* : *Formicidae*) colonies exposed to potted plants treated with fipronil. **Journal of Agricultural and Urban Entomology** 16:37-48
 139. Couret H, Passera L. 1979. Food-trail laying in 3 species of *Dolichoderinae* (*Hym. Formicidae*) – *Tapinoma erraticum* (Latr) *Tapinoma nigerrimum* (Nyl) and *Iridomyrmex humilis* (mayr). **Annales des sciences naturelles-zoologie et biologie animale** 1:39-48
 140. Coutinho MP. 1929. A "formiga Argentina" "*Iridomyrmex humilis*", Mayr "*var. Arrogans*", Santschi. **Boletim do ministério da agricultura** 11 (13-18):95-116
 141. Creighton W. 1950. The ants of north America. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology of Harvard College** 104: 1-58

142. Cremer S, Ugelvig LV, Drijfhout FP, Schlick-Steiner BC, Steiner F M, Seifert B, Hughes DP, Schulz A, Petersen KS, Konrad H, Stauffer C, Kiran K, Espadaler X, d'Ettorre P, Aktaç N, Eilenberg J, Jones GR, Nash DR, Pedersen JS, Boomsma JJ. 2008. The evolution of invasiveness in garden ants. **PLoS ONE** 3(12): e3838
143. Crosland MW. 1989. Kin recognition in the ant *Rhytidoponera confusa* .I. Environmental odor. **Animal behaviour** 37:912-9
144. Crozier R. 1979. Genetics of sociality. In: Social insects, Ed. H hermann, New-york: Academic press.
145. Crozier R, Dix M. 1979. Analysis of two genetic models for the innate components of colony odor in social *Hymenoptera*. **Behavioral ecology and sociobiology** 30(4.3) 217-224
146. Cvacka J, JirosP, Sobotnik J, Hanus R, Svatos A. 2006. Analysis of insect cuticular hydrocarbons using matrix-assisted laser desorption/ionization mass spectrometry. **Journal of chemical ecology** 32:409-34
147. Czechowski W, Radchenko A, Czechowska W, Vepsäläinen K. 2012. The ants of Poland with reference to the myrmecofauna of Europe. Warsaw. 496pp
148. Dahbi A, Cerda X, Hefetz A, Lenoir A. 1996. Social closure, aggressive behavior, and cuticular hydrocarbon profiles in the polydomous ant *Cataglyphis iberica* (*Hymenoptera, Formicidae*). **Journal of chemical ecology** 22:2173-86
149. Dahbi A, Hefetz A, Lenoir A. 2008. Chemotaxonomy of some *Cataglyphis* ants from morocco and Burkina Faso. **Biochemical systematics and ecology** 36:564-72
150. Dahbi A, Lenoir A. 1998. Queen and colony odour in the multiple nest ant species, *Cataglyphis iberica* (*Hymenoptera, Formicidae*). **Insectes sociaux** 45:301-13
151. Dajoz R. 2008. La biodiversité : l'avenir de la planète et de l'homme. 275pp
152. Darwin C. 1859. L'origine des espèces. 608pp
153. Davidson DW. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. **Biological journal of the Linnean society** 61:153-81
154. Davidson DW. 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. **Ecological entomology** 23:484-90
155. Davis P, Van Schagen J. 1993. Effective control of pest ants. **Science for conservation** 5: 34-92
156. De biseau JC, Passera L, Daloze B, Aron S. 2004. Ovarian activity correlates with extreme changes in cuticular hydrocarbon profile in the highly polygynous ant, *Linepithema humile*. **Journal of insect physiology** 50:585-93
157. De Meeus T, Goudet J. 2007. A step-by-step tutorial to use hierfstat to analyse populations hierarchically structured at multiple levels. **Infection genetics and evolution** 7:731-5
158. De Renobales M, Blomquist G. 1984. Biosynthesis of medium chain fatty acids in drosophila melanogaster. **Archives of Biochemistry and Biophysics** 228:407-14
159. Dekoninck W, Wegnez P, Espadaler X, Grootaert P. 2006. First record of infestation of the ghost ant *Tapinoma melanocephalum* (fabricus, 1793) in belgium (*Hymenoptera, Formicidae*) – a new indoor pest problem for the

- country? **Bulletin van de Koninklijke Belgische Vereniging voor Entomologie.** 142:25-28
160. Delabie J, Encarnaçao A, Cazorla I. 1994. Relations between the little fire ant, *Wasmania auropunctata*, and its associated mealybug *Planococcus citri* in Brazilian cocoa farms. In: Exotics ants: biology, impact and control of introduced species, Ed. D Williams. Boulder, CO: Westview press. 332 pp
161. Delauge J, Richard F, Tranchant Y, Bouvier J, Fleury C. 2008. Les îles de Marseille. Découverte du Frioul. 136 pp
162. Della Santa E. 1995. Fourmis de provence. **Faune de provence (C.E.E.P)** 16:5-38
163. Diamond J. 1986. Overview: laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. In Community ecology, ed. Diamond J, Case TJ. New York: Harper and Row. 3-22
164. Diamond J, Case TJ. 1986. Overview: introductions, extinctions, exterminations and invasions. In: Community ecology, Ed. JTJC Diamond Harper & Row, New-York. 65-79
165. Digirolamo LA, Fox LR. 2006. The influence of abiotic factors and temporal variation on local invasion patterns of the Argentine ant (*Linepithema humile*). **Biological invasions** 8:125-35
166. Dinter K, Paarmann W, Peschke K, Arndt E. 2002. Ecological, behavioural and chemical adaptations to ant predation in species of thermophilum and graphipterus (*Coleoptera: Carabidae*) in the sahara desert. **Journal of arid environments** 50:267-86
167. Djouber Toudert F. 2011. Contribution à l'étude des effets subletaux de l'imidaclopride sur la physiologie des ouvrières et des reines de l'abeille domestique (*Apis mellifera intermissa*), Université Mouloud Mammeri de Tizi-Ouzou (Rapport Master). 97pp
168. Dlussky GM, Soyunov OS, Zabelin SI. 1990. Ants of turkmenistan. Ashkhabad: ylym press. 273 pp
169. Donisthorpe H. 1916. Myrmecophilous notes for 1915. **Entomologist's record and journal of variation** 28:1-4
170. Donisthorpe H. 1927. The ants (*Formicidae*), and some myrmecophiles, of Sicily. **Entomologist's record and journal variation** 39:6-9
171. Donlan CJ, Wilcox C. 2008. Diversity, invasive species and extinctions in insular ecosystems. **Journal of applied ecology** 45:1114-23
172. Donoso DA, Johnston MK, Kaspari M. 2010. Trees as templates for tropical litter arthropod diversity. **Oecologia** 164:201-11
173. Douwes P. 1995. Sveriges myror. **Entomologisk tidskrift** 116:83-99
174. Drees BM. 1994. Red imported fire ant predation on nestlings of colonial waterbirds. **Southwestern entomologist** 19:355-9
175. Dreier S, D'Ettorre P. 2009. Social context predicts recognition systems in ant queens. **Journal of evolutionary biology** 22:644-9
176. Drescher J, Bluethgen N, Schmitt T, Buehler J, Feldhaar H. 2010. Societies drifting apart? Behavioural, genetic and chemical differentiation between supercolonies in the yellow crazy ant *Anoplolepis gracilipes*. **PLoS ONE** 5:e13581, 1-8
177. Dubois M, Danoffurg J. 1994. Distribution of ants in Kansas: subfamilies *Dolichoderinae* and *Formicidae* (*Hymenoptera: Formicidae*). **Sociobiology** 147-178

178. Dufour L. 1857. Mélanges entomologiques. **Annales de la société entomologique de France** (3)5:39-70
179. Elmes GW, Akino T Thomas JA, Clarke RT, Knapp JJ. 2002. Interspecific differences in cuticular hydrocarbon profiles of *Myrmica* ants are sufficiently consistent to explain host specificity by *Maculinea* (large blue) butterflies. **Oecologia** 130:525-35
180. Emery C. 1869. Enumerazione dei formicidi che rinvenngonsi nei contorni di napoli con descrizioni di specie nuove o meno conosciute. **Annali dell'Accademia degli Aspiranti Nat. Secunda era** 2: 1-26
181. Emery C. 1888. Über den sogenannten kaumagen einiger ameisen. **Zeitschrift fur wissenschaftliche zoologie** 46:378-412
182. Emery C. 1916 [1915]. Fauna entomologica Italiana. I. *Hymenoptera-Formicidae*. **Bollettino della societa entomologica italiana** 47:79-275
183. Emery C. 1925. Révision des espèces paléartiques du genre *Tapinoma*. **Revue suisse de zoologie** 32, n°2:45-64
184. Emery C, Forel A. 1879. Catalogue des formicides d'Europe. **Mitteilungen der schweizerische entomologische gesellschaft** 5:441-81
185. Erickson JM. 1971. The displacement of native ant species by the introduced Argentine ant (*Iridomyrmex humilis* MAYR). **Psyche** 257-266.
186. Errard C, Delabie J, Jourdan H, Hefetz A. 2005. Intercontinental chemical variation in the invasive ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (*Hymenoptera Formicidae*): a key to the invasive success of a tramp species. **Naturwissenschaften** 92:319-23
187. Espadaler X. 1977 [1978]. Descripción de los sexuales de *Tapinoma pygmaeum* (Dufour, 1857) (*Hymenoptera, Formicidae*). **Vie et Milieu, Série C** 27 : 119-28
188. Espadaler x. 1979. Citas nuevas o interesantes de hormigas (*Hym. Formicidae*) para España. **Boletín de la Asociación Española de Entomología** 3:95-101
189. Espadaler x. 1986. Formicidos de los alrededores de la Laguna de Sariñena (Huesca). Descripción del macho de *Camponotus foreli* Emery (*Hymenoptera, Formicidae*). **Estudio multidisciplinar de la laguna de sariñena (Huesca): Colección de estudios Altoaragoneses**. 6: 109-126
190. Espadaler, X. 1997. Catàleg de les formigues (Hymenoptera, Formicidae) dels Països Catalans. Sessió conjunta d'Entomologia de la institució Catalana d'Història Natural i de la Societat Catalana de Lepidopterologia, Barcelona, 9: 23-42
191. Espadaler X. 2006. The ants of El Hierro (Canary Islands). **Memoirs American Entomological Institute** 80:113-127
192. Espadaler X. Espejo F. *Tapinoma melanocephalum* (Fabricius, 1793), a new exotic ant in Spain (Hymenoptera, Formicidae). **Orsis (Organismes i Sistemes)** 17: 103-106
193. Espadaler X, Garcia F, Gomez K, Serrano S, Villa R. 2009. Hormigas (*Hymenoptera, Formicidae*) del desfiladero de Mont-Rebei (Pallars Jussà). **Boletín sociedad entomologica Aragonesa** 44:393-9
194. Espadaler X, Garcia-Berthou E. 1997. *Tapinoma pygmaeum* (Dufour, 1857) (*Hymenoptera, Formicidae*), not a rare species. **Orsis (Organismes i Sistemes)** 12:89-92
195. Espadaler X, Gomez A. 2004. La hormiga Argentina (*Linepithema humile*) en las Islas Baleares. Listado preleminar de las

- Hormigas de las Islas Baleares, Barcelona: Servei de Caça, Proteccio d'Espècies i Educacio Ambiental
196. Espadaler X, Gomez C. 2003. The Argentine ant, *Linepithema humile*, in the Iberian peninsula. **Sociobiology** 42:187-92
197. Fauna Europaea. 2013. Distribution *Linepithema humile* Mayr. Version 2.5:http://www.faunaeur.org/distribution_table.php. [Février 2013]
198. Fauna Europaea. 2013. 2013. *Formicidae* statistics. Version 2.5. http://www.faunaeur.org/distribution_table.php. [Février 2013]
199. Evanno G, Regnaut S, Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. **Molecular ecology** 14:2611-20
200. Fabricius J. 1793. Entomologia systematica emendata et aucta. Hafniae [= copenhagen]: c. G. Proft., 519 pp
201. Feare C. 1999. Ants take over from rats on bird island, Seychelles. **Bird conservation international** 9:95-6
202. Feener DJ. 2000. Is the assembly of ant communities mediated by parasitoids? **Oikos** 90:79-88
203. Fellers JH. 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. **Ecology** 68:1466-78
204. Fernandez J, Rodriguez A. 1982. Les peuplements de fourmis dans la sierra morena centrale (Espagne). Rapports avec l'exposition et la végétation. **Insectes sociaux** 29 : 358-368.
205. Fisher RN, Suarez AV, Case TJ. 2002. Spatial patterns in the abundance of the coastal horned lizard. **Conservation biology** 16:205-15
206. Flickinger EL. 1989. Observations of predation by red imported fire ants on live-trapped wild cotton rats. **Texas journal of science** 41:223-4
207. Fluker SS, Beardsley JW. 1970. Sympatric associations of 3 ants – *Iridomyrmex humilis*, *Pheidole megacephala*, and *Anoplolepis longipes* Hymenoptera-Formicidae in Hawaii. **Annals of the entomological society of America** 63:1290-
208. Foitzik S, Sturm H, Pusch K, D'Ettorre P, Heinze J. 2007. Nestmate recognition and intraspecific chemical and genetic variation in *Temnothorax* ants. **Animal behaviour** 73:999-1007
209. Folgarait PJ. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. **Biodiversity and conservation** 7:1221-44
210. Forel A. 1902. Les fourmis du Sahara algérien récoltées par m. Le professeur A. Lameere et le Dr. A. Diehl. **Annales de la société entomologique de Belgique** 46:147-58
211. Forel A. 1904. Miscellanea myrmécologiques. **Revue suisse de zoologie** 12:1-52
212. Forel A. 1895. Südpalaeartische ameisen. **Mitteilungen der schweizerischen entomologischen gesellschaft** 9:227-234
213. Fresneau D, Errard C. 1994. L'identité coloniale et sa "representation" chez les fourmis. **Intellectica** 19 : 91-115
214. Frisque K. 1935. La fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* Mayr dans les serres en belgique. **Annales de la société entomologique de Belgique** 20:33-58
215. Förster. A ; 1850. Hymenopterologische Studien I. *Formicariae*. Aachen. Aix-la-Chapelle 74 pp

216. Gibbs A, Rajpurohit S. 2010. Cuticular lipids and water balance. In: Insect hydrocarbons, biology, biochemistry and chemical ecology, Ed. G Blomquist, AG Bagnères. Cambridge, UK: Cambridge University press. 492pp
217. Gibbs AG. 1998. Water-proofing properties of cuticular lipids. **American zoologist** 38:471-82
218. Giraud T, Pedersen JS, Keller L. 2002. Evolution of supercolonies: the Argentine ants of southern Europe. **Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America** 99:6075-9
219. Gomez, K. Espadaler, X. 2005. La hormiga Argentina (*Linepithema humile*) en las Islas Baleares. **Documentos Técnicos de Conservación. Conselleria de Medi Ambient. Govern de les Illes Balears**, II época, número 13: 68 pp
220. Gomez C, Espadaler X. 2006. Exotics ants (*Hymenoptera: Formicidae*) in the Balearic Islands. **Myrmecologische nachrichten** 8:225-33
221. Gomez C, Oliveras j. 2003. Can the Argentine ant (*Linepithema humile* mayr) replace native ants in myrmecochory? **Acta oecologica-international journal of ecology** 24:47-53
222. Gomez C, Pons P, Bas JM. 2003. Effects of the Argentine ant *Linepithema humile* on seed dispersal and seedling emergence of *Rhamnus alaternus*. **Ecography** 26:532-8
223. Gomez C, Roura-Pascual N, Birkemoe T. 2005. Argentine ants *Linepithema humile* (Mayr, 1868) infesting Norwegian flats. **Norwegian journal of entomology** 52:65-6
224. Gordon DM. 1986. The dynamics of the daily round of the harvester ant colony (*Pogonomyrmex barbatus*). **Animal behaviour** 34:1402-19
225. Gordon DM. 1989. Ants distinguish neighbors from strangers. **Oecologia** 81:198-200
226. Gordon DM. 1989. Dynamics of task switching in harvester ants. **Animal behaviour** 38:194-204
227. Gordon DM. 1995. The expandable network of ant exploration. **Animal behaviour** 50:995-1007
228. Goudet J. 1995. Fstat (version 1.2): a computer program to calculate f-statistics. **Journal of heredity** 86:485-6
229. Goudet J. 2000. Pcagen, a program to perform principal component analysis (pca) on gene frequency data.
230. Goudet J. 2005. Hierfstat, a package for r to compute and test hierarchical f-statistics. **Molecular ecology notes** 5: 184-186
231. Grasso DA, Sledge MF, Le Moli F, Mori A, Turillazzi S. 2005. Nest-area marking with faeces: a chemical signature that allows colony-level recognition in seed harvesting ants (*Hymenoptera, Formicidae*). **Insectes sociaux** 52:36-44
232. Green O. 1990. Entomologist sets news record at Mt. Smart: *Iridomyrmex humilis* established in New Zealand. **Weta** 13(1):14-6
233. Greenberg L, Kabashima JN, Allison CJ, Rust MK, Klotz JH, Hurvois JP, Paine PD. 2008. Lethality of red imported fire ant venom to Argentine ants and other ant species. **Annals of the entomological society of America** 101:1162-8
234. Greene MJ, Gordon DM. 2003. Social insects - cuticular hydrocarbons inform task decisions. **Nature** 423:32-
235. Greene MJ, Gordon DM. 2007. Structural complexity of chemical recognition cues affects the perception of group membership in the ants *Linepithema*

- humile* and *Aphaenogaster cockerelli*. *Journal of experimental biology* 210:897-905
236. Greenslade PJM. 1973. Sampling ants with pitfall traps: digging-in effect. *Insectes sociaux* 20:343-53
237. Guillem RM, Drijfhout FP, Martin SJ. 2012. Using chemo-taxonomy of host ants to help conserve the large blue butterfly. *Biological conservation* 148:39-43
238. Gulati R, Kaushik H. 2004. Enemies of honeybees and their management - a review. *Agricultural reviews* 25:189-200
239. Hage N, Hanna C. 1975. Contribution to study of biology and polygyny of ant *Tapinoma simrothi-phoenicium* Emery. *Comptes rendus hebdomadaires des seances Serie D Sciences naturelles*: 281 (14) 1003-1005
240. Haines IH, Haines JB, Cherrett J. 1994. The impact and control of the crazy ant, *Anoplolepis longipes* (Jerd.), in the Seychelles. In: *Exotics ants: biology, impact and control of introduced species*, Ed. Boulder, CO: Westview press. 332pp
241. Haines IH, haines JB. 1978. Colony structure, seasonality and food-requirements of crazy ant, *Anoplolepis longipes* (Jerd), in Seychelles. *Ecological entomology* 3:109-18
242. Hamilton W. 1964. The genetical evolution of social behavior. I & ii. *Journal of theoretical biology* 7:1-52
243. Harris Rj. 2002. Potential impact of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in New Zealand and options for its control. *Science for conservation* 196:1-36
244. Harris RJ, Rees JS, Toft RJ. Trials to eradicate infestations of the argentine ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae), in New Zealand. The 4th international conference on urban pests 2002:67-74
245. Hartigan J, Wong M. 1979. Algorithm as136 : A k-means clustering algorithm. *Application of statistics* 28:100-8
246. Hee JJ, Holway DA, Suarez AV, Case TJ. 2000. Role of propagule size in the success of incipient colonies of the invasive Argentine ant. *Conservation biology* 14:559-63
247. Hefetz A. 2007. The evolution of hydrocarbon pheromone parsimony in ants (*Hymenoptera: Formicidae*)-interplay of colony odor uniformity and odor idiosyncrasy. A review. *Myrmecological News* 10: 59-68
248. Hefetz A, Lloyd HA. 1983. Identification of new components from anal glands of *Tapinoma-simrothi pheonicium*. *Journal of chemical ecology* 9:607-13
249. Hefetz A, Soroker V, Dahbi A, Malherbe MC, Fresneau D. 2001. The front basitarsal brush in *pachycondyla apicalis* and its role in hydrocarbon circulation. *Chemoecology* 11:17-24
250. Helanterä H, Strassmann JE, Carrillo J, Queller DC. 2009. Uniclonal ants: where do they come from, what are they and where are they going? *Trends in ecology & evolution* 24:341-9
251. Helanterä H, Walsh CJ, Ratnieks FLW. 2011. Effect of foraging trail straightness on u-turning probability in forager pharaoh's ants. *Sociobiology* 57:445-59
252. Heller NE. 2004. Colony structure in introduced and native populations of the invasive argentine ant, *Linepithema humile*. *Insectes sociaux* 51:378-86
253. Heller NE, Gordon DM. 2006. Seasonal spatial dynamics and causes of nest movement in colonies of the invasive

- argentine ant (*Linepithema humile*). **Ecological entomology** 31:499-510
254. Helms KR, Vinson SB. 2002. Widespread association of the invasive ant *solenopsis invicta* with an invasive mealybug. **Ecology** 83:2425-38
255. Herbert FB. 1932. Effect of cold storage temperatures on the Argentine ant. **Journal of economic entomology** 25:832-3
256. Hoffmann BD. 1998. The big-headed ant *Pheidole megacephala*: a new threat to monsoonal northwestern australia. **Pacific conservation biology** 4:250-5
257. Hoffmann BD, Andersen AN, Hill GJE. 1999. Impact of an introduced ant on native rain forest invertebrates: *Pheidole megacephala* in monsoonal Australia. **Oecologia** 120:595-604
258. Holldobler B, Wilson E. 1994. Journey to the ants: a story of scientific exploration. London: Harvard University Press. 256pp
259. Holldobler B, Wilson EO. 1977. Number of queens - important trait in ant evolution. **Naturwissenschaften** 64:8-15
260. Holway DA. 1995. Distribution of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in northern California. **Conservation biology** 9:1634-7
261. Holway DA. 1998. Effect of Argentina ant invasions on ground-dwelling arthropods in northern California riparian woodlands. **Oecologia** 116:252-8
262. Holway DA. 1998. Factors governing rate of invasion: a natural experiment using Argentine ants. **Oecologia** 115:206-12
263. Holway DA. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. **Ecology** 80:238-51
264. Holway DA, Case TJ. 2000. Mechanisms of dispersed central-place foraging in polydomous colonies of the Argentine ant. **Animal behaviour** 59:433-41
265. Holway DA, Case TJ. 2001. Effects of colony-level variation on competitive ability in the invasive Argentine ant. **Animal behaviour** 61:1181-92
266. Holway DA, Lach L, Suarez AV, Tsutsui ND, Case TJ. 2002. The causes and consequences of ant invasions. **Annual review of ecology and systematics** 33:181-233
267. Holway DA, Suarez AV. 1999. Animal behavior: an essential component of invasion biology. **Trends in ecology & evolution** 14:328-30
268. Holway DA, Suarez AV, Case TJ. 1998. Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. **Science** 282:949-52
269. Holway DA, Suarez AV, Case TJ. 2002. Role of abiotic factors in governing susceptibility to invasion: a test with Argentine ants. **Ecology** 83:1610-9
270. Hook AW, Porter SD. 1990. Destruction of harvester ant colonies by invading fire ants in south-central Texas (*Hymenoptera, Formicidae*). **Southwestern naturalist** 35:477-8
271. Horton J. 1918. Control of the Argentine ant in orange groves. **Farmer's bulletin** 928:1-20
272. Howard RW. 1993. Cuticular hydrocarbons and chemical communication. In: *Insect Lipids: Chemistry, Biochemistry and Biology*, Ed. D. W. Stanley-Samuelson and D.R. Nelson. Lincoln: University of Nebraska Press, 179-226
273. Howard RW, Blomquist GJ. 2005. Ecological, behavioral, and biochemical

- aspects of insect hydrocarbons. **Annual review of entomology** 50:371-93
274. Nel A, Perrault G, Perrichot V, Néraudeau D. 2004. The oldest ant in the Lower Cretaceous amber of Charent-Maritime (SW France)(Insecta : Hymenoptera : Formicidae). **Geologica Acta** 2: 23-29
275. Human KG, Gordon DM. 1996. Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. **Oecologia** 105:405-12
276. Human KG, Gordon DM. 1997. Effects of Argentine ants on invertebrate biodiversity in northern California. **Conservation biology** 11:1242-8
277. Human KG, Gordon DM. 1999. Behavioral interactions of the invasive Argentine ant with native ant species. **Insectes sociaux** 46:159-63
278. Human KG, Weiss S, Weiss A, Sandler B, Gordon DM. 1998. Effects of abiotic factors on the distribution and activity of the invasive Argentine ant (*Hymenoptera: Formicidae*). **Environmental entomology** 27:822-33
279. Högmo O. 2003. Some new or interesting ant species from gran Canaria, Canary islands (*Hymenoptera, formicidae*). **Vieraea** 31: 197-200
280. Hölldobler B. Wilson EO. 1990. The ants. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, xii + 732 pp
281. Hölzel E. 1966. *Hymenoptera-heterogyna: Formicidae*. **Catalogus faunae austriacae** 16:1-12
282. Ingram KK, Gordon DM. 2003. Genetic analysis of dispersal dynamics in an invading population of Argentine ants. **Ecology** 84:2832-42
283. Jackson LL. Baker GL. (1970). Cuticular lipids of insects. **Lipids** 5, 239-246
284. Jahn G. 1992. The ecological significance of the big-headed ant in mealybug wilt disease of pineapple. University of hawaï, Honolulu
285. Jahn G, Beardsley J. 1994. Bid-headed ants, *Pheidole megacephala*: interference with the biological control of gray pineapple mealbugs. In: Exotic ants: biology, impacts, and control of introduced species, Ed. D Williams: Westview studies in insect biology. 199-205 pp
286. Jaquierey J, Vogel V, Keller L. 2005. Multilevel genetic analyses of two European supercolonies of the Argentine ant, *Linepithema humile*. **Molecular ecology** 14:589-98
287. Jeschke JM, Strayer DL. 2005. Invasion success of vertebrates in Europe and North America. **Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America** 102:7198-202
288. Jones A, Sattelle D. 2010. Diversity of insect nicotinic acetylcholine receptor subunits. **Advances in experimental medicine and biology** 683:5-43
289. Jones HP, Tershy BR, Zavaleta ES, Croll DA, Keitt BS, Finkelstein ME, Holwald GR. 2008. Severity of the effects of invasive rats on seabirds: a global review. **Conservation biology** 22:16-26
290. Jourdan H. 1997. Threats on pacific islands: the spread of the tramps ant *Wasmania auropunctata* (*Hymenoptera: Formicidae*). **Pacific conservation biology** 3:61-4
291. Jourdan H, Chazeau J. Les fourmis comme bio-indicateurs : l'exemple de la myrmécofaune néo-calédonienne. **Proc. Actes de colloque des insectes sociaux**, 1999, 12:165-70
292. Jourdan H, Sadlier RA, Bauer AM. 2001. Little fire ant invasion (*Wasmannia*

- auropunctata*) as a threat to new Caledonian lizards: evidences from a sclerophyll forest (*Hymenoptera: Formicidae*). **Sociobiology** 38:283-301
293. Kaspari M, Vargo EL. 1995. Colony size as a buffer against seasonality - Bergmann's rule in social insects. **American naturalist** 145:610-32
294. Kaufmann B, Passera L. Première approche du problème de la reconnaissance coloniale chez *Iridomyrmex humilis* (*Formicidae, Dolichoderinae*). **Proc. Colloques des insectes sociaux**, 1991, 7:75-82
295. Keller L, Passera L. 1989. Influence of the number of queens on nestmate recognition and attractiveness of queens to workers in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). **Animal behaviour** 37:733-40
296. Keller L, Passera L. 1989. Size and fat-content of gynes in relation to the mode of colony founding in ants (*Hymenoptera, Formicidae*). **Oecologia** 80:236-40
297. Keller L, Passera L. 1992. Mating system, optimal number of matings and sperm transfer in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*. **Behavioral ecology and sociobiology** 31:359-66
298. Keller L, Passera L, Suzzoni JP. 1989. Queen execution in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. **Physiological entomology** 14:157-63
299. Keller L, Ross KG. 1998. Selfish genes: a green beard in the red fire ant. **Nature** 394:573-5
300. Kenis M, Auger-Rozenberg MA, Roques A, Timms L, Pere C, Cook M, Settele J, Augustin S, Lopez-Vaamonde C. 2009. Ecological effects of invasive alien insects. **Biological invasions** 11:21-45
301. Kennedy TA. 1998. Patterns of an invasion by Argentine ants (*Linepithema humile*) in a riparian corridor and its effects on ant diversity. **American midland naturalist** 140:343-50
302. Kennedy TA, Naeem S, Howe KM, Knops JMH, Tilman D, Reich P. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. **Nature** 417:636-8
303. Klotz J, Greenberg L, Venn EC. 1998. Liquid boric acid bait for control of the Argentine ant (*Hymenoptera : Formicidae*). **Journal of economic entomology** 91:910-4
304. Klotz JH, Rust MK, Costa HS, Reiersen DA, Kido K. 2002. Strategies for controlling Argentine ants (*Hymenoptera : Formicidae*) with sprays and baits. **Journal of agricultural and urban entomology** 19:85-94
305. Klotz JH, Rust MK, Gonzalez D, Greenberg L, Costa H, Phillips P, Gispert C, Reiersen DA, Kido K. 2003. Directed sprays and liquid baits to manage ants in vineyards and citrus groves. **Journal of agricultural and urban entomology** 20:31-40
306. Klotz JH, Rust MK, Greenberg L, Field HC, Kupfer K. 2007. An evaluation of several urban pest management strategies to control Argentine ants (*Hymenoptera : Formicidae*). **Sociobiology** 50:391-8
307. Knight RL, Rust MK. 1990. Repellency and efficacy of insecticides against foraging workers in laboratory colonies of Argentine ants (*Hymenoptera, Formicidae*). **Journal of economic entomology** 83:1402-8
308. Krausse-Heldrungen AH. 1911. Über messor structor ltr. Und einige andere ameisen auf sardinien. **Bollettino della societa entomologica italiana** 41:14-8

309. Krebs E. 2012. Restauration écologique de la réserve de l'île de Bagaud: bilan annuel d'activités 2012. Rapport de Imbe – PNPC. 32pp
310. Krieger MJB, Keller L. 1999. Low polymorphism at 19 microsatellite loci in a french population of Argentine ants (*Linepithema humile*). **Molecular ecology** 8:1078-80
311. Kutter H. 1928. Beiträge zur Kenntnis nordafrikanischer Hymenopteren von Dr. A. V. Schulthess, unter Mitarbeit von Spezialisten. *A. Formicidae*. **Eos revista española de entomología** 65-67
312. Kutter H. 1977. *Hymenoptera: Formicidae*. Insecta Helvetica 6, Schweizerischen Ent. Gesellschaft, Zurich. 298 pp
313. Kutter H. 1981. *Iridomyrmex humilis* Mayr (Hym., *Formicidae*), Gattung und Art neu für die Schweiz. **Mitteilungen der schweizerischen entomologischen Gesellschaft** 54:171-172
314. Laakkonen J, Fisher RN, Case TJ. 2001. Effect of land cover, habitat fragmentation and ant colonies on the distribution and abundance of shrews in southern California. **Journal of animal ecology** 70:776-88
315. Lachaud J, Lopez Mendez J, Schatz B, De Carli P, Beugnon G. 1996. Comparaison de l'impact de prédation de deux ponérines du genre *Ectatomma* dans un agrosystème néotropical. **Proc. Actes de colloque des insectes sociaux**, 10:67-74
316. Lacy RC, Sherman PW. 1983. Kin recognition by phenotype matching. **American naturalist** 121:489-512
317. Lahav S, Soroker V, Hefetz A, Vander Meer RK. 1999. Direct behavioral evidence for hydrocarbons as ant recognition discriminators. **Naturwissenschaften** 86:246-9
318. Latreille PA. 1798. Essai sur l'histoire des fourmis de la France. Brive : F. Bourdeaux. 50pp
319. Le Breton J, Delabie JHC, Chazeau J, Dejean A, Jourdan H. 2004. Experimental evidence of large-scale unicoloniality in the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger). **Journal of insect behavior** 17:263-71
320. Le Conte Y, Hefetz A. 2008. Primer pheromones in social *Hymenoptera*. **Annual review of entomology** 53:523-542
321. Lenoir A, Depickere S, Devers S, Christides JP, Detrain C. 2009. Hydrocarbons in the ant *Lasius niger*: from the cuticle to the nest and home range marking. **Journal of chemical ecology** 35:913-21
322. Lenoir A, Hefetz A, Simon T, Soroker V. 2001. Comparative dynamics of gestalt odour formation in two ant species *Camponotus fellah* and *Aphaenogaster senilis* (*Hymenoptera: Formicidae*). **Physiological entomology** 26:275-83
323. Lenoir L, Bengtsson J, Persson T. 1999. Effects of coniferous resin on fungal biomass and mineralisation processes in wood ant nest materials. **Biology and fertility of soils** 30:251-7
324. Leston D. 1978. Neotropical ant mosaic. **Annals of the entomological society of America** 71:649-53
325. Liang D, Silverman J. 2000. "You are what you eat": diet modifies cuticular hydrocarbons and nestmate recognition in the Argentine ant, *Linepithema humile*. **Naturwissenschaften** 87:412-6
326. Lieberburg I, Kranz PM, Seip A. 1975. Bermudian ants revisited - status and interaction of Pheidole-megacephala and *Iridomyrmex humilis*. **Ecology** 56:473-8

327. Liebherr JK, Krushelnycky PD. 2007. Unfortunate encounters ? Novel interactions of native mecylothorax, alien trechus obtusus (*Coleoptera : Carabidae*), and Argentine ant (*Linepithema humile, Hymenoptera : Formicidae*) across a hawaiian landscape. **Journal of insect conservation** 11:61-73
328. Liebig J. 2010. Hydrocarbon profiles indicate fertility and dominance status in ant, bee, and wasp colonies. In: Insect hydrocarbons, biology, biochemistry and chemical ecology, Ed. G Blomquist, AG Bagnères. Cambridge, UK: Cambridge University press. 254-282
329. Livory A. 2008. Fourmis de la manche, une découverte inattendue: *Tapinoma pygmaeum*. **L'argiope** 59:47-50
330. Lockey KH. 1980. Insect cuticular hydrocarbons. **Comparative biochemistry and physiology b-biochemistry & molecular biology** 65:457-62
331. Lockey KH. 1988. Lipids of the insect cuticle: origin, composition and function. **Comparative Biochemistry and Physiology** 89B: 595-645
332. Lodge DM. 1993. Biological invasions - lessons for ecology. **Trends in ecology & evolution** 8:133-7
333. Lowe S, Browne M, Boudjelas S. 2000. 100 of the world's worst invasive alien species. **Aliens** 12:1-12
334. Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M. 2007. 100 espèces exotiques envahissantes parmi les plus néfastes au monde. Une sélection de la global invasive species database. Publié par le groupe de spécialistes des espèces envahissantes (invasive species specialist group - ISSG) un groupe de spécialistes de la commission de la sauvegarde des espèces (cse) de l'union mondiale pour la nature (UICN).12pp
335. Lubin YD. 1984. Changes in the native fauna of the galapagos-islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. **Biological journal of the Linnean society** 21:229-42
336. Lucas C, Fresneau D, Kolmer K, Heinze J, Delabie JHC, Pho DB. 2002. A multidisciplinary approach to discriminating different taxa in the species complex *Pachycondyla villosa* (*Formicidae*). **Biological journal of the Linnean society** 75:249-59
337. Lucas C, Pho DB, Fresneau D, Jallon JM. 2004. Hydrocarbon circulation and colonial signature in *Pachycondyla villosa*. **Journal of insect physiology** 50:595-607
338. Lucas C, Pho DB, Jallon JM, Fresneau d. 2005. Role of cuticular hydrocarbons in the chemical recognition between ant species in the *Pachycondyla villosa* species complex. **Journal of insect physiology** 51:1148-57
339. Lush MJ. 2009. Some ant records from the Middle East. **Zoology in the Middle East** 47:114-6
340. Lyford W. 1963. Importance of ants to brown podzolic soil genesis in New England. **Harvard forest paper** 7:1-18
341. Lynch JF, Balinsky EC, Vail SG. 1980. Foraging patterns in 3 sympatric forest ant species, *Prenolepis imparis*, *Paratrechina melanderi* and *Aphaenogaster rudis* (*Hymenoptera, Formicidae*). **Ecological entomology** 5:353-71
342. Lévêque C, Mounolou J. 2008. Biodiversité : dynamique biologique et conservation. Paris: Dunod. 260 pp
343. Macdonald DP. **Mammals of Europe**. 320pp
344. Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. 2000.

- Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. **Ecological applications** 10:689-710
345. Mac Mahon JA, Mull JF, Crist TO. 2000. Harvester ants (pogonomyrmex spp.): their community and ecosystem influences. **Annual review of ecology and systematics** 31:265-91
346. Majer JD. 1976. Ant mosaic in Ghana cocoa farms - further structural considerations. **Journal of applied ecology** 13:145-55
347. Majer JD. 1994. Spread of Argentine ants (*Linepithema humile*), with special reference to Western Australia. In: exotic ants : biology, impact, and control of introduced species, Ed. Williams: Westview press, Boulder, Colorado. 163-73 pp
348. Marchal P. 1917. La fourmi d'Argentine (*Iridomyrmex humilis* Mayr). **Bulletin de la société d'étude et de vulgarisation de la zoologie agricole** 16:10
349. Markin GP. 1970. Seasonal life cycle of Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera - Formicidae), in southern California. **Annals of the entomological society of America** 63:1238-1242
350. Marking G, Dillier J, Collins H. 1973. Growth and development of colonies of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. **Annals of the Entomological Society of America** 66:803-8
351. Martin S, Drijfhout F. 2009. A review of ant cuticular hydrocarbons. **Journal of chemical ecology** 35:1151-61
352. Martin SJ, Helantera H, Drijfhout FP. 2008. Colony-specific hydrocarbons identify nest mates in two species of *Formica* ant. **Journal of chemical ecology** 34:1072-80
353. Martin SJ, Helantera H, Drijfhout FP. 2008. Evolution of species-specific cuticular hydrocarbon patterns in *Formica* ants. **Biological journal of the Linnean society** 95:131-40
354. Martin SJ, Helantera H, Kiss K, Lee YR, Drijfhout FP. 2009. Polygyny reduces rather than increases nestmate discrimination cue diversity in *Formica* exsecta ants. **Insectes sociaux** 56:375-83
355. Martin SJ, Vitikainen E, Drijfhout FP, Jackson D. 2012. Conspecific ant aggression is correlated with chemical distance, but not with genetic or spatial distance. **Behavior genetics** 42:323-31
356. Martinez JJI. 2008. Seed harvester and scavenger ants along roadsides in northern Israel. **Zoology in the Middle East** 44:75-82
357. Martinez JJI, Cohen M, Mgocheki N. 2011. The response of an aphid tending ant to artificial extra-floral nectaries on different host plants. **Arthropod-plant interactions** 5:185-92
358. Martins MN. 1907. Une fourmi terrible envahissant l'Europe (*Iridomyrmex humilis* Mayr). **Brotéria, séries zoologia** 6:101-102
359. Mayr G. 1855. Formicina austriaca. Beschreibung der bisher im oesterreichischen kaiserstaate aufgefundenen ameisen nebst hinzufuegung jener in deutschland, in der schweiz und in italien vorkommenden ameisen. **Verhandlungen des zoologisch-botanischen vereins in wien.** 273-478.
360. Mayr g. 1868. *Formicidae* novae americanae collectae a prof. P. De strobel. **Annuario della societa dei naturalisti e matematici, modena** 3:161-78
361. Mccluskey E. 1963. Rhythms and clocks in harvester and Argentine ants. **Physiological zoology** 36:273-92

362. McGlynn TP. 1999. Non-native ants are smaller than related native ants. **American naturalist** 154:690-9
363. Medeiros A, Loope L, Cole F. Distribution of ants and their effects on endemic biota of Haleakala and Hawaii volcanoes national parks: a preliminary assessment. Proc. Proceedings of the sixth conference in natural sciences Hawaii volcanoes national park, Honolulu: University of Hawaii at manoa, department of botany, 1986:39-52
364. Medina FM, Bonnaud E, Vidal E, Tershy BR, Zavaleta ES, Tershy BR, Josh Donlan C, Keitt BS, Le Corre M, Horwath SV, Nogales M. 2011. A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. **Global change biology** 17:3503-10
365. Meek PD. 2000. The decline and current status of the Christmas island shrew *crocidura attenuata trichura* on Christmas Island, Indian Ocean. **Australian mammalogy** 22:43-9
366. Meissner HE, Silverman J. 2003. Effect of aromatic cedar mulch on Argentine ant (*Hymenoptera : Formicidae*) foraging activity and nest establishment. **Journal of economic entomology** 96:850-5
367. Menke SB, Fisher RN, Jetz W, Holway DA. 2007. Biotic and abiotic controls of Argentine ant invasion success at local and landscape scales. **Ecology** 88:3164-73
368. Menke SB, Holway DA. 2006. Abiotic factors control invasion by Argentine ants at the community scale. **Journal of animal ecology** 75:368-76
369. Menke SB, Holway DA, Fisher RN, Jetz W. 2009. Characterizing and predicting species distributions across environments and scales: Argentine ant occurrences in the eye of the beholder. **Global ecology and biogeography** 18:50-63
370. Menozzi C. 1925. Note staccato di mirmecologia., **Bollettino della Società entomologica italiana** 57:17-22
371. Meudec M. 1973. Cycle biologique de *tapinoma erraticum* (*Formicidae, Dolichoderinae*). **Annales de la société entomologique de France** 9:381-9
372. Meudec M. 1979. Le comportement d'émigration chez la fourmi *tapinoma erraticum* (*Dolichoderinae*). **Bulletin biologique de la france et de la Belgique** 13:321-74
373. Meudec M, Dubuc C. 1989. Feeding and emigration of the ant *Tapinoma erraticum* (*Formicidae, Dolichoderinae*) - experimental-analysis of the use of space. **Behavioural processes** 20:199-208
374. Meudec M, Lenoir A. 1973. Les nids des fourmis de Touraine. **Cahiers des naturalistes** 29 : 69-78
375. Michener C. 1969. Comparative social behavior of bees (Hym. Apoidea). **Annual review of entomology** 14: 299-342
376. Miyake K, Kameyama T, Sugiyama T, Ito F. 2002. Effect of Argentine ant invasions on japanese ant fauna in Hiroshima prefecture, Western Japan: a preliminary report (*Hymenoptera: Formicidae*). **Sociobiology** 39:465-74
377. Moreno DS, Haney PB, Luck RF. 1987. Chlorpyrifos and diazinon as barriers to Argentine ant (*Hymenoptera, Formicidae*) foraging on citrus trees. **Journal of economic entomology** 80:208-14
378. Moriya K, Shibuya K, Hattori J. 1992. Structural modification of the 6-chloropyridyl moiety in the imidacloprid skeleton: introduction of a five-membered heteroaromatic ring and the resulting insecticidal activity. **Bioscience, biotechnology, and biochemistry** 56:364-5

379. Morrison LW. 2000. Mechanisms of interspecific competition among an invasive and two native fire ants. **Oikos** 90:238-52
380. Morrison LW. 2002. Long-term impacts of an arthropod-community invasion by the imported fire ant, *solenopsis invicta*. **Ecology** 83:2337-45
381. Morrison WR, Witte V. 2011. Strong differences in chemical recognition cues between two closely related species of ants from the genus *Lasius* (*Hymenoptera: Formicidae*). **Journal of evolutionary biology** 24:2389-97
382. Mueller JM, Dabbert CB, Demarais S, Forbes AR. 1999. Northern bobwhite chick mortality caused by red imported fire ants. **Journal of wildlife management** 63:1291-8
383. Ness JH, Bronstein IL. 2004. The effects of invasive ants on prospective ant mutualists. **Biological invasions** 6:445-61
384. Newell W, Barber TC. 1913. The Argentine ant. Washington DC. **Bureau of Entomology Bulletin** 122:1-98
385. Nielsen J, Boomsma JJ, Oldham NJ, Petersen HC, Morgan ED. 1999. Colony-level and season-specific variation in cuticular hydrocarbon profiles of individual workers in the ant *Formica truncorum*. **Insectes sociaux** 46:58-65
386. Novak V. 1947. Exoticti mravenci ve sklenicich prazské botanické zahrady. **Casopis české společnosti entomologické** 44
387. Nowbahari E, Lenoir A, Clement JL, Lange C, Bagnères AG, Joulie C. 1990. Individual, geographical and experimental variation of cuticular hydrocarbons of the ant *Cataglyphis-cursor* (*Hymenoptera, Formicidae*) - their use in nest and subspecies recognition. **Biochemical systematics and ecology** 18:63-73
388. Nylander W. 1856. Synopsis des formicides de France et d'Algérie. **Annales des Sciences Naturelles, Zoologie** (4)5:51-109
389. Orgeas J. 2003. Inventaire de l'entomofaune des îles satellites (bagaud, gabinières et rascas) du parc national de port-cros. Parc national de Port-Cros, 12 pp
390. Orgeas J, Ponel P. 2009. Inventaire & conservation de l'entomofaune des milieux marginaux et agricoles des îles de Port-Cros et Porquerolles Rapport final. Parc national de Port-Cros, 57pp
391. Orgeas J, Ponel P, Faddas S, Matocq A, Turpaud A. 2007. Conséquences écologiques de l'envahissement des griffes de sorcière (*Carpobrotus* spp.) Sur les communautés d'insectes d'un îlot du parc national de port cros (var). **Travaux scientifiques du Parc national de Port-Cros** 233-57
392. Orgeas J, Vidal E, Ponel P. 2003. Colonial seabirds change beetle assemblages on a mediterranean island. **Ecoscience** 10:38-44
393. Orr MR, Seike SH. 1998. Parasitoids deter foraging by Argentine ants (*Linepithema humile*) in their native habitat in Brazil. **Oecologia** 117:420-5
394. Orr MR, Seike SH, Benson WW, Dahlsten DL. 2001. Host specificity of *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) parasitoids that attack *Linepithema* (*Hymenoptera : Formicidae*) in south america. **Environmental entomology** 30:742-7
395. Palmer M, Pons G. 1996. Diversity in western mediterranean islets: effects of rat presence on beetle guild. **Acta oecologia** 17:297-305
396. Palmer M, Pons G. 2001. Predicting rat presence on small islands. **Ecography** 24:121-6

397. Parat JC. 2001. Une nouvelle localité française pour *Tapinoma pygmaeum*, dufour, 1857, *Hymenoptera: Formicidae*. **Bulletin de la société Linnéenne de bordeaux** 29:21-2
398. Pascal M. 2006. Réhabilitation écologique de l'île de Bagaud par éradication d'un rongeur allochtone (*Rattus rattus*): étude de faisabilité, modalités d'exécution et de contrôle. Université Aix-Marseille III, Rapport de stage de master 2 expertise écologique et gestion de la biodiversité
399. Pascal M, Chapuis J. 2000. Eradications des mammifères introduits en milieux insulaires: questions préalables et mise en application. **Revue d'Ecologie (Terre & Vie)**, Suppl.7 : 85-104
400. Passfield G. 1968. Argentine ants. **Australian natural history** 16:12-5
401. Passera L. 1977. Peuplement myrmécologique du cordon littoral du Languedoc-Roussillon. Modifications anthropiques. **Vie et milieu** 249-265.
402. Passera L. 1994. Characteristics of tramp species. In : exotics ants. Biology, impact, and control of introduced species. Ed. Df Williams:23-43. Oxford: Westview press. 23-43 pp
403. Passera L. 2006. La véritable histoire des fourmis. Fayard le temps des sciences
404. Passera L, Aron S. 2005. Les fourmis: comportement, organisation sociale et evolution. Canadian science publishing (NRC research press). 480 pp.
405. Passera L, Keller L. 1994. Mate availability and male dispersal in the argentine ant *Linepithema humile* (Mayr) (= *Iridomyrmex humilis*). **Animal behaviour** 48:361-9
406. Passetti A. 2009. Restauration écologique de l'île de Bagaud : étude de faisabilité préalable à l'éradication des griffes de sorcière (*Carpobrotus* spp.), Université Aix-Marseille III, Rapport de stage de master 2 expertise écologique et gestion de la biodiversité
407. Passetti A, Aboucaya A, Gauthier J, Médail F, Pascal M, Ponel P, Vidal E. 2012. Restauration écologique de la réserve intégrale de l'île de Bagaud (var) et "état zéro" des suivis scientifiques : synthèse méthodologique. **Travaux scientifiques du parc national de port-cros** 26 :149-171
408. Passetti A, 2011. Restauration écologique de la réserve de l'île de bagaud. Bilan annuel d'activités: 2011, Imbe, PNPC
409. Passfield G. 1968. Argentine ants. **Australia natural history** 16:12-5
410. Paterson HEH. 1991. The recognition of cryptic species among economically important insects. In research methods and prospects, Ed. MP Zalucki. Springer, New York: **Heliothis**. 1-10
411. Pavan M, Ronchetti G. 1955. Studi sulla morfologia esterna e anatomia interna dell' operaia di *iridomyrmex humilis* mayr e ricerche chimiche e biologiche sulla iridomirmecina. **Atti della società italiana di scienze naturali, Milano** 93:379-477
412. Pavan M, Trave R. 1958. Etudes sur les *Formicidae*, IV. Sur le venin du Dolichodéride *Tapinoma nigerrimum* (Nylander). **Insectes sociaux** 5 (3) : 299-308
413. Pavon D, Ponel P, Berville L. 2012. Rapport de mission : Etat zéro de l'entomofaune et de la flore avant une opération de dératisation sur le Tiboulen de Maïre, Imbe / Cen / Pim
414. Pedersen JS, Krieger MJB, Vogel V, Giraud T, Keller L. 2006. Native supercolonies of unrelated individuals in the invasive Argentine ant. **Evolution** 60:782-91

415. Petit RJ, El Mousadik A, Pons O. 1998. Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. **Conservation biology** 12:844-55
416. Pimentel D, Lach L, Zuniga R, Morrison D. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. **Bioscience** 50:53-65
417. Ponel P, Orgeas J. 2004. Impact de l'expansion d'une plante exotique *Carpobrotus* spp. Sur les communautés d'insectes dans les îles satellites du parc national de port-cros. Parc national de Port-Cros :16
418. Porter SD, Savignano DA. 1990. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. **Ecology** 71:2095-106
419. Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. **Genetics** 155:945-59
420. Provost E, Blight O, Tirard A, Renucci M. 2008. Hydrocarbons and insects' social physiology. In: *Insect physiology : New Research*. Rayan P Maers Editor Novascience 19-72
421. Péru L. 1999. *Tapinoma pygmaeum* (Dufour, 1857), une fourmi retrouvée en France 141 ans après sa description. **Symbioses** 1:43-4
422. Radchenko A. 2005. Monographic revision of the ants (*Hymenoptera: Formicidae*) of North Korea. **Annales zoologici** 55:127:221
423. Reimer NJ. 1994. Distribution and impact of alien ants in vulnerable Hawaiian ecosystems. In: *Exotic ants: biology, impact, control of introduced species*. Boulder, CO: Westview. 11-22
424. Reimer NJ, Beardsley JW. 1990. Effectiveness of hydramethylnon and fenoxycarb for control of bigheaded ant (*Hymenoptera, Formicidae*), an ant associated with mealybug wilt of pineapple in Hawaii. **Journal of economic entomology** 83:74-80
425. Renucci M, Tirard A, Provost E. 2011. Complex undertaking behavior in *Temnothorax lichtensteini* ant colonies: from corpse-burying behavior to necrophoric behavior. **Insectes sociaux** 58:9-16
426. Rice E, Silverman J. 2013. Propagule Pressure and Climate Contribute to the Displacement of *Linepithema humile* by *Pachycondyla chinensis*. **PLoS ONE** 8:e56281. doi: 10.1371/journal.pone.0056281
427. Rizali A, Lohman DJ, Buchori D, Prasetyo LB, Triwidodo H, Bos MM, Yamane S, Schulze CH. 2010. Ant communities on small tropical islands: effects of island size and isolation are obscured by habitat disturbance and 'tramp' ant species. **Journal of Biogeography** 37:229-36
428. Rodriguez-Cabal MA, Stuble KL, Nunez MA, Sanders NJ. 2009. Quantitative analysis of the effects of the exotic Argentine ant on seed-dispersal mutualisms. **Biology letters** 5:499-502
429. Room PM. 1971. Relative distributions of ant species in Ghanas cocoa farms. **Journal of animal ecology** 40:735-&
430. Ross KG, Keller L. 1995. Ecology and evolution of social-organization - insights from fire ants and other highly eusocial insects. **Annual review of ecology and systematics** 26:631-56
431. Ross KG, Keller I. 1998. Genetic control of social organization in an ant. **Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America** 95:14232-7

432. Roth LM, Eisner T. 1962. Chemical defenses of Arthropods. **Annual Review of Entomology** 7: 107-136.
433. Roura-Pascual N, Bas JM, Hui C. 2010. The spread of the Argentine ant: environmental determinants and impacts on native ant communities. **Biological Invasions** 12:2399-412
434. Roura-Pascual N, Suarez AV, Gomez C, Pons P, Touyama Y, Wild A, Peterson AT. 2004. Geographical potential of Argentine ants (*Linepithema humile* Mayr) in the face of global climate change. **Proceedings of the royal society of London series b-biological sciences** 271:2527-34
435. Rowles AD, O'Dowd DJ. 2007. Interference competition by Argentine ants displaces native ants: implications for biotic resistance to invasion. **Biological Invasions** 9:73-85
436. Ruffino L, Vidal E. 2010. Early colonization of mediterranean islands by *Rattus rattus*: a review of zooarcheological data. **Biological Invasions** 12:2389-94
437. Rust MK, Haagsma K, Reiersen DA. 1996. Barrier sprays to control Argentine ants (*Hymenoptera: Formicidae*). **Journal of economic entomology** 89:134-7
438. Rust MK, Reiersen DA, Klotz JH. 2003. Pest management of Argentine ants (*Hymenoptera : Formicidae*). **Journal of entomological science** 38:159-69
439. Saez AG, Lozano E. 2005. Body doubles. **Nature** 433:111
440. Sanders NJ, Barton KE, Gordon DM. 2001. Long-term dynamics of the distribution of the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant taxa in northern California. **Oecologia** 127:123-30
441. Sanders NJ, Barton KE, Gordon DM. 2001. Long-term dynamics of the distribution of the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant taxa in northern California. **Oecologia** 127:123-30
442. Sanders NJ, Gotelli NJ, Heller NE, Gordon DM. 2003. Community disassembly by an invasive species. **Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America** 100:2474-7
433. Santschi F. 1934. Fourmis d'une croisière. **Annales de la société entomologique de Belgique** 74:273-82
444. Santschi F. 1939. Trois notes sur les fourmis du musée royal d'histoire naturelle de Belgique. **Bulletin du musée royal d'histoire naturelle Belge** 15:1-15
445. Savolainen R, Vepsäläinen K. 1988. A competition hierarchy among boreal ants - impact on resource partitioning and community structure. **Oikos** 51:135-55
446. Savolainen R, Vepsäläinen K. 1989. Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polyctena*. **Oikos** 56:3-16
447. Sax DF, Gaines SD. 2008. Species invasions and extinction: the future of native biodiversity on islands. **Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America** 105:11490-7
448. Scalera R, Zaghi D. 2004. Life focus / alien species and nature conservation in the EU. The role of the life program, Luxembourg: office for official publications of the european communities
449. Schembri SP, Collingwood CA. 1980-1981. A revision of the myrmecofauna of the Maltese islands (*Hymenoptera, Formicidae*). **Annali del museo civico di storia naturale "giacomo doria"** 83:417-42

450. Scheurer S, Liebig G. 1998. *Tapinoma melanocephalum* Fabr. (*Formicidae*, *Dolichoderinae*) in buildings - observations on its biology and control. **Anzeiger für schadlingskunde pflanzenschutz umweltschutz** 71:145-8
451. Schlick-Steiner BC, Steiner FM, Moder K, Seifert B, Sanetra M, Dyreson E, Stauffer C, Christian E. 2006. A multidisciplinary approach reveals cryptic diversity in western palearctic tetramorium ants (*Hymenoptera* : *Formicidae*). **Molecular phylogenetics and evolution** 40:259-73
452. Schmidt AM, D'Ettorre P, Pedersen JS. 2010. Low levels of nestmate discrimination despite high genetic differentiation in the invasive pharaoh ant. **Frontiers in zoology** 7:20
453. Schmitz E. 1896. As formigas da Madeira. **Annaes de ciencias Naturaes** 3:55-58
454. Schmitz E. 1897. As formigas de Madeira. **Annaes de ciencias Naturaes** 4:77
455. Schoener T. 1983. Field experiments on interspecific competition. **American naturalist** 122:240-85
456. Seifert B. 1984. A method for differentiation of the female castes of *Tapinoma ambiguum* Emery and *Tapinoma erraticum* (Latr.) And remarks on their distribution in Europe north of the mediterranean region. **Faunistische abhandlungen** 11:151-5
457. Seifert B. 2009. Cryptic species in ants (*Hymenoptera*: *Formicidae*) revisited: we need a change in the alpha-taxonomic approach. **Myrmecological news** 12:149-66
458. Seifert B. 2012. Clarifying naming and identification of the outdoor species of the ant genus *tapinoma* Forster, 1850 (*Hymenoptera*: *Formicidae*) in Europe north of the mediterranean region with description of a new species. **Myrmecological news** 16:139-47
459. Seppa P, Helanterä H, Trontti K, Punttila P, Chernenko A, Martin SJ, Sundström L. 2011. The many ways to delimit species: hairs, genes and surface chemistry. **Myrmecological news** 15:31-41
460. Shattuck SO. 1992. Review of the *Dolichoderine* ant genus *Iridomyrmex* Mayr with descriptions of three new genera (*Hymenoptera*: *Formicidae*). **Journal of the Australian entomological society** 31:13-8
461. Shattuck SO. 1994. Taxonomic catalog of the ant subfamilies *aneuretinae* and *Dolichoderinae* (*Hymenoptera*: *Formicidae*). **University of California Publications in Entomology** 112:1-241
462. Shorey HH, Gaston LK, Gerber RG, Phillips PA, Wood DL. 1992. Disruption of foraging by Argentine ants, *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (*Hymenoptera*, *Formicidae*), in citrus trees through the use of semiochemicals and related chemicals. **Journal of chemical ecology** 18:2131-42
463. Shorey HH, Gaston LK, Gerber RG, Sisk CB, Phillips PA. 1996. Formulating farnesol and other ant-repellent semiochemicals for exclusion of Argentine ants (*Hymenoptera*: *Formicidae*) from citrus trees. **Environmental entomology** 25:114-9
464. Sikes PJ, Arnold KA. 1986. Red imported fire ant (*solenopsis-invicta*) predation on cliff swallow (*hirundo-pyrrhonota*) nestlings in east-central texas. **Southwestern naturalist** 31:105-6
465. Silverman J, Brightwell RJ. 2008. The Argentine ant: challenges in managing an invasive unicolonial pest. **Annual review of entomology** 53:231-52

466. Silverman J, Liang D. 2001. Colony disassociation following diet partitioning in a unicolonial ant. **Naturwissenschaften** 88:73-7
467. Silverman J, Nsimba B. 2000. Soil-free collection of Argentine ants (*Hymenoptera : Formicidae*) based on food-directed brood and queen movement. **Florida entomologist** 83:10-6
468. Silverman J, Roulston TH. 2001. Acceptance and intake of gel and liquid sucrose compositions by the Argentine ant (*Hymenoptera : Formicidae*). **Journal of economic entomology** 94:511-5
469. Silverman J, Sorenson CE, Waldvogel MG. 2006. Trap-mulching Argentine ants. **Journal of economic entomology** 99:1757-60
470. Silvestri F. 1922. La formica Argentina. **Laboratorio di entomologia agraria portici**:1-7
471. Simberloff D. 2009. We can eliminate invasions or live with them. Successful management projects. **Biological Invasions** 11:149-57
472. Singer TL. 1998. Roles of hydrocarbons in the recognition systems of insects. **American zoologist** 38:394-405
473. Skaife S. 1955. The Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). **Transactions of the royal society of south africa** 3:355-77
474. Smith B, Breed M. 1995. The chemical basis for nestmate recognition and mate discrimination in social insects. In: Chemical ecology of insects II, Ed. Ecrab WJ, New York: Chapman and Hall. 287–317
475. Smith MR. 1965. House-infesting ants of the Eastern United States, their recognition, biology, and economic importance. **Agricultural Research Service U.S. Department of Agriculture Technical bulletin**. 1326. 105
476. Smith TS, Smith SA, Schmidly DJ. 1990. Impact of fire ant (*Solenopsis-invicta*) density on northern pygmy mice (*Baiomys taylori*). **Southwestern naturalist** 35:158-62
477. Sockman KW. 1997. Variation in life-history traits and nest-site selection affects risk of nest predation in the California gnatcatcher. **Auk** 114:324-32
478. Soeprono AM, Rust MK. 2004. Strategies for controlling Argentine ants (*Hymenoptera: Formicidae*). **Sociobiology** 44:669-82
479. Soroker V, Fresneau D, Hefetz A. 1998. Formation of colony odor in ponerine ant *Pachycondyla apicalis*. **Journal of chemical ecology** 24:1077-90
480. Soroker V, Hefetz A. 2000. Hydrocarbon site of synthesis and circulation in the desert ant *Cataglyphis niger*. **Journal of insect physiology** 46:1097-102
481. Sorrells TR, Kuritzky LY, Kauhanen PG, Fitzgerald K, Sturgis SJ, Chen J, Dijamco CA, Basurto KN, Gordon DM . 2011. Chemical defense by the native winter ant (*Prenolepis imparis*) against the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*). **PLoS ONE** 6:e18717
482. Soubeyran Y. 2008. Espèces exotiques envahissantes dans les collectivités françaises d'outre-mer. Etat des lieux et recommandations, collection planète nature. Comité français de l'UICN, Paris, France
483. Steiner FM, Schlick-Steiner BC, Nikoiforov A, Kalb R, Mistrik R. 2002. Cuticular hydrocarbons of tetramorium ants from central Europe: analysis of gc-ms data with self-organizing maps (SOM) and implications for systematics. **Journal of chemical ecology** 28:2569-84

484. Stitz H. 1916. Formiciden. P. **Ergebnisse der zweiten deutschen zentral-afrika expedition** 369:405
485. Stitz H. 1939. Hautflügler oder *Hymenoptera*. 1 Ameisen oder *Formicidae*. 428 pp
486. Suarez A, Tsutsui N, Holway D, Case T. 1999. Behavioral and genetic differentiation between native and introduced populations of the Argentine ant. **Biological invasions** 1:43-53
487. Suarez AV, Bolger DT, Case TJ. 1998. Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. **Ecology** 79:2041-56
488. Suarez AV, Case TJ. 2002. Bottom-up effects on persistence of a specialist predator: ant invasions and horned lizards. **Ecological applications** 12:291-8
489. Suarez AV, Holway DA, Case TJ. 2001. Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: insights from Argentine ants. **Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America** 98:1095-100
490. Suarez AV, Holway DA, Tsutsui ND. 2008. Genetics and behavior of a colonizing species: the invasive Argentine ant. **American naturalist** 172:s72-s84
491. Suarez AV, Richmond JQ, Case TJ. 2000. Prey selection in horned lizards following the invasion of Argentine ants in southern California. **Ecological applications** 10:711-25
492. Suay-Cano V, Tinaut A, Selfa J. 2002. Las hormigas (*Hymenoptera*, *Formicidae*) asociadas a pulgones (*Hemiptera*, *Aphididae*) en la provincia de Valencia. **Graellsia** 58(1):21-37
493. Suckling DM, Peck RW, Stringer Id, Snook K, Banko PC. 2010. Trail pheromone disruption of Argentine ant trail formation and foraging. **Journal of chemical ecology** 36:122-8
494. Sugiyama T. 2000. Invasion of Argentine ant, *Linepithema humile*, into Hiroshima prefecture, Japan. **Japanese journal of applied entomology and zoology** 44:127-9
495. Suhr EL, MCKechnie SW, O'Dowd DJ. 2009. Genetic and behavioural evidence for a city-wide supercolony of the invasive Argentine ant *Linepithema humile* (Mayr) (*Hymenoptera: Formicidae*) in southeastern Australia. **Australian journal of entomology** 48:79-83
496. Suhr EL, O'Dowd DJ, Mckechnie SW, Mackay DA. 2011. Genetic structure, behaviour and invasion history of the Argentine ant supercolony in Australia. **Evolutionary applications** 4:471-84
497. Sunamura E, Espadaler X, Sakamoto H, Suzuki S, Terayama M, Tatsuki S. 2009. Intercontinental union of Argentine ants: behavioral relationships among introduced populations in Europe, North America, and Asia. **Insectes sociaux** 56:143-7
498. Sunamura E, Hatsumi S, Karino S, Nishisue K, Terayama M, Kitade O, Tatsuki S. 2009. Four mutually incompatible Argentine ant supercolonies in Japan: inferring invasion history of introduced Argentine ants from their social structure. **Biological invasions** 11:2329-39
499. Sunamura E, Hoshizaki S, Sakamoto H, Fujii T, Nishisue K, Suzuki S, Terayama M, Ishikawa Y, Tatsuki S. 2011. Workers select mates for queens: a possible mechanism of gene flow restriction between supercolonies of the invasive Argentine ant. **Naturwissenschaften** 98:361-8

500. Swoboda L, Miller D. 2003. Argentine ant. **Virginia cooperative extension: entomology** 445-285:1-2
501. Szlep LR, Jacobi T. 1967. The mechanism of recruitment to mass foraging in colonies of *Monomorium venustum* Smith, *M. subopacum* ssp. *phoenicium* Em., *Tapinoma israelis* For. and *T. simothi* v. *phoenicium* Em. **Insectes Sociaux** 14:25-40
502. Taber S. 2000. Fire ants. Texas, USA: university press 308 pp
503. Tanaka Y, Nishisue K, Sunamura E, Suzuki S, Sakamoto H, Fukumoto T, Terayama M, Tatsuki S. 2009. Trail-following disruption in the invasive Argentine ant with a synthetic trail pheromone component (z)-9-hexadecenal. **Sociobiology** 54:139-52
504. Thomas ML, Becker K, Abbott K, Feldhaar H. 2010. Supercolony mosaics: two different invasions by the yellow crazy ant, *Anoplolepis gracilipes*, on Christmas Island, Indian ocean. **Biological invasions** 12:677-87
505. Thomas ML, Holway DA. 2005. Condition-specific competition between invasive Argentine ants and Australian iridomyrmex. **Journal of animal ecology** 74:532-42
506. Thomas ML, Parry LJ, Allan RA, Elgar MA. 1999. Geographic affinity, cuticular hydrocarbons and colony recognition in the Australian meat ant *Iridomyrmex purpureus*. **Naturwissenschaften** 86:87-92
507. Thomas ML, Payne-Makrisa CM, Suarez AV, Tsutsui ND, Holway DA. 2006. When supercolonies collide: territorial aggression in an invasive and unicolonial social insect. **Molecular ecology** 15:4303-15
508. Titus E. 1905. Report on the "New Orleans" ant (*Iridomyrmex humilis* Mayr). **U.s bureau of entomology bulletin** 52:79-84
509. Tomalski M, Blum M, Jones T, Fales H, Howard D, Passera L. 1987. Chemistry and functions of exocrine secretions of the ants *Tapinoma melacephalum* and *T. erraticum*. **Journal of chemical ecology** 13:253-63
510. Trave R, Pavan M. 1956. Veleni degli Insetti. Principi estratti dalla formica *Tapinoma nigerrimum* Nyl. **Chemical Industry** (Milano). 38:1015-9
511. Tschinkel WR. 1983. Colony founding by pleometrosis in the fire ant, *Solenopsis invicta*. **Behavioral ecology and sociobiology** 12(2):103-113
512. Tschinkel WR. 1987. Seasonal life-history and nest architecture of a winter-active ant, *prenolepis-imparis*. **Insectes sociaux** 34:143-64
513. Tschinkel WR. 1998. The reproductive biology of fire ant societies. **Bioscience** 48:593-605
514. Tschinkel WR, Adams ES, Macom T. 1995. Territory area and colony size in the fire ant *Solenopsis invicta*. **Journal of animal ecology** 64:473-80
515. Tsutsui ND, Case TJ. 2001. Population genetics and colony structure of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in its native and introduced ranges. **Evolution** 55:976-85
516. Tsutsui ND, Suarez AV, Grosberg RK. 2003. Genetic diversity, asymmetrical aggression, and recognition in a widespread invasive species. **Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America** 100:1078-83
517. Tsutsui ND, Suarez AV, Holway DA, Case TJ. 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. **Proceedings of the national academy of**

- sciences of the United States of America 97:5948-53
518. Tsutsui ND, Suarez AV, Holway DA, Case TJ. 2001. Relationships among native and introduced populations of the Argentine ant (*Linepithema humile*) and the source of introduced populations. **Molecular ecology** 10:2151-61
519. Ueyama M, Cheretemps T, Labeur C, Wicker-Thomas C. 2005. Mutations in the *desat1* gene reduces the production of courtship stimulatory pheromones through a marked effect on fatty acids in *Drosophila melanogaster*. **Insect biochemistry and molecular biology** 35:911-20
520. Ulloa-Chacon p, Cherix D. 1990. The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (r.) (*Hymenoptera: Formicidae*). In: Applied myrmecology: a world perspective, ed. R vander Meer, K Jaffe, A Cedeno. Boulder, CO: westview. Number of 281-289
521. *Hymenoptera* online (hol). www.hol.osu.edu University os. 2013
522. Vagalinski B, Lapeva-Gjonova A. 2012. The ants (*Hymenoptera, Formicidae*) of *plana* mountain (Bulgaria). **Historia naturalis Bulgarica** 20:87-101
523. Van Wilgenburg E, Symonds Mre, Elgar MA. 2011. Evolution of cuticular hydrocarbon diversity in ants. **Journal of evolutionary biology** 24:1188-98
524. Van Wilgenburg E, Torres CW, Tsutsui ND. 2010. The global expansion of a single ant supercolony. **Evolutionary applications** 3:136-43
525. Van Zweden JS, Dreier S, d'Ettorre P. 2009. Disentangling environmental and heritable nestmate recognition cues in a carpenter ant. **Journal of insect physiology** 55:158-63
526. Vander Meer RK. 1986. Chemical taxonomy as a tool for separating *solenopsis* spp. In: Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management, ed. Csvm Iofgren, r.k (eds) Westview, Boulder, CO. 316-326.
527. Vanloon AJ, Boomsma JJ, Andrasfalvy A. 1990. A new polygynous *Lasius* species (*Hymenoptera, Formicidae*) from central-europe. 1. Description and general biology. **Insectes sociaux** 37:348-62
528. Vasquez GM, Schal C, Silverman J. 2009. Colony fusion in Argentine ants is guided by worker and queen cuticular hydrocarbon profile similarity. **Journal of chemical ecology** 35:922-32
529. Vasquez GM, Silverman J. 2008. Intraspecific aggression and colony fusion in the Argentine ant. **Animal behaviour** 75:583-93
530. Vasquez GM, Vargo EL, Silverman J. 2012. Fusion between southeastern United States Argentine ant colonies and its effect on colony size and productivity. **Annals of the entomological society of America** 105:268-74
531. Vega SJ, Rust MK. 2001. The Argentine ant - a significant invasive species in agricultural, urban and natural environments. **Sociobiology** 37:3-25
532. Vega SY, Rust MK. 2003. Determining the foraging range and origin of resurgence after treatment of Argentine ant (*Hymenoptera : Formicidae*) in urban areas. **Journal of economic entomology** 96:844-9
533. Veyret M. 1961. La fourmi d'Argentine dans la région toulonnaise. **Bulletin de la société des sciences naturelles et d'archéologie de Toulon et du Var**.
534. Vierbergen B. 2003. *Technomyrmex albipes* en andere exoten in Nederland. **Forum formicedarum** 4(2):4-7

535. Vinson SB. 1994. Impact of the invasion of *Solenopsis invicta* (buren) on native food webs. . In exotic ants : biology impact, and control of introduced species. , ed. Df Williams:240-58. San Francisco & Oxford : Westview Press, Boulder. Number of 240-58 pp
536. Vitousek PM, Dantonio CM, Loope LL, Rejmanek M, Westbrooks R. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. **New Zealand journal of ecology** 21:1-16
537. Vogel V, Pedersen JS, d'Ettoire P, Lehmann L, Keller L. 2009. Dynamics and genetic structure of Argentine ant supercolonies in their native range. **Evolution** 63:1627-39
538. Vogel V, Pedersen JS, Giraud T, Krieger MJB, Keller L. 2010. The worldwide expansion of the Argentine ant. **Diversity and distributions** 16:170-86
539. Von Aesch L, Cherix D. Recrutement alimentaire et recrutement exploratoire chez la fourmi fantôme *Tapinoma melanocephalum* : une seule et même stratégie ? **Proc. Colloque des insectes sociaux, Dijon, 2001**, 14:7-11
540. Vonshak M, Dayan T, Foucaud J, Estoup A, Hefetz A. 2009. The interplay between genetic and environmental effects on colony insularity in the clonal invasive little fire ant *Wasmannia auropunctata*. **Behavioral ecology and sociobiology** 63:1667-77
541. W. Barber T. 1913. The Argentine Ant. Washington: USDA. 98 pp
542. Wagner D, Tissot M, Gordon D. 2001. Task-related environment alters the cuticular hydrocarbon composition of harvester ants. **Journal of chemical ecology** 27:1805-19
543. Walters AC, Mackay DA. 2005. Importance of large colony size for successful invasion by Argentine ants (*Hymenoptera* : *Formicidae*): evidence for biotic resistance by native ants. **Austral ecology** 30:395-406
544. Wang J, Ross KG, Keller L. 2008. Genome-wide expression patterns and the genetic architecture of a fundamental social trait. **Plos genetics** 4
545. Ward DF, Harris RJ. 2005. Invasibility of native habitats by Argentine ants, *Linepithema humile*, in New Zealand. **New Zealand journal of ecology** 29:215-9
546. Ward JH. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. **Journal of the American statistical association** 58:236-44
547. Ward PS. 1987. Distribution of the introduced Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) in natural habitats of the lower Sacramento valley and its effects on the indigenous ant fauna. **Hilgardia** 55:1-16
548. Way M, Paiva M, Cammell M. 1999. Natural biological control of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) By the Argentine ant *Linepithema humile* (Mayr) in Portugal. **Agricultural and forest entomology** 1:27-31
549. Way MJ, Cammell ME, Paiva MR, Collingwood CA. 1997. Distribution and dynamics of the Argentine ant *Linepithema (Iridomyrmex) humile* (Mayr) in relation to vegetation, soil conditions, topography and native competitor ants in Portugal. **Insectes sociaux** 44:415-33
550. Weber N. 1961. Use of poison by the ant, *Tapinoma nigerrimum*. **Proc. Entomological society of Washington**, 63:217-8

551. Wellenstein g. 1952. Zur ernährungsbiologie der roten waldameise (*Formica rufa*). Z. Pflanzenkr. 59:430-51
552. Westwood J. 1840. Observations on the genus typhlopone, with descriptions of several exotic species of ants. **Annals and magazine of natural history**. 81-89
553. Wetterer J. 2009. Worldwide spread of the ghost ant, *Tapinoma melanocephalum* (*Hymenoptera: Formicidae*). **Myrmecological news** 12:23-33
554. Wetterer J, Espadaler S, Ashmole P, Cutler C, Endeman J. 2007. Ants (*Hymenoptera: Formicidae*) of the south Atlantic islands of Ascension Island, St Helena, and Tristan da Cunha. **Myrmecological news** 10:29-37
555. Wetterer JK, Espadaler X, Wetterer AL, Aguin Pombo D, Franquinho-Aguiar AM. 2006. Long-term impact of exotic ants on the native ants of Madeira. **Ecological entomology** 31:358-68
556. Wetterer JK, Espadaler X, Wetterer AL, Aguin-Pombo D, Franquinho-Aguiar AM. 2007. Ants (*Hymenoptera : Formicidae*) of the madeiran archipelago. **Sociobiology** 49:265-97
557. Wetterer JK, Espadaler X, Wetterer AL, Cabral SGM. 2004. Native and exotic ants of the Azores (*Hymenoptera: Formicidae*). **Sociobiology** 44:1-20
558. Wetterer JK, Wetterer AL. 2006. A disjunct Argentine ant metacolonies in macaronesia and southwestern Europe. **Biological invasions** 8:1123-9
559. Wetterer JK, Wetterer AL, Hebard E. 2001. Impact of the Argentine ant, *Linepithema humile* on the native ants of Santa Cruz Island, California. **Sociobiology** 38:709-21
560. Wetterer JK, Wild AL, Suarez AV, Roura-Pascual N, Espadaler X. 2009. Worldwide spread of the Argentine ant, *Linepithema humile* (*Hymenoptera: Formicidae*). **Myrmecological news** 12:187-94
561. Wheeler W. 1913. [untitled]. In: The Argentine ant, ed. W Newell, T Barber:27-9. U.S. Dep. Agric. Bur. Entomol. Bull. 27-29 pp
562. Wicker-Thomas C. 2008. Biosynthèse et évolution des phéromones chez les insectes. **Biofutur** 286:28-31
563. Wicker-Thomas C, Cheretemps T. 2010. Molecular biology and genetics of hydrocarbon production. In: Insect hydrocarbons, biology, biochemistry and chemical ecology, Ed. G Blomquist, AG Bagnères: 53-74. Cambridge, UK: Cambridge University press. 53-74 pp
564. Wicker-thomas C, Guenachi I, Keita YF. 2009. Contribution of oenocytes and pheromones to courtship behaviour in drosophila. **Bmc biochemistry** 10:8
565. Williams D, Collins H, Oi D. 2001. The red imported fire ant (*Hymenoptera: Formicidae*): an historical perspective of treatment programs and the development of chemical baits for control. **American entomologist** 47:146-59
566. Williamson M. 1996. Biological invasions. London: chapman & hall Pp 244
567. Williamson M, fitter a. 1996. The varying success of invaders. **Ecology** 77:1661-6
568. Wilson EO. 1971. The insect societies. Cambridge, ma: the belknap press of harvard university press. 548 pp
569. Wilson EO. 1987. Causes of ecological success - the case of the ants - the 6th tansley lecture. **Journal of animal ecology** 56:1-9
570. Wilson EO, Taylor RW. 1967. An estimate of potential evolutionary increase in

species density in Polynesian ant fauna.
Evolution 21:1-&

571. Zee J, Holway D. 2006. Nest raiding by
the invasive Argentine ant on colonies of

the harvester ant, *Pogonomyrmex*
subnitidus. **Insectes Sociaux** 53:161-7

572. Zimmerman EC. 1941. Argentine ant in
Hawaii. **Proceedings of the Hawaiian**
entomological society 11

Index :

Index des cartes

<i>Carte 1 : Distribution mondiale de la fourmi d'Argentine répartie sur 2 100 sites. Carte d'après Wetterer et al. (Wetterer et al., 2009)</i>	50
<i>Carte 2 : Carte des 33 populations de L. humile prélevées par Giraud et al. (Giraud et al., 2002). Les cercles blancs représentent les populations appartenant à la supercolonie catalane. Les cercles noirs représentent les populations appartenant à la supercolonie principale. L'échelle représentait par le trait est de 100km.</i>	108
<i>Carte 3 : Carte des 6 populations de L. humile prélevées par Blight et al. (Blight et al., 2010b). Les cercles rouges représentent les populations appartenant à la supercolonie principale. Le cercle blanc représente la population appartenant à la supercolonie catalane. Les cercles bleus représentent les populations appartenant à la supercolonie corse. OL: Olmeto, CA: Cannelle, BI: Biguglia, DA: Danio, GE: Gerona, SFG: Sant Feliu de Guixols.</i>	108
<i>Carte 4: Geographical location of the 18 studied nesting sites of Linepithema humile in southern Europe, and their affiliation to the three supercolonies based on the behavioural data; the Catalanian supercolony (square), the Corsican supercolony (dots) and the Main supercolony (triangles).</i>	121
<i>Carte 5 : Geographical location of the eight sites of Linepithema humile. Sampling sites include the Corsican supercolony sites [Anthéor, Fréjus and Théoule] the Main supercolony sites [Ceyreste, Danio, and Les Embiez Island], and the two new sites: Giens Peninsula, and Porquerolles Island.</i>	142
<i>Carte 6 : Map showing the location of Frioul archipelago with Pomègues and Ratonneau islands (MapInfo 7.8).</i>	158
<i>Carte 7: Right striped area represents the area invaded by the Argentine ant in 2009</i>	163
<i>Carte 8: Right striped area represents the area invaded by the Argentine ant in 2011</i>	163
<i>Carte 9 : Répartition des fourmis d'Argentine (hachure rose) en Juin 2011 sur l'île de Port-Cros</i>	207
<i>Carte 10 : Localisation de la fourmi d'Argentine (triangle) sur l'île de Porquerolles lors des chasses à vue de 2011.</i>	208
<i>Carte 11 : Archipel des îles d'Hyères. (Mapinfo)</i>	214
<i>Carte 12 : Carte de la répartition des pièges Barber et des placettes sur Porqurolles.</i>	222
<i>Carte 13 : Carte de la répartition des pièges Barber et des placettes sur Port-Cros.</i>	222
<i>Carte 14 : Localisation des fourmis d'Argentine sur l'île de Porqurolles durant les chasses à vue.</i>	227
<i>Carte 15 : Localisation des espèces de fourmis observées durant chasses à vue sur l'île de Proquerolles</i>	228
<i>Carte 16 : Localisation des espèces de fourmis dans le village</i>	231
<i>Carte 17 : Localisation des espèces de fourmis dans le village de Port-Cros</i>	232

Index des figures

<i>Figure 1 : Les signaux chimiques utilisés dans la communication entre organismes. Modifié d'après Passera & Aron (Passera & Aron, 2005)</i>	20
<i>Figure 2 : Représentation schématique du succès d'invasion des espèces : Loi des 10 %. D'après Williamson (Williamson & Fitter, 1996)</i>	28
<i>Figure 3 : Somme des budgets alloués aux programmes LIFE, spécifiques aux espèces invasives entre 1992 et 2002 (en milliers d'Euro).</i>	30
<i>Figure 4 : Nombre de projet LIFE spécifique aux espèces invasives entre 1992 et 2002.</i>	30
<i>Figure 5 : Schéma des impacts de la fourmi d'Argentine.</i>	57
<i>Figure 6: Location of the 51 studied nesting sites (Tableau 11) of <i>Tapinoma</i> in the Mediterranean Basin.</i>	86
<i>Figure 7: Chromatograms obtained by injection of total body wash of workers of <i>T. israele</i> (Ira), <i>T. simrothi</i> (Tar), <i>T. madeirense</i> (Fre), <i>T. nigerrimum</i> (Fri) and <i>T. erraticum</i> (Aza).</i>	94
<i>Figure 8: Principal Component Analysis (PCA) was based on the proportion of worker cuticular hydrocarbons from the 51 nesting sites. The projection was performed on two dimensions, where the first axis accounts for 33.29% of the total variance and the second for 26.41%. K-means cluster analysis distinguishes four groups. Morphological analysis allows us to identify these groups as <i>Tapinoma simrothi</i> [1-grey triangles], <i>T. nigerrimum</i> [2-light grey circles], indistinguishable <i>T. madeirense</i> and <i>T. erraticum</i> [3-black rectangles] and <i>T. israele</i> [4-black circles]. The areas correspond to the 95% confidence limit of the data.</i>	97
<i>Figure 9 : Principal Component Analysis based on the 77 CHCs of worker profiles of the third group of the first PCA. The projection was performed on factorial plane 1-2. Axis 1 accounts for 29.37% of the total variance and axis 2 for 13.52%. K-means cluster analysis distinguishes three groups: <i>T. madeirense</i> [3a-grey circles], <i>T. erraticum</i> [3b-black circles] and 4 workers from Fréjus [3c-dark grey triangles]. The areas correspond to the 95% confidence limit of the data.</i>	98
<i>Figure 10 : Cluster analysis of cuticular hydrocarbon compositions of workers of <i>T. erraticum</i>, <i>T. madeirense</i>, <i>T. israele</i>, <i>T. nigerrimum</i> and <i>T. simrothi</i> using Ward's linkage method (Euclidean distance) (Ward, 1963).</i>	99
<i>Figure 11 : Gas chromatograms of total body wash of 30 workers of <i>Linepithema humile</i> from (A) Caldès d'Estrac (Catalonian supercolony), (B) Ceyreste (Main European supercolony), (C) Fréjus (Corsican supercolony). Peak numbers correspond to the list of the identified cuticular hydrocarbons in Table S1.</i>	122
<i>Figure 12 : Principal component analysis (PCA) of worker cuticular hydrocarbons (CHCs) from the 18 nesting sites. The PCA was based on the relative proportion of 51 CHCs. Axis 1 accounts for</i>	

39.99% of total variance and axis 2 for 12.50%. Results of K-means cluster analysis, group 1 (squares): Calvi, Cannella, Ceyreste, Danio, Les Embiez; group 2 (circles): Anthéor, Ajaccio, Biguglia, Campomoro, Fréjus, Liamone, Olmeto, Porto-Vecchio, Sant Feliù de Guixols, Santa Giulia, Tizzano, Théoule; and group 3 (triangles): Caldès d'Estrac. The ellipses correspond to the 95% confidence limit of the data. _____ 124

Figure 13 : Results of the analysis performed with the software STRUCTURE including all the nesting sites (A and B), and the analysis where the Catalonian nesting sites (CDE) was excluded (C and D). _____ 125

Figure 14 A: Assignment of individuals into genetic groups resulting from the analyses performed with the software STRUCTURE when individuals of all nesting sites were included and when $K = 2$ (panel A), when individuals of all nesting sites were included except those of the Catalonian nesting site (CDE). _____ 125

Figure 15 BC : Assignment of individuals into genetic groups resulting from the analyses performed with the software STRUCTURE when individuals of all nesting sites were included and when $K = 4$ (panel B) and when individuals of all nesting sites were included except those of the Catalonian nesting site (CDE) and when $K = 4$ (panel C). _____ 126

Figure 16 : Principal component analysis (PCA) based on microsatellite allele frequencies calculated on nesting sites. (A) The 18 nesting sites of the Main, the Corsican and the Catalonian supercolonies of the present study (represented by dots) were included in the analysis. (B) Analysis based exclusively on the nesting sites of the Main and Corsican supercolonies _____ 127

Figure 17 : Principal component analysis (PCA) based on microsatellite allele frequencies calculated on nesting sites. . (C) Analysis of the 18 nesting sites of the present study in relation to all the nests of the worldwide supercolonies studied in Vogel et al. (Vogel et al., 2010). (D) Analysis of the nesting sites of the Main and Corsican supercolonies in relation to the nests of the worldwide supercolonies studied in Vogel et al. (Vogel et al., 2010) that formed a cluster with those two supercolonies in the PCA presented in panel C ($PC1 > 0$). In panels C and D, we distinguished the nests of the European main supercolonies from the present study from those issued from the Vogel et al. (Vogel et al., 2010) study by using dots and squares, respectively. The percentage of variance explained is given for each axis in brackets. _____ 130

Figure 18 : Allelic richness at 12 microsatellite loci estimated for each nesting site (A) and each supercolony (B). Open squares represent the total number of alleles while the closed squares correspond to the estimated number of alleles corrected for differences in sample size. The way the alleles are distributed among the supercolonies is presented in panel. _____ 130

Figure 19 : Allelic richness at 12 micro-satellite loci estimated for each nesting site. The total number of alleles found per supercolony is given in brackets. _____ 131

Figure 20 : The associations of pairwise genetic (F_{ST}), chemical and behavioural distances between the three European supercolonies of *Linepithema humile*. Light-blue circles represent comparisons within the Main supercolony ($n = 10$), dark-blue circles represent comparisons within the Corsican supercolony ($n = 66$), open black circles represent comparisons between the Main

and Corsican supercolonies (n = 60) and open red circles represent comparisons between the Catalanian and both the Main and Corsican supercolonies (n = 17).	133
Figure 21 : Gas chromatogram of total body wash of a <i>L. humile</i> worker from Giens. Peak numbers after Blight et al.(Blight et al., 2012) , corresponding to the list of CHCs identified in Tableau 16, p136.	147
Figure 22 abc : Scatterplot of pairwise chemical, geographical (Km) and behavioral distances between all nesting site of <i>L. humile</i> . Gray circles represent inter-supercolony comparison (n=9), black circles represent Giens or Porquerolles comparison with both Main and Corsican supercolonies (n=12), black lozenges represent intra-Main supercolony comparison (n=3), gray lozenges represent intra-Corsican supercolony comparison (n=3) and black triangles represent comparison between Giens and Porquerolles.	147
Figure 23 : PCA analysis based on 50 major cuticular hydrocarbons from the 8 sites of <i>Linepithema humile</i> . 7 or 8 workers per site (n = 61). Sampling sites include Anthéor (A), Ceyreste (C), Danio (D) (Toulon), Les Embiez Island (E), Fréjus (F), Giens Peninsula (G), Porquerolles Island (P) and Théoule (T).The projection was performed on factorial plane 1-2. Axis 1 accounts for 17.22% of the total variance and axis 2 for 11.13%. Confidence limit showed a range of 95% of the distribution of each supercolony.	148
Figure 24 : Artificial nest where workers of both species were tested for asymmetrical group interactions.	158
Figure 25: Artificial nest where workers of both species were tested for resource and territorial competition.	161
Figure 26 : Percentage of victories of <i>T. nigerrimum</i> over <i>L. humile</i> workers according to initial ratio of both species (n=50), * < 0.003	165
Figure 27: Rate of <i>L. humile</i> presence on the eight transects in autumn 2009, spring and autumn of both 2010 and 2011, and spring 2011. Symbols represent transects [A: black circles; B: white circles; C: black triangles; D: white triangles; E: grey trapezoid; F: black square; G: black lozenge and H: white lozenge.]. Sizes of symbols represent the maximum abundance of <i>L. humile</i> workers for each transect as follows: "0" no ant, "1" one to five ants, "2" six to 25 ants, "3" 26 to 100, "4" more than one hundred ants.	170
Figure 28 : (ACD/ChemSketch) : Formule développée de l'imidaclopride.	189
Figure 29 : Effet de la pulvérisation du sulcatone à différentes concentration sur a.) le comportement d'agressivité des ouvrières, b.) le nombre moyen d'ouvrières <i>L. humile</i> sur les pistes durant une minute. T= Temps en minutes. Pour T0 & T0', les couleurs représentent le trafic sur les pistes qui recevront les différentes concentrations de sulcatone.	193
Figure 30 : Schéma d'un transect de pièges Barber et les deux quadrats	199
Figure 31 : Schéma d'une placette dans les figuiers	202
Figure 32 : Moyenne du nombre de fourmis d'Argentine observée dans les boîtes d'une placette en fonction du temps.	209
Figure 33 : Boîtes Caubère®.	223
Figure 34: Balance portable OHAUS®, Scout Pro X123.	223

Figure 35 : Schéma d'une parcelle de figuiers, avec les 4 quadrats expérimentaux (A, B, C & Témoin). _____	223
Figure 36 : Schéma d'un quadrat avec les 16 boîtes espacées d'un 1.5 m et nommées (a, b ... p), la boîte témoin de l'évaporation, ainsi que les deux figuiers et la piste. _____	223
Figure 37 : Nombre moyen de fourmis d'Argentine observé chaque jour dans les boîtes en fonction du traitement lors des applications de juin et de juillet. Les barres d'erreurs représentent la déviation standard à la moyenne _____	242
Figure 38: Nombre moyen de fourmis d'Argentine observé dans les figuiers chaque jour dans les boîtes en fonction du traitement lors des applications de juin et de juillet. Les barres d'erreurs représentent la déviation standard à la moyenne _____	244
Figure 39: Nombre moyen d'individu de <i>L. humile</i> observé sur les pistes par jour suivant le traitement en fonction du temps. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard à la moyenne. _____	246
Figure 40 : En rouge, l'histogramme représente la somme de miel consommé en gramme à T_0 pour les 4 quadrats (Témoin, A, B & C) avant traitement au Max Force Quantum. _____	247
Figure 41 : Courbes de la consommation cumulée de gel d'imidaclopride pour les trois quadrats traités en fonction du temps _____	247
Figure 42 : En rouge, l'histogramme représente la somme de miel consommé en gramme à T_0 pour les 4 quadrats (Témoin, A, B & C) avant traitement au Max Force Quantum. En bleu, l'histogramme représente la somme de miel biologique consommé par les fourmis sur les 4 quadrats après traitement (T_{14}). _____	250
Figure 43 : Courbes de la consommation cumulée de gel d'imidaclopride pour les trois quadrats traités en fonction du temps. _____	250

Index des tableaux

<i>Tableau 1 : Les 100 espèces exotiques envahissantes parmi les plus néfastes au monde. Les espèces figurant sur la liste furent choisies suivant deux critères : leur impact désastreux sur la diversité biologique et/ou les activités des humains et leur potentiel pour illustrer les différents problèmes associés aux invasions biologiques. L'absence d'une espèce de la présente liste n'implique pas qu'elle soit moins menaçante. D'après Lowe 2007.</i>	33
<i>Tableau 2 : Liste non exhaustive des espèces répondant aux caractères de tramps species (Passera, 1994).....</i>	36
<i>Tableau 3 : Répartition des six espèces de fourmis invasives les plus répandues. Modifié d'après Holway et al. (Holway et al., 2002a)</i>	38
<i>Tableau 4 : Comportements et mécanismes compétitifs notés comme importants dans les interactions entre les espèces invasives et les fourmis natives. Modifié d'après Holway et al. (Holway et al., 2002a).....</i>	41
<i>Tableau 5 : Exemples d'effets des fourmis invasives reportés sur la faune. Modifié d'après Holway et al. (Holway et al., 2002a)</i>	44
<i>Tableau 6 : Premières citations de la présence de la fourmi d'Argentine dans les pays européens (in natura & dans les zones urbaines). Modifié d'après Wetterer et al. (Wetterer et al., 2009)</i>	52
<i>Tableau 7 : Distribution des espèces de Tapinoma présentes dans le bassin méditerranéen.....</i>	65
<i>Tableau 8 : Statut taxonomique des principales espèces du genre Tapinoma dans le bassin méditerranéen.....</i>	66
<i>Tableau 9 : Les différents statuts taxonomiques de T. nigerrimum au cours du temps.</i>	66
<i>Tableau 10 a & b, ci-contre : Caractéristiques morphologiques et comportementales des espèces de Tapinoma les plus étudiées.....</i>	71
<i>Tableau 11 : Collection sites for Tapinoma ants. Latitude and longitude are given in decimal World Geodetic System (WGS 84). ♂ represents nesting sites morphologically determined via the male genitalia.....</i>	89
<i>Tableau 12 : Indices and Key for measurements of Tapinoma species.</i>	89
<i>Tableau 13: (next double page) : List of the 168 compounds identified by GC-MS and their percentage contribution (Mean), in the cuticular extract sample of workers from field populations of the five Tapinoma species. All nests were summed per site ($N_{T. erraticum} = 56$; $N_{T. israele} = 28$; $N_{T. madeirensis} = 35$; $N_{T. nigerrimum} = 203$; $N_{T. simrothi} = 28$).</i>	94
<i>Tableau 14 : Indices of aggression (left part) and percentages of mortality after 24 h (right part) for each nest pair across replicates and within-nest confrontations. Values in bold indicate pairs of nesting-sites assigned to the Main and Corsican supercolonies. AJA, Ajaccio; ANT, Anthéor; BIG, Biguglia; CAL, Calvi; CAM, Campomoro; CAN, Cannella; CDE, Caldès d'Estrac; CEY, Ceyreste; DAN, Danio; EMB, Les Embiez; FRE, Fréjus; LIA, Liamone; OL, Olmeto; PVE, Porto-Vecchio; SFG, Sant Feliù de Guixols; SGI, Santa Giulia; THE, Théoule; TIZ, Tizzano.</i>	120

<i>Tableau 15 : Proportions of shared alleles between the three European supercolonies of <i>Linepithema humile</i> (left part) and <i>FST</i> values (right part). Values in bold indicate pairs of nesting-sites assigned to the Main and Corsican supercolonies. AJA, Ajaccio; ANT, Anthéor; BIG, Biguglia; CAL, Calvi; CAM, Campomoro; CAN, Cannella; CDE, Caldès d'Estrac; CEY, Ceyreste; DAN, Danio; EMB, Les Embiez; FRE, Fréjus; LIA, Liamone; OL, Olmeto; PVE, Porto-Vecchio; SFG, Sant Feliù de Guixols; SGI, Santa Giulia; THE, Théoule; TIZ, Tizzano.....</i>	<i>127</i>
<i>Tableau 16 : List of the identified cuticular hydrocarbons of workers from Caldès d'Estrac (Catalonian supercolony), Ceyreste (Main supercolony) and Fréjus (Corsican supercolony)</i>	<i>138</i>
<i>Tableau 17 : List of cuticular hydrocarbons identified from Giens workers. Peak numbers after Blight et al. (Blight et al., 2012).</i>	<i>144</i>
<i>Tableau 18: Effect of residency status on the rate of death of <i>T. nigerrimum</i> and <i>L. humile</i> workers during the confrontations, n=10.</i>	<i>165</i>
<i>Tableau 19 : Residency status of the hundred controlnests over 2010 and 2011. Lh = <i>Linepithema humile</i>; Mb= <i>Messor barbarus</i>; Pl = <i>Plagiolepis pygmaea</i>; Pp = <i>Pheidole pallidula</i> and Tn = <i>Tapinoma nigerrimum</i>. Ø = Nest was empty.</i>	<i>167</i>
<i>Tableau 20: P- value of Mann-Whitney test of the difference in rate of invasion of <i>L. humile</i> between all transects.</i>	<i>170</i>
<i>Tableau 21 : Listes des espèces de fourmis observées sur Port-Cros par BERNARD et durant cette étude.....</i>	<i>204</i>
<i>Tableau 22 : Caractéristiques des transects sur Port-Cros et Porquerolles.....</i>	<i>219</i>
<i>Tableau 23 : Nombre et noms des espèces de fourmis observées sur l'île de Porquerolles durant les chasses à vue.</i>	<i>227</i>
<i>Tableau 24. Nombre d'observations de chaque espèce de fourmis en fonction du type d'écosystème.....</i>	<i>233</i>
<i>Tableau 25: Nombre d'individus observés pour chaque espèce de fourmis et leur fréquence d'occurrence.</i>	<i>233</i>
<i>Tableau 26: Nombre d'individus observés pour chaque espèce de fourmis et leur fréquence d'occurrence</i>	<i>234</i>
<i>Tableau 27. Nombre d'observations de chaque espèce de fourmis en fonction du type d'écosystème.....</i>	<i>234</i>
<i>Tableau 28 : Nombre d'espèces observées pour chaque placette et la richesse spécifique des différents milieux sur Port-Cros.</i>	<i>235</i>
<i>Tableau 29 : Nombre d'espèces observées pour chaque placette et la richesse spécifique des différents milieux sur Port-Cros.</i>	<i>235</i>
<i>Tableau 30 :.....</i>	<i>237</i>
<i>Tableau 31.....</i>	<i>237</i>
<i>Tableau 32 : Liste des espèces présentes sur Port-Cros et Porquerolles en fonction du type d'échantillonnage utilisé</i>	<i>239</i>
<i>Tableau 33 : Listes des espèces trouvées par Bernard & Berville et al sur les îles de Port-Cros et Porquerolles</i>	<i>252</i>

Tableau 34 : Caractéristiques des observations de fourmi d'Argentine dans la zone d'étude. 259

*Tableau 35 : Moyennes et écarts standard du trafic d'ouvrières *L. humile* observé sur les pistes
durant une minute à T_0 , $T+1$ jour et $T+5$ jours. 259*

Index des schémas

<i>Schéma 1 : Systèmes des glandes exocrines d'une ouvrière <i>Linepithema humile</i>. D'après Pavan & Ronchetti (Pavan & Ronchetti, 1955).</i>	22
<i>Schéma 2 : Coupe sagittale de l'abdomen de <i>Linepithema humile</i>.</i>	22
<i>Schéma 3 : Exemple d'hydrocarbures saturé (alcane en rouge) : non-saturé (en violet) et ramifié en bleu.</i>	22
<i>Schéma 4 : Représentations schématiques des têtes, antennes & profils des différentes castes chez la fourmi d'Argentine (mâle, reine et ouvrière), ainsi que les génitalia de face et de profil des mâles. D'après Chopard (Chopard, 1921).</i>	47
<i>Schéma 5 : Organisations multicoloniale ou unicoloniale de la fourmi d'Argentine <i>Linepithema humile</i>.</i>	54
<i>Schéma 6 : Echancrure clypéale d'après Cassevitz-Weulersse (Cassevitz-Weulersse, 1990a).</i>	67
<i>Schéma 7 : Schéma des bords antérieurs des clypeus et des articles antennaires selon la clé de Bernard (Bernard, 1945).</i>	67
<i>Schéma 8 : Variation intraspécifique de la forme de l'échancrure du clypeus chez différentes ouvrières de <i>T. ambiguum</i> et <i>T. erraticum</i> et la méthode pour la mesurer. D'après Seifert (Seifert, 1984).</i>	69
<i>Schéma 9 Page suivante: Caractéristiques morphologiques utilisées par différents auteurs pour définir une clé de détermination chez les <i>Tapinoma</i> (ouvrières et mâles). Modifié d'après Bernard (Bernard, 1950), Emery (Emery, 1925), Kutter (Kutter, 1977) & Seifert (Seifert, 1984).</i>	69
<i>Schéma 10 : Le Sulcatone ou 6-Methyl-5-hepten-2-one. (ACD/ChemSketch)</i>	191
<i>Schéma 11 : Chronologie des observations. Les petites flèches marron représentent le début des décomptes, la flèche violette représente la pulvérisation de la phéromone et le début du décompte. Les traits bleus et rouges représentent les observateurs.</i>	191

Crédits Photos & Dessins

A. Wild© : P. 5 ; 36 ; 58. 106 ; 197 ; 212 & 213.

Tis© : P. 9 & 264.

Anonyme : P. 58

L. BERVILLE : P. 58 ; 223 & 227

ARTE © : P. 58

KIKO GÓMEZ & XAVIER ESPADALER© : P. 77 ; 80 & 92

T. VERGOZ © : P. 309



Résumé: La fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) est une des espèces invasives parmi les plus nuisibles au monde. En Provence, afin de mieux connaître son patron d'invasion, nous avons utilisé un ensemble d'outil, qui a permis de confirmer la présence d'une deuxième supercolonie. Les interactions à la frontière de ces deux supercolonies ont été étudiées par des analyses chimiques, couplées à des études comportementales. Une population non-agressive vis-à-vis des deux supercolonies a été découverte. Dans le cadre des invasions biologiques, les résistances biotiques sont souvent les dernières barrières des écosystèmes. Une hypothèse, jamais testé *in natura*, de résistance de la part d'une fourmi du genre *Tapinoma* face à *L. humile* a été émise. Pour le démontrer, nous avons choisi d'expérimenter en laboratoire et *in natura*. Nos terrains d'études privilégiés ont été, outres des sites du littoral méditerranéen français, 4 îles situées en face du littoral envahi par la fourmi d'Argentine. Parmi celles-ci, deux contiennent à la fois la fourmi d'Argentine et des espèces du genre *Tapinoma*. L'identification difficile des espèces du genre *Tapinoma* étant sujette à une controverse scientifique, nous avons dû différencier de façon certaine cinq d'entre elles, par leurs morphologies et leurs signatures chimiques. En Provence, trois espèces ont été observées : *T. erraticum*, *T. madeirense* et *T. nigerrimum*. Sur l'île de Ratonneau, un suivi sur 2 ans de la vitesse d'invasion de *L. humile* en milieu naturel, avec ou sans *T. nigerrimum*, met en évidence une vitesse d'invasion très faible, voire un recul dans la zone à *T. nigerrimum*. Les colonies de *T. nigerrimum* de l'île de Ratonneau semblent faire obstacle à la progression de l'invasion. Des études comportementales préliminaires, conduites en laboratoire, entre fragments de nids de *T. nigerrimum* et *L. humile* nous avaient permis de confirmer les capacités de *T. nigerrimum* à résister face à l'invasive. Ainsi, les ouvrières *T. nigerrimum* défendent mieux leurs territoires, allant jusqu'à accaparer celui des *L. humile*.

MOTS CLÉS : Espèces invasives, Hydrocarbures cuticulaires, *Dolichoderinae*, Comportement d'agressivité, *T. nigerrimum*, *L. humile*, Résistance biotique, Zone tampon

Abstract: The Argentine ant (*Linepithema humile*) is one of the world's worst invasive species. We used various analyses to determine its invasion pattern on the Provence coast, confirming the presence of a second supercolony. Chemical and behavioral analyses of worker interactions on the supercolony border identified a peaceful border zone. When biological invasion occurs, biotic resistance is often ecosystems' last defense. Could a dominant ant from *Tapinoma* genus resist *L. humile* invasion? To demonstrate this possibility, we conducted both laboratory and *in natura* experiments. Besides the invaded Mediterranean coast, we selected four nearby islands, two of which were found to contain both *L. humile* and *Tapinoma* spp. Identification of Mediterranean *Tapinoma* being controversial, we used both morphological and chemical analyses to ensure reliable discrimination. On the coast, we found *T. erraticum*, *T. madeirense* and *T. nigerrimum*. *In natura*, on Ratonneau Island, two-year field monitoring showed a slow rate of Argentine ant invasion and even retreat, faced with *T. nigerrimum*. *T. nigerrimum* colonies seem to block *L. humile* invasion. Laboratory behavioral studies between nests of *T. nigerrimum* and *L. humile* confirm *T. nigerrimum*'s ability to stand up to Argentine ants: *T. nigerrimum* workers protect and defend their territories better, even taking over Argentine ant nests.

KEY WORDS: Invasive species, Cuticular hydrocarbons, *Dolichoderinae*, Aggressive behavior, *T. nigerrimum*, *L. humile*, biotic resistance, Peaceful border zone