

UNIVERSITE PAUL SABATIER, TOULOUSE III

U.F.R. Science de la Vie et de la Terre

HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES

IMPORTANCE DES INTERACTIONS CHEZ LES FOURMIS



Jérôme Orivel

Chargé de Recherche CNRS

2007

Sommaire

I CURRICULUM VITAE	- 1 -
I.1 Informations générales	- 1 -
I.2 Parcours	- 1 -
I.3 Projets de recherche	- 2 -
I.4 Encadrement d'étudiants	- 2 -
I.4.1 Doctorat	- 2 -
I.4.2 DESUPS	- 2 -
I.4.3 Master 2	- 2 -
I.4.4 Master 1	- 3 -
I.4.5 Licence	- 3 -
I.4.6 Stages d'été et stages de terrain	- 3 -
I.5 Activités d'enseignement	- 3 -
I.6 Autres activités	- 4 -
II PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS	- 5 -
II.1 Publications dans des revues internationales à comité de lecture	- 5 -
II.2 Autres publications (revues à facteur d'impact < 0.5)	- 8 -
II.3 Rapports et mémoires	- 9 -
II.4 Colloques et congrès	- 9 -
II.4.1 Actes	- 9 -
II.4.2 Participations	- 10 -
II.5 Diffusions des connaissances	- 12 -
II.5.1 Conférences invitées	- 12 -
II.5.2 Ouvrages de vulgarisation	- 12 -
II.5.3 Interventions dans la presse écrite, audiovisuelle	- 12 -
II.5.4 Films	- 13 -
III ACTIVITES DE RECHERCHE	- 14 -
III.1 Introduction	- 14 -
III.2 Interactions plantes fourmis	- 16 -
III.2.1 Interactions facultatives	- 17 -
III.3.1 Interactions obligatoires	- 20 -
III.3 Ecologie des fourmis envahissantes	- 29 -
III.3.1 Cadre conceptuel	- 29 -
III.3.2 Fourmis envahissantes	- 30 -
III.3.3 <i>Wasmannia auropunctata</i>	- 32 -
IV PERSPECTIVES	- 37 -
IV.1 <i>Hirtella physophora</i>	- 37 -
IV.2 <i>Wasmannia auropunctata</i>	- 40 -
V REFERENCES	- 43 -
VI ANNEXES	- 51 -
- Hossaert-McKey et al. 2001. Ecoscience	
- Gibernau et al. 2007. Biological Journal of the Linnean Society	
- Orivel & Dejean 1999. Ecoscience	
- Dejean et al. 2005. Nature	
- Le Breton et al. 2005. Journal of Tropical Ecology	
- Le Breton et al. 2007. Ecological Research	
- Fournier et al. 2005. Nature	
- Orivel et al. In prep. Biological Invasions	

I Curriculum Vitae

I.1 Informations générales

Jérôme ORIVEL
né le 16 novembre 1971 à Paris XI^{ème}
Nationalité Française
Célibataire
Dégagé des obligations militaires

Situation actuelle : Chargé de Recherche CNRS 1^{ère} classe

Adresse professionnelle : Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR-CNRS 5174, Université Toulouse III, Bat. IV-R3, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex 9.
Tel : 05 61 55 85 70
Fax : 05 61 55 73 27
E-mail : orivel@cict.fr

I.2 Parcours

- 2005** Promotion en CR1, Laboratoire d'Evolution et Diversité Biologique UMR 5174.
- 2003** Chargé de recherche CNRS (CR2) au Laboratoire d'Evolution et Diversité Biologique UMR 5174.
- 2002** Chargé de recherche CNRS (CR2) au Laboratoire d'Ecologie Terrestre UMR 5552.
- 2001** Chargé de recherche CNRS (CR2) au Laboratoire d'Etude du Comportement Animal FRE 2382.
- 2000-2001** Chercheur post-doctoral au Laboratoire d'Écologie Chimique de l'Université de Tel Aviv en collaboration avec Pr Abraham Hefetz.
Financements : Bourse de la Direction Générale des Armées, puis bourse de l'Université de Tel Aviv.
- 1996-2000** Doctorat de Biologie du Comportement : 'L'adaptation à la vie arboricole de la fourmi *Pachycondyla goeldii* (Hymenoptera : Ponerinæ)'. Directeur de thèse : Pr. Alain Dejean (Laboratoire d'Ecologie Terrestre, Université Toulouse III).
Thèse soutenue le 7 janvier 2000 à l'Université Paris XIII
Mention : Très honorable avec les félicitations du jury
- 1995** D.E.A. de Biologie du Comportement, Université Paris XIII, mention AB.
Mémoire: 'La parabiose dans les jardins de fourmis : Relations plantes-fourmis et reconnaissance coloniale'. Directeurs : Dr. C. Errard et Pr. A. Dejean, Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée, Université Paris XIII.
- 1994** Maîtrise de Biologie des Organismes et des Populations, option Écologie, Université Paris VI, mention AB.
- 1993** Licence de Biologie des Organismes et des Populations, Université Paris VI.
- 1992** DEUG B, Biologie des Organismes, Université Paris VI.
- 1989** Baccalauréat série C, Académie de Versailles.

I.3 Projets de recherche

- 2007-2009** Programme ANR Jeunes chercheurs 'ALLOMERUS Ecologie moléculaire et chimique d'une association tripartite obligatoire plante/fourmi/champignon'. Responsable du projet : J. Orivel.
- 2007-2009** ESF – Eurocores Programme TECT (The Evolution of Cooperation and Trading) 'BIOCONTRACT Cooperation in mutualisms: contracts, markets, space, and dispersal'. Responsable du projet : N. Pierce, Harvard University.
- 2007-2009** Programme Ecosystèmes Tropicaux 'Ecologie et génétique évolutive d'une fourmi envahissante, *Wasmannia auropunctata*'. Responsable du projet : A. Estoup, Centre de Biologie et Gestion des Populations, Montferrier/Lez.
- 2006-2008** Programme Amazonie–CNRS 'BIG Biodiversité des Insectes de Guyane'. Responsable du projet : A. Dejean, EDB / CNRS Guyane.
- 2006** IBISCA Queensland (Australie) et IBISCA Santo (Vanuatu). 'Inventaire de la Biodiversité des Insectes du Sol et de la Canopée'. Responsables des projets : R.L. Kitching, Griffith University et B. Corbara, Université Blaise Pascal.
- 2005-2007** Projet CORUS (Coopération pour la Recherche Universitaire et Scientifique), Ministère des Affaires Etrangères 'Influence des fourmis sur l'environnement naturel et anthropisé d'Afrique équatoriale'. Responsables du projet : M. Kenne, Université de Douala et A. Dejean, EDB / CNRS Guyane.
- 2005-2007** Programme Ecosystèmes Tropicaux 'Recherche de procédés limitant l'activité de fourmis tropicales d'importance écologique et économique'. Responsable du projet : A. Dejean, EDB.
- 2003** IBISCA Panama (Inventaire de la Biodiversité des Insectes du Sol et de la Canopée). Responsable du projet : Y. Basset, STRI Panama.

I.4 Encadrement d'étudiants

I.4.1 Doctorat

- 2007-2010** Co-direction avec A. Quilichini du doctorat de P.J. Malé (Allocataire de recherche MR) : 'Ecologie moléculaire d'une association obligatoire plante–fourmis'.
- 2004-2007** Co-direction avec A. Dejean du doctorat de J. Grangier (Allocataire de recherche MR) : 'Décodage du langage utilisé dans les relations mutualistes entre plantes et fourmis : nature et importance des filtres sélectifs'.

I.4.2 DESUPS

- 2006** - Groc Sarah : 'Diversité de la myrmécofaune des Causses aveyronnais – Comparaison de différentes méthodes d'échantillonnage'. Co-direction avec A. Dejean, Université Toulouse III.

I.4.3 Master 2

- 2007** - Groc Sarah : 'Inventaire de la biodiversité et structure des communautés de fourmis du sol de la réserve des Nouragues, Guyane française'. Master Evolution, Patrimoine Naturel et Sociétés, spécialité Systématique, Evolution, Paléontologie, MNHN.
- Vantaux Amélie : 'Stratégie d'intégration et impact d'un parasite sur les populations d'une fourmi envahissante'. Master Biodiversité, Ecologie & Evolution, Université

Toulouse III.

- 2004** - Grangier Julien : 'Les populations envahissantes de la fourmis *Wasmannia auropunctata* dans sa zone d'origine : caractérisation, comparaison avec un zone d'introduction et interactions avec l'entomofaune'. DEA Ecologie des Systèmes Continentaux, Université Toulouse III.
- Dor Ariane : 'Les lois de Lanchester dans la compétition alimentaire entre *Wasmannia auropunctata* et le genre *Solenopsis* en Guyane française'. DEA Biologie du Comportement, Université Paris XIII.

I.4.4 Master 1

- 2006** - Malé Pierre-Jean : 'Interactions entre le myrmécophyte *Hirtella physophora* et les fourmis associées : étude des facteurs structurant la relation mutualiste'. Mémoire de M1, Université Toulouse III, co-encadrement avec A. Dejean.
- 2003** - Dor Ariane : 'Protection biotique et prédation chez les fourmis vivant en parabiose dans les jardins de fourmis'. Mémoire de Maîtrise, Université Toulouse III.
- 2002** - Rousson Laureline : 'Étude comparative des comportements de prédation et de protection de la plante support chez cinq espèces de fourmis arboricoles du genre *Azteca*'. Mémoire de Maîtrise, Université Toulouse III, co-encadrement avec A. Dejean.

I.4.5 Licence

- 2007** - Trontin Charlotte : 'Limitation par l'espace des colonies de fourmis dans l'association *Hirtella physophora* – *Allomerus decemarticulatus*'. Stage de L3, ENS Lyon.

I.4.6 Stages d'été et stages de terrain

- 2005** - Malé Pierre-Jean : Relation entre volume habitable et taille de la colonie dans un mutualisme plantes – fourmis. Stage d'été, Université Toulouse III.
- 2003** - Vantaux Amélie : Étude en laboratoire de l'asymétrie compétitive entre *Wasmannia auropunctata* et trois autres espèces: *Azteca bequaerti*, *Diplorhoptrum* spp. Stage d'été, Université Toulouse III.
- Allouche Yohan, Ledoux Stéphanie Licence BOP, Université Toulouse III. Stage de terrain en Guyane.
- 2002** - Dor Ariane, Lavabre Bérengère, Oudjani David (Licence BOP et DEUG SVT, Université Toulouse III). Stage de terrain en Guyane.
- 1998** - Lascaux Pierre : Rôle du venin dans la conservation des proies. Stage de DEUG, Université Paris 11, co-encadrement avec A. Dejean.
- 1997** - Souchal Agnès : Étude du comportement prédateur de *Pachycondyla goeldii*. Stage d'été, co-encadrement avec A. Dejean.
- Labeyrie Estelle : 'Relations entre passiflores et fourmis, rôle du nectar extrafloral'. Stage complémentaire de DEA, Montpellier, co-encadrement avec A. Dejean.

I.5 Activités d'enseignement

- 1998-99** Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche (1/2 poste), Université Paris XIII.
- 1996-98** Chargé de cours (166h eq. TD), Université Paris XIII.

I.6 Autres activités

- Editeur associé pour la revue *Insect Conservation & Diversity* (1^{er} numéro à paraître début 2008 – Editeurs en chefs : Simon R. Leather, Yves Basset & Bradford A. Hawkins – <http://www.blackwellpublishing.com/icd>)
- Révisions d'articles scientifiques pour les revues *Acta Oecologica* ; *Behavioural Ecology* ; *Biotropica* ; *Insectes Sociaux* ; *Journal of Economic Entomology* ; *Journal of Insect Physiology* ; *Journal of Insect Science* ; *Journal of Tropical Ecology* ; *Naturwissenschaften*.
- Membre du Conseil d'Administration de la section française l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux (2003-2007).
- Membre du conseil scientifique de la station de recherche des Nouragues en Guyane française (depuis 2007, <http://www.nouragues.cnrs.fr/>)
- Membre du GDR 'Ecologie chimique' et coreponsable avec AG Bagnères (IRBI, Tours) du thème 'Médiateurs chimiques et insectes sociaux'.
- Membre nommé de la commission de spécialistes de l'Université Toulouse III (section CNU 67) (2002-2004 ; 2004-2007).
- Membre du conseil de l'unité 5174 (2003-2006)
- Co-organisateur du colloque annuel 2007 de la section française l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux (Toulouse, 3-5 sept. 2007).
- Membre du comité de thèse d'Aurélie Ferrer 'Incidence de la spécialisation individuelle sur la niche écologique d'un prédateur' (dir. J.L. Hemptinne, ENFA, Toulouse).
- Membre du jury de thèse T. Delsinne 'Structure des assemblages de fourmis le long d'un gradient d'aridité situé dans le Chaco sec paraguayen', 2007, Université Libre de Bruxelles (dirs. Y Roisin & M. Leponce).

II Publications et communications

[Les noms des étudiants co-auteurs des publications sont soulignés]

II.1 Publications dans des revues internationales à comité de lecture

- P-1. **Orivel J.**, Errard C. & Dejean A. 1997. Ant gardens: Interspecific recognition in parabiotic ant species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40:87-93.
- P-2. **Orivel J.**, Dejean A. & Errard C. 1998. Active role of two ponerine ants in the elaboration of ant gardens. *Biotropica*, 30:487-491.
- P-3. **Orivel J.** & Dejean A. 1999. Selection of epiphyte seeds by ant-garden ants. *Ecoscience*, 6:51-55.
- P-4. Dejean A., Bourgoïn T. & **Orivel J.** 2000. Ant defense of *Euphyonarthex phyllostoma* (Homoptera: Tettigometridæ) during trophobiotic associations. *Biotropica*, 32:112-119.
- P-5. **Orivel J.** & Dejean A. 2000. Myrmecophily in Hesperiidæ: the case of *Vettius tertianus* in ant gardens. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, série III*, 323:705-715.
- P-6. **Orivel J.** & Dejean A. 2001. Comparative effect of the venoms of ants of the genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Ponerinæ). *Toxicon*, 39:195-201.
- P-7. **Orivel J.**, Redeker V., Le Caer J.P., Krier F., Revol-Junelles A.M., Longeon A., Chaffotte A., Dejean A. & Rossier J. 2001. Ponericins, new antibacterial and insecticidal peptides from the venom of the ant, *Pachycondyla goeldii*. *Journal of Biological Chemistry*, 276:17823-17829.
- P-8. **Orivel J.**, Malherbe M.C. & Dejean A. 2001. Relationships between pretarsus morphology and arboreal life in ponerine ants of the genus *Pachycondyla* (Formicidæ: Ponerinæ). *Annals of the Entomological Society of America*, 94:449-456.
- P-9. Hossaert-McKey M., **Orivel J.**, Labeyrie E., Pascal L., Delabie J. & Dejean A. 2001. Differential associations with ants of three co-occurring extrafloral nectary-bearing plants. *Ecoscience*, 8:325-335.
- P-10. Djiéto-Lordon C., **Orivel J.**, & Dejean A. 2001. Consuming large prey on the spot: the case of the arboreal foraging ponerine ant *Platythyrea modesta* (Hymenoptera: Formicidæ). *Insectes Sociaux*, 48:324-326.
- P-11. Dejean A., **Orivel J.** & Gibernau M. 2002. Specialized predation on plataspid heteropterans in a coccinellid beetle: adaptative behavior and responses of prey attended or not by ants. *Behavioral Ecology*, 13: 154-159.
- P-12. Dejean A., Suzzoni J.P., Schatz B. & **Orivel J.** 2002. Territorial aggressiveness or predation: two possible origins of snapping in the ant *Plectroctena minor*. *Comptes Rendus Biologies*, 325: 819-825.
- P-13. Dejean A. Durou S., Olmsted I. & Snelling R.R. & **Orivel J.** 2003. Nest site selection by ants in a flooded Mexican mangrove, with special reference to the epiphytic orchid *Myrmecophila christinae*. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 325-330.
- P-14. Kenne M., Djiéto-Lordon C., **Orivel J.**, Mony R., Durand J.L. & Dejean A. 2003. Influence of insecticide treatments on ant-hemiptera associations in tropical plantations. *Journal of Economic Entomology*, 96: 251-257.

- P-15. Dejean A., Gibernau M., Lauga J. & **Orivel J.** 2003. Coccinellid learning during capture of alternative prey. *Journal of Insect Behavior*, 16: 859-864.
- P-16. **Orivel J.**, Servigne P., Cerdan P., Dejean A. & Corbara B. 2004. The ladybird *Thalassa saginata*, an obligatory myrmecophile of *Dolichoderus bidens* ant colonies. *Naturwissenschaften*, 91: 97-100.
- P-17. Dejean A., Quilichini A., Delabie J.H.C., **Orivel J.**, Corbara B. & Gibernau M. 2004. Influence of its associated ant species on the life history of the myrmecophyte *Cordia nodosa* in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 20: 701-704.
- P-18. Le Breton J., Jourdan H., Chazeau, J, **Orivel J.** & Dejean A. 2005. Niche opportunity and ant invasion: the case of *Wasmannia auropunctata* in a New Caledonian rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 93-98.
- P-19. Dejean A., Le Breton J., Suzzoni J.P., **Orivel J.** & Saux-Moreau C. 2005. Influence of interspecific competition on the recruitment behavior and liquid food transport in the tramp ant species *Pheidole megacephala*. *Naturwissenschaften*, 92: 324-327.
- P-20. Fournier D., Foucaud J., Loiseau A., Cross-Arteil S., Jourdan H., **Orivel J.**, Le Breton J., Chazeau J., Dejean A., Keller L. & Estoup A. 2005. Characterization and PCR multiplexing of polymorphic microsatellite loci for the invasive ant *Wasmannia auropunctata*. *Molecular Ecology Notes*, 5: 239-242.
- P-21. Dejean A., Solano P.J., Ayrolles J., Corbara B. & **Orivel J.** 2005. Arboreal ants build traps to capture prey. *Nature*, 434: 973.
- P-22. Fournier D., Estoup A., **Orivel J.**, Foucaud J., Jourdan H., Le Breton J. & Keller L. 2005. Clonal reproduction by males and females in the little fire ant. *Nature*, 435: 1230-1234.
- P-23. Kenne M., Mony R., Tindo M., Kamaha L.C., **Orivel J.** & Dejean A. 2005. The predatory behaviour of a tramp ant species in its native range. *Comptes Rendus Biologies*, 325: 1025-1030.
- P-24. Roisin Y., Dejean A., **Orivel J.**, Corbara B., Samaniego M. & Leponce M. 2006. Vertical partitioning of the termite assemblage in a neotropical rainforest. *Oecologia*, 149: 301-311.
- P-25. Denis D., **Orivel J.**, Hora R.R., Chameron S. & Fresneau D. 2006. First record of polydomy in a monogynous ponerine ant: a means to allow emigration between *Pachycondyla goeldii* nests. *Journal of Insect Behavior*, 19: 279-291.
- P-26. Grangier J., Le Breton J., Dejean A. & **Orivel J.** 2007. Coexistence between *Cyphomyrmex* ants and dominant populations of *Wasmannia auropunctata*. *Behavioural Processes* 74: 93-96.
- P-27. Le Breton J., **Orivel J.**, Chazeau J. & Dejean A. 2007. Unadapted behaviour of native dominant ant species during the colonization of an aggressive invasive ant. *Ecological Research*, 22: 107-114.
- P-28. Vantaux A., Dejean A., Dor A. & **Orivel J.** 2007. Parasitism versus mutualism in the ant-garden parabiosis between *Camponotus femoratus* and *Crematogaster levior*. *Insectes Sociaux*, 54: 95-99.
- P-29. Gibernau M., **Orivel J.**, Delabie J.H.C, Barabé D. & Dejean A. 2007. An asymmetrical relationship between an arboreal ponerine ant and a trash-basket epiphyte (Araceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 91: 341-346.
- P-30. Dejean A., Djiéto-Lordon C. & **Orivel J.** 2007. The plant-ant *Tetraponera aethiops* (Pseudomyrmecinae) protects its host myrmecophyte *Barteria fistulosa*

(Passifloraceae) through aggressiveness and predation. Biological Journal of the Linnean Society, sous presse.

- P-31.** Tindo M., Kenne M., **Orivel J.** & Dejean A. 2007. Morphological and physiological correlates of the colony foundation mode and reproductive role differentiation in *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae, Polistinae). Insectes Sociaux, sous presse.
- P-32.** Le Breton J., Dejean A., Snelling G. & **Orivel, J.** 2007. Specialized predation on *Wasmannia auropunctata* by the army ant *Neivamyrmex compressinodis*. Journal of Applied Entomology, sous presse.
- P-33.** Groc S., Delabie J.H.C., Céréghino R., **Orivel J.**, Jaladeau F., Grangier J., Mariano C.S.F. & Dejean A. 2007. Ant species diversity in the Grands Causses (Aveyron, France): in search of sampling methods adapted to temperate climates. Comptes Rendus Biologies, sous presse.
- P-34.** Foucaud J., Fournier D., **Orivel J.**, Delabie J.H.C, Loiseau A., Le Breton J., Kergoat G.J. & Estoup A. 2007. Sex and clonality in the little fire ant. Molecular Biology and Evolution, accepté.

Tableau1. Récapitulatif des articles publiés dans des revues internationales de rang A

Revues	Facteur d'impact 2006	Nombre
Nature	26.681	2
Molecular Biology and Evolution	6.726	1
Journal of Biological Chemistry	5.808	1
Oecologia	3.333	1
Behavioral Ecology	3.061	1
Toxicon	2.509	1
Biological Journal of the Linnean Society	2.445	2
Behavioral Ecology and Sociobiology	2.316	1
Naturwissenschaften	2.021	2
Comptes Rendus Biologies	1.484	4
Insectes Sociaux	1.481	3
Behavioural processes	1.478	1
Biotropica	1.391	2
Annals of the Entomological Society of America	1.289	1
Journal of Tropical Ecology	1.277	3
Journal of Economic Entomology	1.275	1
Molecular Ecology Notes	1.220	1
Ecoscience	1.174	2
Ecological Research	1.012	1
Journal of Insect Behavior	0.967	2
Journal of Applied Entomology	0.841	1
	Total	34

II.2 Autres publications (revues à facteur d'impact < 0.5)

- P'-1. Dejean A., Schatz B., **Orivel J.** & Beugnon G. 1999. Prey capture behavior of *Psolidomyrmex procerus* (Formicidæ: Ponerinæ), a specialist predator of earthworms. *Sociobiology*, 34:545-554.
- P'-2. Dejean A., Schatz B., **Orivel J.**, Beugnon G, Lachaud J.P. & Corbara B. 1999. Feeding preferences in African ponerine ants: a cafeteria experiment. *Sociobiology*, 34:555-568.
- P'-3. Schatz B., **Orivel J.**, Lachaud J.P., Beugnon G. & Dejean A. 1999. Sitemate recognition: the case of *Anochetus traerghordhi* (Hymenoptera; Formicidæ) preying on *Nasutitermes*. *Sociobiology*, 34:569-580.
- P'-4. Dejean A., Corbara B. & **Orivel J.** 1999. The arboreal ant mosaic in two Atlantic rain forests. *Selbyana*, 20:133-145.
- P'-5. Corbara B., Dejean A. & **Orivel J.** 1999. Les « jardins de fourmis », une association plantes-fourmis originale. *L'Année Biologique*, 38:73-89.
- P'-6. **Orivel J.** & Dejean A. 1999. L'adaptation à la vie arboricole chez les fourmis. *L'Année Biologique*, 38:131-148.
- P'-7. **Orivel J.**, Souchal A., Cerdan P. & Dejean A. 2000. Prey capture behavior of the arboreal ponerine ant, *Pachycondyla goeldii* (Hymenoptera: Formicidæ). *Sociobiology*, 35:131-140.
- P'-8. Dejean A., **Orivel J.**, Durand J.L., Ngnegueu P.R., Bourgoïn T. & Gibernau M. 2000. Interference between ant species distribution in different habitats and the density of a maize pest. *Sociobiology*, 35:175-189.
- P'-9. Dejean A., Corbara B., **Orivel J.**, Snelling R.R., Delabie J.H.C. & Belin-depoux M. 2000. The importance of ant gardens in the pioneer vegetal formations of French Guiana. *Sociobiology*, 35:425-439.
- P'-10. Dejean A., Gibernau M., Durand J.L., Abehassera D. & **Orivel J.** 2000. Pioneer plant protection against herbivory: impact of different ant species (Hymenoptera: Formicidæ) on a proliferation of the variegated locust. *Sociobiology*, 36:227-236.
- P'-11. Dejean A., **Orivel J.**, Corbara B., Olmsted I. & Lachaud J.P. 2001. Nest site selection by two polistine wasps: the influence of *Acacia-Pseudomyrmex* associations against predation by army ants (Hymenoptera). *Sociobiology*, 37:135-146.
- P'-12. Djiéto-Lordon C., **Orivel J.** & Dejean A. 2001. Predatory behavior of the african ponerine ant *Platythyrea modesta* (Hymenoptera: Formicidæ). *Sociobiology*, 38: 303-316.
- P'-13. Labeyrie E., Pascal L., Delabie J., **Orivel J.**, Dejean A. & Hossaert-McKey M. 2001. Protection of *Passiflora glandulosa* (Passifloraceæ) against herbivory: impact of ants exploiting extrafloral nectaries. *Sociobiology*, 38:317-321.
- P'-14. Dejean A., Solano P., **Orivel J.**, Belin-Depoux M., Cerdan P. & Corbara B. 2001. The spread-eagling of prey by the obligate plant-ant *Pheidole minutula* (Myrmicinae): similarities with dominant arboreal ants. *Sociobiology*, 38:675-682.
- P'-15. Djiéto-Lordon C., Richard, F.J., Owona C, **Orivel J.** & Dejean A. 2001. The predatory behavior of the dominant ant species *Tetramorium aculeatum* (Hymenoptera, Formicidæ). *Sociobiology*, 38: 765-775.
- P'-16. **Orivel J.** & Dejean A. 2002. Ant activity rhythms in a pioneer vegetal formation of French Guiana. *Sociobiology*, 39:65-76.

- P'-17. Orivel J. & Dejean A.** 2002. Response to comments on « Relationships between pretarsus morphology and arboreal life in ponerine ants of the genus *Pachycondyla* (Formicidæ: Ponerinæ) » by W. Federle. *Annals of the Entomological Society of America*, 95:142.
- P'-18. Mony R., Kenne M., Orivel J. & Dejean A.** 2002. Biology and ecology of pest ants of the genus *Melissotarsus* (Formicidae; Myrmicinae), with special reference to tropical fruit attacks. *Sociobiology*, 40: 385-402.
- P'-19. Dejean A., Corbara B., Orivel J. & Leponce M.** 2007. Rainforest canopy ants: the implications of territoriality and predatory behavior. *Functional Ecosystems and Communities*, in press.

II.3 Rapports et mémoires

- Orivel J.** 2000. L'adaptation à la vie arboricole de la fourmi *Pachycondyla goeldii* (Hymenoptera : Ponerinæ), Thèse de doctorat, Université Paris 13.
- Orivel J., Dejean A., Corbara B., Delabie J. & Teillier L.** 1998. La mosaïque des fourmis arboricoles. Pp 140-153, in F. Hallé, Pro-natura International & Opération Canopée (Eds.). « Biologie d'une canopée de forêt équatoriale III. Rapport de la mission d'exploration scientifique de la canopée de Guyane : octobre-décembre 1996 ». Pro-natura International & Opération Canopée (Paris).
- Orivel J.** 1995. La parabiose dans les jardins de fourmis : Relations plantes-fourmis et reconnaissance coloniale, Mémoire de DEA, Université Paris 13.

II.4 Colloques et congrès

II.4.1 Actes

- Dejean A., **Orivel J.** & Corbara B. 1996. Ant gardens induced by a Ponerine ant in French Guiana. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 77:107.
- Orivel J., Errard C. & Dejean A.** 1996. La parabiose dans les jardins de fourmis. Actes des Colloques Insectes Sociaux, 10:11-20.
- Corbara B., Dejean A. & **Orivel J.** 2000. Une guêpe sociale associée à la fourmi arboricole *Dolichoderus bidens* (Dolichoderinæ). Actes des Colloques Insectes Sociaux, 13:115-119.
- Servigne P., Corbara B., Gaspar C., Dejean A. & **Orivel J.** 2002. Rythme d'activité et comportement prédateur chez la fourmi néotropicale *Dolichoderus bidens* (L.) (Hymenoptera : Formicidae). Actes des Colloques Insectes Sociaux, 15:215-217.
- Corbara B., Servigne P., **Orivel J.** & Dejean A. 2003. Ants and wasps relationships in the nesting association *Dolichoderus bidens/Protopolybia emortualis* (Formicidae, Dolichoderinae/Vespidae, Polistinae). *Revista de Etologia (Supp.)*, 28th Int. Ethol. Conf., Florianopolis, Brésil, 1p.
- Corbara B., Basset Y., Barrios H., Aberlenc H.P., Bail J., Cabrera R., Cizek L., Cornejo A., Curletti G, Dejean A., Didham R.K., Fagan L., Floren A., Frame D., Gonzalez M., Hallé F., Hernandez A., Herrera J., Jordan K., Kitching R., Leponce M., Manumbor M., Medianero E., Mogia M., Oliveira E., Odegaard F., **Orivel J.**, Perez B., Pinzon S., Ribeiro S., Roisin Y., Roubik D., Samaniego M., Schmidl J., Tishechkin A., Valdez O., Winchester N. & Wright S.J. 2004. IBISCA : une étude à grande échelle de la

biodiversité des arthropodes dans une forêt de Panama. Actes des 2èmes journées de l'Institut français de la Biodiversité, Marseille, 25-28 mai 2004, p 115.

- Roisin Y., Dejean A., Corbara B., **Orivel J.** & Leponce M. 2005. Arthropod biodiversity in tropical rainforest canopies: Panamanian termites in the framework of the IBISCA project. In: Tropical Biodiversity: Science, Data, Conservation. Abstract Volume. 3rd GBIF Science Symposium, 18-19 April 2005, Brussels, Belgium (ed by H. Segers), p. 32.
- Leponce M., Delabie J., **Orivel J.**, Corbara B., Roisin Y., Delsinne T. & Dejean, A. 2006. Ants and their role in international environmental projects. XV Congress IUSI, Washington DC, p. 81.
- Grangier J., Dejean A. & **Orivel J.** Is it possible for an ant-plant to "be a friend to one and an enemy to none"? XV Congress IUSI, Washington DC, p. 156.
- Orivel J.**, Le Breton J., Grangier J., Andrès F.X., Fournier D., Estoup A., Foucaud J., Jourdan H. & Dejean A. 2006. Do invasions only occur in remote introduction areas? Evidence from the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*. XV Congress IUSI, Washington DC, p. 230.

II.4.2 Participations

- 1995 Orivel J.**, Errard C. & Dejean A. La parabiose dans les jardins de fourmis : Relations plantes-fourmis et reconnaissance coloniale. Colloque Annuel Section Française de l'IUSI, Bruxelles. (Communication orale)
- 1996 Dejean A., Orivel J.** & Corbara B. Ant-gardens induced by a ponerine ant in French Guiana. Annual Combined Meeting of the Ecological Society of America, Providence (USA), Session insect-plant interactions. (Poster)
- 1998 Orivel J.**, Corbara B. & Dejean A. Selection of epiphyte seeds by ant-gardens ants. XIII International congress of IUSI, Adelaide (Australie). (Poster)
- 1998 Corbara B., Dejean A. & Orivel J.** A social wasp nesting inside ant nests. XIII International congress of IUSI, Adelaide (Australie). (Poster)
- 1998 Dejean A., Corbara B. & Orivel J.** Ant-plant relationships: comparing canopies of two tropical atlantic forests. Forest Canopies: Global Perspectives, Marie Selby Botanical Gardens, Sarasota (USA). (Communication orale)
- 1998 Orivel J.** & Dejean A. La sélection des graines dans les jardins de fourmis. Colloque Annuel Section Française de l'IUSI, Albi. (Communication orale)
- 1998 Orivel J.** & Dejean A. Les chenilles des jardins de fourmis : Comparaison des stratégies de deux espèces myrmécophiles. Colloque Annuel Section Française de l'IUSI, Albi. (Poster)
- 1999 Corbara B., Dejean A. & Orivel J.** Une guêpe sociale associée à la fourmi arboricole *Dolichoderus bidens* (Dolichoderinae). Colloque Annuel Section Française de l'IUSI, Tours. (Communication orale)
- 2001 Orivel J.**, Redeker V., Le Caer J.P., Krier F., Revol-Junelles A.M., Longeon A., Chaffotte A., Dejean A. & Rossier J. Antibacterial peptides in ant venom: their possible role in the prevention of microbial diseases. Meeting of the European Sections of the IUSI, Berlin. (Poster)

- 2002** Servigne P., Corbara B., Gaspar C., Dejean A. & **Orivel J.** 2002. Rythme d'activité et comportement prédateur chez la fourmi néotropicale *Dolichoderus bidens* (L.) (Hymenoptera : Formicidae). Colloque Annuel Section Française de l'IUSSI, Versailles. (Poster).
- 2003** Servigne P., Corbara B., Cerdan P., **Orivel J.** & Dejean A. 2003. L'association entre la fourmi *Azteca chartifex* Forel (Dolichoderinae) et la guêpe *Polybia rejecta* (L.) (Vespidae, Polistinae) en Guyane Française. Colloque Annuel Section Française de l'IUSSI, Bruxelles. (Poster).
- 2003** Corbara B., Servigne P., **Orivel J.** & Dejean A. Ants and wasps relationships in the nesting association *Dolichoderus bidens* / *Protopolybia emortualis* (Formicidae ; Dolichoderinae / Vespidae; Polistinae). IEC XXVIII, Florianopolis, Brésil. (Poster).
- 2005** Roisin Y., Dejean A., Corbara B., **Orivel J.** & Leponce M. Arthropod biodiversity in tropical rainforest canopies: Panamanian termites in the framework of the IBISCA project. Global Biodiversity Information Facility Meeting, Bruxelles. (Communication orale)
- 2005** Roisin Y., Dejean A., Corbara B., **Orivel J.** & Leponce M. Termites in the canopy of a Panamanian rainforest. Fourth International Canopy Conference, Leipzig. (Communication orale)
- 2005** Leponce M., Delabie J.H.C., Corbara B., **Orivel J.**, Roisin Y., Ribeiro S., Campos R., Schmidl J., Floren A. & Dejean A. Distribution of ants in a Panamanian rainforest. Fourth International Canopy Conference, Leipzig. (Communication orale)
- 2005** Leponce M., Delabie J.H.C., Corbara B., **Orivel J.**, Roisin Y., Ribeiro S., Campos R., Schmidl J., Floren A. & Dejean A. Project IBISCA: Distribution of ants in a Panamanian rainforest. ATBC Meeting 2005, Uberlandia, Brésil. (Communication orale)
- 2005** Grangier J., Dejean, A. & **Orivel J.** Fondation et rôle des filtres sélectifs dans un mutualisme plante-fourmis. Colloque Annuel Section Française de l'IUSSI, Avignon. (Communication orale)
- 2005** Tindo, M., Mbenoun P.S., Kenne M., **Orivel J.** & Dejean A. La petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* (Roger) au Cameroun : distribution et structure de la colonie. Colloque Annuel Section Française de l'IUSSI, Avignon. (Communication orale)
- 2005** Roisin Y., Dejean A., Corbara B., **Orivel J.** & Leponce M. Vertical stratification of termites in a Panamanian rainforest. ATBC Meeting 2005, Uberlandia, Brésil. (Communication orale)
- 2006** **Orivel J.**, Le Breton J., Grangier J., Andrès F.X., Fournier D., Estoup A., Foucaud J., Jourdan H. & Dejean A. 2006. Do invasions only occur in remote introduction areas? Evidence from the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*. XV Congress IUSSI, Washington DC (Poster)
- 2006** Grangier J., Dejean A. & **Orivel J.** Is it possible for an ant-plant to "be a friend to one and an enemy to none"? XV Congress IUSSI, Washington DC (Communication orale)
- 2006** Leponce M., Delabie J., **Orivel J.**, Corbara B., Roisin Y., Delsinne T. & Dejean, A. Ants and their role in international environmental projects. XV Congress IUSSI, Washington DC (Communication orale)

- 2006** Mbenoun P.S., Tindo M., Kenne M., **Orivel J.** & Dejean A. Distribution actuelle et structure des colonies de la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* au Cameroun. VI^{ème} Conférence Internationale Francophone d'Entomologie, Rabat (Poster)
- 2007** Groc S., **Orivel J.**, Delabie J.H.C. & Dejean A. Application du concept de « minimalisme taxonomique » sur la myrmécophage de la litière des Nouragues (Guyane française) Colloque Annuel Section Française de l'IUSSI, Toulouse. (Poster)
- 2007** Vantaux A., Roux O. & **Orivel J.** Stratégies d'intégration et impact d'un parasite sur les populations d'une fourmi envahissante. Colloque Annuel Section Française de l'IUSSI, Toulouse. (Communication orale)
- 2007** Grangier J. Dejean A., Malé P.J. & **Orivel J.** La défense biotique des myrmécophytes est-elle toujours optimale ? Colloque Annuel Section Française de l'IUSSI, Toulouse. (Communication orale)
- 2007** Foucaud J., Fournier, D., **Orivel J.**, Delabie J.H.C., Loiseau A., Le Breton J., Kergoat G.J. & Estoup A. Sex and clonality in the little fire ant. Colloque Annuel Section Française de l'IUSSI, Toulouse. (Communication orale)

II.5 Diffusions des connaissances

II.5.1 Conférences invitées

- 2005** - Fête de la Science, Cité des Sciences, Paris à l'invitation du CNRS (14-16 oct 2005)
 - Conférence Théma du Muséum d'Histoire Naturelle sur les relations entre plantes et fourmis (5 nov 2005)
 - Conférence à l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, Tours (10 nov 2005)
 - Conférence invitée à l'Université de Douala (Cameroun) (9 dec 2005)

II.5.2 Ouvrages de vulgarisation

- Orivel J.**, Dejean A. & Corbara B. 2004. Les jardins de fourmis. In "Insectes de Guyane, beauté et diversité", P. Gombault (ed.), Sepanguy, Collection Nature Guyanaise, Cayenne.

II.5.3 Interventions dans la presse écrite, audiovisuelle

- 2005** - Interventions suite à la parution de l'article *Fournier et al. (2005). Clonal reproduction by males and females in the little fire ant. Nature, 435: 1230-1234.*
Presse écrite : Dépêche du Midi (12 juillet 2005)
Web : Communiqués de presse CNRS/INRA/IRD (http://w3.inra.fr/presse/guerre_des_sexes_chez_un_e_fourmi_reproduction_clonale_des_males_et_des_reines ; <http://www2.cnrs.fr/presse/communiqué/713.htm>)
 - Interventions suite à la parution de l'article *Dejean et al. (2005). Arboreal ants build traps to capture prey. Nature, 434: 973.*
TV : France 3 (22 avril 2005), Canal + (25 avril 2005)
Radios : Europe 1 et RMC info (21 avril 2005)
Presse écrite : Science et Vie (Juin 2005), Dépêche du Midi (22 avril et 1 juin 2005), Libération (23 avril 2005), Le Monde (24 avril 2005), Le Figaro (21 avril 2005), Sud-Ouest (28 avril 2005), 20 minutes (21 avril 2005), Magazine de l'Université Paul

Sabatier (juin 2005), Science News (23 avril 2005), Natuurwetenschap & Techniek (Juin 2005), Bild der wissenschaft (Août 2005).

Web : Communiqué de presse du CNRS (<http://www2.cnrs.fr/presse/communique/662.htm>), Futura-sciences, Sciences et Avenir, Nouvel Observateur, Spektrumdirekt, National Geographic, Radio Canada.

- 2004** - Le Journal du CNRS (Fevrier 2003) : "Des journées entières dans les arbres", interview par JF Haït en relation avec le projet IBISCA.
- BBC Wildlife Magazine (mai 2004) : "Scent to dupe ant nest", commentaire de l'article *Orivel et al (2004). The ladybird Thalassa saginata, an obligatory myrmecophile of Dolichoderus bidens ant colonies. Naturwissenschaften, 91: 97-100.*
- 2003** Invité à l'émission 'Matin Pays' sur RFO Guyane (25 avril 2003) : rôle et place des fourmis dans les écosystèmes.
- 1997** BBC Wildlife Magazine (décembre 1997) : "Ant antics", commentaire de l'article *Orivel et al (1997). Ant gardens: Interspecific recognition in parabiogenic ant species. Behavioral Ecology and Sociobiology, 40:87-93.*

II.5.4 Films

- 2003** Film sur les relations plantes-insectes réalisé par Jean-Yves Collet portant sur les travaux de l'équipe "Biologie des interactions" (52 min.). Première diffusion le 14 novembre 2004 sur France 3.
- 2001** Conseiller scientifique pour une série documentaire réalisée par Jean-Yves Collet (Les secrets de la jungle d'Afrique, 4x52min., France 3). Première diffusion Oct-Nov 2003.

III Activités de recherche

*[Les numéros Pxx suivant certaines citations correspondent à ceux de la liste des publications et les * aux publications présentées en annexe]*

III.1 Introduction

Depuis les réseaux trophiques jusqu'aux symbioses strictes, les interactions entre espèces sont à la base des règles d'assemblages des communautés et jouent sans nul doute un des rôles majeurs dans le fonctionnement et l'évolution des écosystèmes. En effet, ces interactions affectent à tout moment la croissance, la survie et la reproduction de tout individu. Ainsi, la diversité biologique peut elle se concevoir comme la résultante de processus de spéciation, eux-mêmes conditionnés par les interactions entre les organismes et leur environnement biotique et abiotique. L'étude de ces interactions interspécifiques s'avère donc fondamentale pour la compréhension de la mise en place et de l'évolution de la biodiversité, ainsi que pour la conservation et le management des écosystèmes.

Une interaction peut être définie comme une relation écologique directe ou indirecte entre au moins deux organismes qui vont utiliser une ressource de façon répétée et prédictible. Ces associations vont depuis des interactions antagonistes telles que la compétition ou la prédation jusqu'à des interactions mutualistes à bénéfiques réciproques. Le degré d'interdépendance entre les organismes, ainsi que la nature directe ou indirecte de ces interactions, permettent également de qualifier l'importance de ces associations au sein des communautés. Interactions et spéciation sont deux éléments indissociables et les variations dans la nature et l'intensité de l'un conditionnent en retour le second. Si l'on excepte la spéciation allopatrique résultant de l'isolement reproductif de populations, tous les autres phénomènes de spéciation impliquent le rôle prépondérant des interactions. A l'extrême, les changements évolutifs réciproques conduisent à la coévolution ou à la cospéciation des organismes. Les questions relatives aux mécanismes d'assemblages des espèces ou des populations constituent le domaine central de l'écologie des communautés et revêtent d'autant plus d'importance dans la période actuelle d'érosion grandissante de la biodiversité en raison des activités humaines. Par leurs conséquences négatives directes (fragmentation et altération des habitats) ou indirectes (invasions biologiques) sur les écosystèmes, les activités humaines affectent l'ensemble de la biodiversité. L'ampleur de cette affection et les solutions à y apporter passent donc par une compréhension la plus fine et la plus large possible des interdépendances entre espèces.

La thématique générale de mes travaux de recherche s'inscrit dans cette optique et porte sur les réponses et les adaptations d'insectes aux variations et aux contraintes de leur environnement avec pour fil conducteur l'origine et le maintien de la biodiversité à partir du modèle fourni.

Avec plus de 12 000 espèces décrites à l'heure actuelle et entre 3 000 et 9 000 espèces restant à décrire, la famille des Formicidae démontre un indéniable succès écologique. Ce dernier est d'autant plus important à la vue de l'omniprésence des fourmis dans la quasi-totalité des écosystèmes terrestres, depuis le cercle polaire jusqu'à l'équateur, des milieux souterrains jusqu'à la canopée des arbres et dans l'ensemble des zones anthropisées. Seuls l'Islande, le Groenland et l'Antarctique semblent dépourvus de ces insectes sociaux (Passera & Aron 2005). De plus, les fourmis forment l'un des groupes majeurs d'êtres vivants dans de nombreux habitats, pouvant représenter jusqu'à 15% de la totalité de biomasse animale, voire 94% des individus et 50% de la biomasse en arthropodes dans la canopée des forêts tropicales (Hölldobler & Wilson 1990). Dans les forêts tropicales amazoniennes, il a même été estimé que le poids sec de l'ensemble des fourmis équivalait à environ quatre fois celui de tous les vertébrés terrestres (Hölldobler & Wilson 1994).

A l'origine les fourmis formaient un groupe de prédateurs ou détritivores terricoles. En effet, la très grande majorité des espèces de fourmis appartenant aux sous-familles dites "primitives" sont strictement prédatrices et terricoles avec généralement des nids de structure archaïque constitués par de simples cavités préexistantes (Peeters 1997). Les espèces ayant des relations avec le milieu arboricole sont rares, la plupart ont un nid au sol et fourragent sur les plantes (Lévieux 1976, Bennett & Breed 1985, Hölldobler & Wilson 1990, Verhaagh 1994, Valenzuela-Gonzalez et al. 1995, Corbara & Dejean 1996, Dejean & Olmsted 1997, Gobin et al. 1998). L'apparition de la vie arboricole chez les fourmis est par conséquent un caractère considéré comme s'étant développé secondairement. Par ailleurs, ce n'est que parmi les sous-familles de fourmis considérées comme les plus "évoluées" que l'on va retrouver la très grande majorité des espèces strictement arboricoles. La diversification des fourmis s'est produite de façon simultanée avec celle des Angiospermes à partir du milieu du Crétacé (100 Ma) et leur dominance écologique est avérée à partir de l'Eocène (50Ma), avec l'existence de la grande majorité des sous familles et des genres actuels. La radiation des Angiospermes a conduit à la formation d'habitats plus complexes au sol et au niveau de la litière et a été suivie par une augmentation de l'abondance et de la diversité des proies. En effet, l'apparition et la diversification des Angiospermes sont aussi considérées comme les événements majeurs ayant conduits à la diversification de la majorité des insectes phytophages, avec parmi eux les hémiptères dont de nombreux taxa entretiennent des relations mutualistes avec les fourmis (Wilson & Hölldobler 2005, Moreau et al. 2006).

Les raisons de ce succès écologique semblent également provenir de leur organisation sociale. L'eusocialité est un caractère fondamental des Formicidae qui est la seule famille d'hyménoptères à ne compter que des espèces vivant en société. Ce type d'organisation sociale est caractérisé par un altruisme reproducteur aboutissant à la spécialisation de quelques individus pour la reproduction tandis que les autres individus stériles se partagent les tâches nécessaires au bon fonctionnement de la colonie. Cette organisation en société procure un certain nombre d'avantages en comparaison d'une vie solitaire, notamment la division du travail qui permet la spécialisation des individus vers des tâches particulières. La spécialisation et la coopération entre les membres d'une même colonie aboutissent ainsi à un accroissement de l'efficacité et du rendement du travail au sein de la société.

La conséquence principale de ce succès écologique est l'impact qu'ont les fourmis sur l'existence et l'évolution des autres constituants de la biomasse. En effet, elles constituent les principaux prédateurs d'arthropodes et dans certains cas les principaux herbivores. Les fourmis modifient également leur environnement physique par leurs activités d'excavations qui peuvent rivaliser avec celles des vers de terre. L'accumulation de matière organique au sein ou à proximité des colonies contribue en outre à l'enrichissement du sol notamment en azote et phosphore, éléments indispensables à la croissance de nombre de végétaux (Beattie 1985, Beattie & Hughes 2002). L'impact profond des fourmis sur les communautés d'êtres vivants peut aussi se mesurer par la diversité des interactions dont elles sont la cible. Ainsi, les relations entre plantes et fourmis fournissent de très nombreux exemples de mutualismes qui sont basés, en grande majorité, sur la dispersion des diaspores ou bien sur la protection indirecte des plantes via les capacités prédatrices des fourmis. Si les fourmis entretiennent de nombreuses relations avec les plantes, leurs colonies sont également les hôtes d'une grande diversité d'insectes myrmécophiles parasites. Ces arthropodes y trouvent alors une protection contre les prédateurs et parasites potentiels. Comme dans les interactions entre plantes et fourmis, tous les degrés d'interactions existent depuis des associations opportunistes et non-spécifiques, jusqu'à des associations obligatoires entre un parasite et son hôte spécifique.

Dans la recherche des adaptations des fourmis aux variations environnementales, mes travaux ont privilégiés jusqu'à présent deux axes principaux de recherche, à savoir (i) les interactions entre fourmis et plantes, et (ii) l'écologie des fourmis envahissantes. Ces problèmes sont abordés par une recherche directe de la diversité d'insectes et en s'appuyant sur le rôle des interactions biologiques, qu'elles débouchent sur des symbioses ou du parasitisme, ou qu'il s'agisse des relations plante-herbivore ou proie-prédateur. La médiation chimique joue un rôle fondamental dans le fonctionnement des associations impliquant des fourmis qui, pour la plupart, ont une transmission horizontale. Ces travaux s'appuient en grande partie sur des études de terrain, base indispensable à tout travail en écologie, en association avec des approches pluridisciplinaires intégrant écologie chimique, écologie comportementale et plus récemment écologie moléculaire. Ainsi, l'ensemble de ces approches doit plutôt être considéré comme l'utilisation d'outils permettant une compréhension la plus globale possible de l'origine, du fonctionnement et de la persistance des interactions.

III.2 Interactions plantes fourmis

Comme mentionné précédemment, la radiation des fourmis qui s'est produite de façon concomitante de celle des plantes à fleurs aboutit aujourd'hui à une très importante diversité d'interactions, essentiellement mutualistes, entre ces organismes. En effet, à l'exception des prédateurs de graines ou du feuillage des plantes, la très grande majorité des relations entre fourmis et plantes sont globalement à bénéfices réciproques (Beattie 1985, Beattie & Hughes 2002). Il n'en demeure pas moins que les fourmis prédatrices de végétaux peuvent avoir un impact profond voire majeur sur les écosystèmes. A titre d'exemple, les fourmis

champignonnistes sont les principaux défoliateurs et phytophages d'Amérique tropicale (Cherrett 1986). Les fourmis granivores, dominantes dans de nombreuses régions désertiques, peuvent quant à elles consommer jusqu'à 95% des graines produites annuellement (MacMahon et al. 2000).

Je ne traiterai cependant ici que des interactions mutualistes dont l'étude a représenté jusqu'à aujourd'hui une grande partie de mes travaux de recherches. Les mutualismes entre plantes et fourmis présentent une similitude globale dans la nature des interactions. Ils sont dans leur grande majorité basés sur la protection indirecte apportée par les fourmis via leurs comportements prédateurs en échange de récompenses alimentaires et/ou de sites de nidification (Heil & McKey 2003). Cette unité des patrons d'interactions, associée au fait que des relations se situent le long d'un continuum allant d'associations diffuses et opportunistes jusqu'à des associations strictes et obligatoires, font de ces interactions entre plantes et fourmis des modèles d'études intéressants de l'origine et de l'évolution des mutualismes, ainsi que de la coévolution.

III.2.1 Interactions facultatives

Les interactions opportunistes et facultatives se situent à la base du continuum d'interactions entre plantes et fourmis. Elles concernent une grande diversité d'acteurs que se soit du côté des plantes ou des fourmis. Deux traits principaux largement répandus chez les végétaux structurent ces interactions : la production de nectar extrafloral et la production de corpuscules nourriciers attachés aux graines. Ces types d'interactions ont fait l'objet de nombreux travaux dont l'objectif était de démontrer ou non, dans différents systèmes particuliers, l'existence de bénéfices réciproques (voir les synthèses de Beattie & Hughes 2002, Heil & McKey 2003, Bronstein et al. 2006).

III.2.1.1 Nectaires extrafloraux et dispersion des graines

Plus de 3 000 espèces de plantes produisent des graines pourvues d'élaïosomes. Ces corps nourriciers sont attractifs pour les fourmis qui vont les consommer après avoir transporté l'ensemble jusqu'à leur nid. La production d'élaïosomes induit donc à la fois une dispersion des graines, et aussi leur stockage dans des lieux propices à leur germination et protégés des prédateurs (Willson & Traveset 2000, Edwards et al. 2006).

Les nectaires extrafloraux ont été recensés dans 332 genres appartenant à 93 familles actuelles d'angiospermes, ainsi que chez 11 genres de fougères (Beattie & Hughes 2002, Diaz-Castelazo et al. 2004, Rudgers & Gardener 2004). Ces structures, localisées au niveau des feuilles, des branches ou des parties externes des fleurs, produisent un nectar sucré qui peut également contenir des acides aminés ou des lipides. Les plantes possédant de telles structures vont ainsi attirer tout un cortège d'espèces de fourmis dont la présence induit une réduction de l'intensité des défoliations par les insectes phytophages (Oliveira 1997, Oliveira et al. 1999, Ness 2003, Vesprini et al. 2003). Cependant ce bénéfice pour les plantes n'a pas toujours pu être confirmé et certains travaux ont montrés que l'exclusion des fourmis n'aboutissait pas forcément à une augmentation de la défoliation (Rashbrook et al. 1991,

Mody & Linsenmair 2004). Les variations inhérentes aux caractères facultatif et opportuniste de ces interactions pourraient expliquer en partie ces résultats.

Si d'un point de vue global, ces interactions apparaissent effectivement très généralistes et variables, il semble néanmoins que certaines associations préférentielles existent. Ainsi, nous avons montré qu'en Guyane les cortèges de fourmis associées à trois espèces de plantes sympatriques possédant des nectaires extrafloraux variaient suivant les plantes (Figure 1, Hossaert-McKey et al. 2001^{P9,*}). De plus, pour chacune des plantes, les cortèges de fourmis associées variaient entre le jour et la nuit. Ces résultats démontrent que même dans ces associations opportunistes, des spécificités peuvent apparaître. Elles sont dues aux actions conjuguées de l'attractivité des plantes (qualité et quantité de nectar produit), de la compétition interspécifique entre fourmis pour l'occupation de ces plantes et des rythmes d'activité de ces fourmis (Apple & Feener 2001). Il demeure néanmoins que ces plantes sont plus ou moins constamment patrouillées par les fourmis et bénéficient d'une protection efficace comme cela a été expérimentalement démontré pour l'une d'entre elles, *Passiflora glandulosa* (Labeyrie et al. 2001^{P13}).

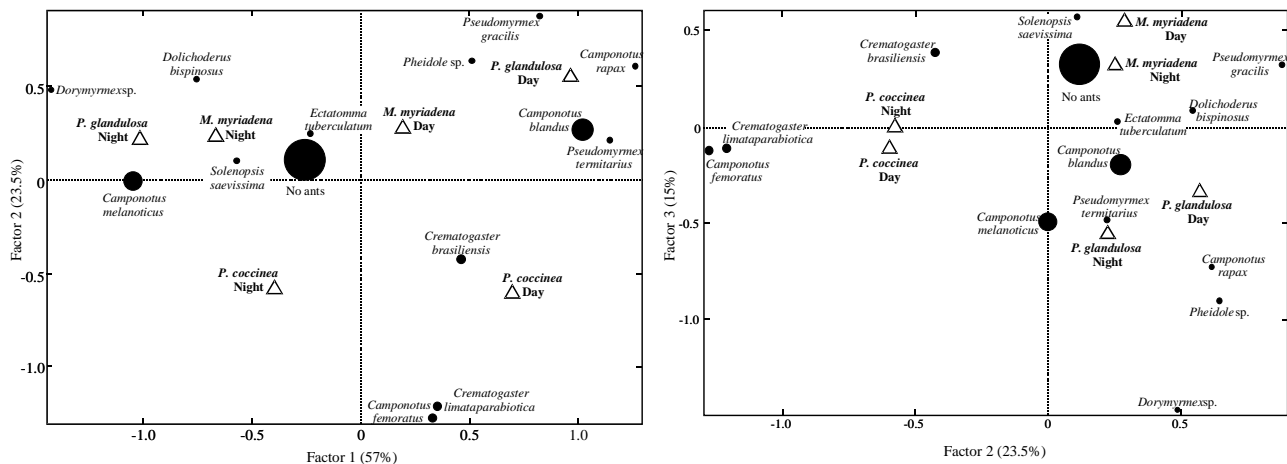


Figure 1. Analyse factorielle des correspondances de la distribution des 13 espèces de fourmis les plus fréquentes en fonction des espèces de plantes et du jour ou de la nuit. Les trois premiers axes contribuent à expliquer 95.8% de la variance (57.3% pour le 1^{er} axe, 23.5% pour le 2^{ème} et 15% pour le 3^{ème}). Les diamètres des points représentant les espèces de fourmis sont proportionnels à leurs poids, c'est-à-dire à l'occurrence de l'espèce sur les 3914 rameaux recensés.

Par ailleurs, ces associations préférentielles peuvent être vues également comme des prémices de spécialisations et d'adaptations locales des partenaires. En effet, si certaines préadaptations des plantes et des fourmis ont pu favoriser l'émergence de ces associations, les avantages réciproques procurés aux deux partenaires ont sûrement par la suite ouvert la voie à la coévolution. Les interactions entre plantes possédant des nectaires extrafloraux et les fourmis ont fait l'objet de très nombreux travaux qui, dans leur ensemble ont montré des degrés d'asymétrie dans les interactions (Guimarães et al. 2006). Comme dans les systèmes mutualistes plantes/pollinisateurs, il existe en effet des degrés d'emboitements (nestedness) conduisant à une organisation asymétrique des réseaux d'interactions. Ces réseaux sont



Figure 2. Jeune plant (A) et individu mature (B) de *Philodendron insigne* dans le sous-bois des forêts de Guyane. A noter le sol suspendu accumulé par l'individu mature et qui constitue un site de nidification favorable pour les fourmis.

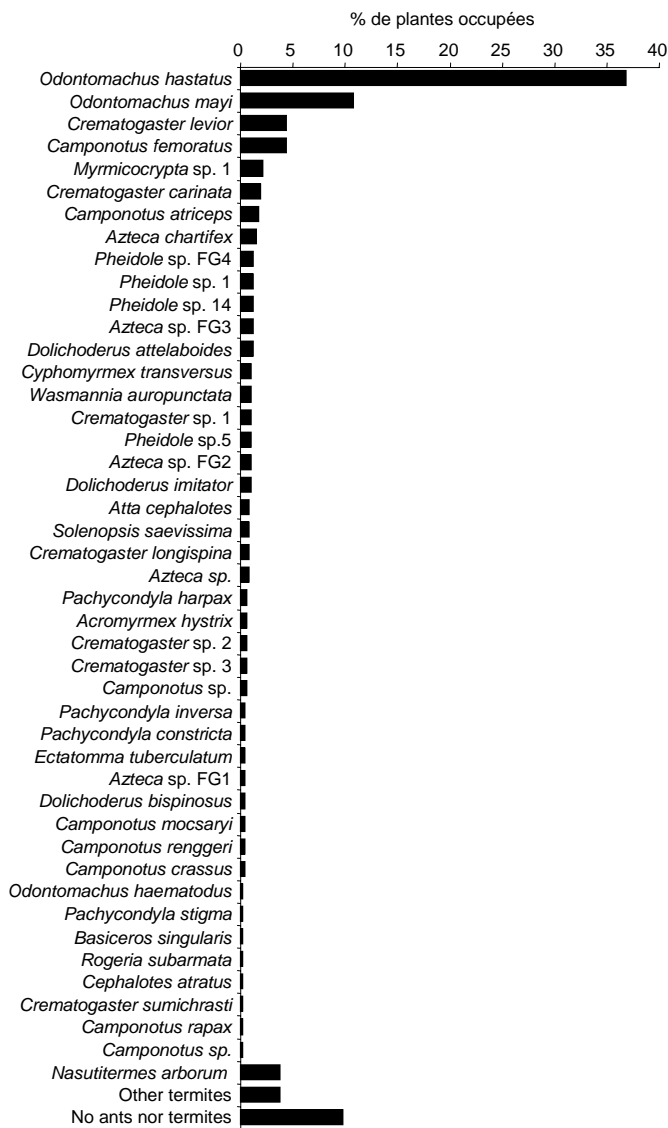


Figure 3. Pourcentages de *Philodendron insigne* occupés par les différentes espèces de fourmis et termites recensés (N = 481 plantes).

caractérisés par un ensemble d'espèces généralistes (de fourmis et de plantes) qui interagissent entre elles, auquel s'ajoutent des espèces spécialistes qui interagissent seulement avec certains généralistes (Bascompte et al. 2003). Cependant aucune compartimentation n'existe dans ces réseaux, c'est-à-dire qu'aucune espèce spécialiste ne va interagir uniquement avec un autre spécialiste. Ces réseaux emboîtés peuvent être perçus comme la résultante de processus coévolutifs simples tels que la convergence ou la complémentarité des traits d'histoire de vie (Thompson 2005).

III.2.1.2 Epiphytes

Les interactions entre plantes possédant des nectaires extrafloraux et les fourmis ne sont pas les seuls exemples de réseaux d'interactions mutualistes présentant des asymétries. Dans la diversité des relations entre plantes et fourmis, la compartimentation n'est pas une règle d'or. Cette dernière n'existe que dans les associations les plus spécialisées comme nous le verrons plus tard. Hormis ces cas extrêmes du continuum, la plupart des interactions plantes/fourmis ont un caractère plurispécifique nettement marqué. C'est ainsi le cas de beaucoup d'épiphytes des forêts tropicales. Ces plantes représentent environ 10% des plantes vasculaires et nombre d'entre elles ont des interactions avec les fourmis (Longino 1986, Davidson & Epstein 1989, Dejean & Olmsted 1997, Blüthgen et al. 2000, 2001, Stuntz et al. 2002). Mis à part le fait que certaines espèces possèdent des nectaires extrafloraux, la majorité de leurs interactions avec les fourmis provient des sites de nidifications qu'offrent leurs réseaux racinaires (Fisher & Zimmerman 1988, Peakall 1994, Koptur et al. 1998). C'est le cas de *Philodendron insigne*, un épiphyte fréquent en Guyane française le long des ruisseaux. Ses feuilles disposées en rosette permettent l'accumulation des feuilles mortes tombant de la canopée dont la dégradation va engendrer la formation d'un sol suspendu colonisé par les racines et favorable à l'installation des fourmis (Figure 2). En conséquence, le réseau racinaire des jeunes plantes ne va être que très rarement colonisé par les fourmis (seules 3% des plantes) alors que 90% des plantes matures (i.e., en âge de se reproduire) le sont (Gibernau et al. 2007^{P29,*}). Compte tenu de la rareté des sites de nidification favorables dans le milieu arboricole, la compétition pour l'occupation de telles structures est importante, notamment chez les fourmis qui ne construisent pas leurs propres nids. *Philodendron insigne* va ainsi être associé à une diversité importante de fourmis (44 espèces recensées) dont une majorité d'espèces arboricoles, mais aussi une fraction non négligeable d'espèces connues pour habiter essentiellement au sol. Dans cette diversité se retrouvent des espèces généralistes et opportunistes nidifiant également dans toute autre structure favorable, mais aussi au moins une espèce spécialiste, *Odontomachus hastatus* (Figure 3). En effet, cette espèce est non seulement la plus fréquente, mais en plus 94.4% des colonies rencontrées dans la zone d'étude étaient associées à *P. insigne*. A de rares occasions, des colonies ont été trouvées en association avec d'autres épiphytes ou alors dans la litière accumulées par certains palmiers.

Ces résultats démontrent l'existence, au moins à un niveau local, d'un stade intermédiaire d'association entre des interactions diffuses et spécifiques. Le cas de *P. insigne* et *O. hastatus* apporte des éléments en faveur du lien pouvant exister entre la théorie de la mosaïque géographique et celle des réseaux complexes (Bascompte & Jordano 2006). Par le jeu

Encadré 1. Étapes de l'élaboration des jardins de fourmis.

L'élaboration d'un jardin de fourmis requiert trois éléments indispensables. Les fourmis doivent tout d'abord être capables de construire un nid en carton à partir de fibres végétales et d'humus en dehors de toute structure préétablie. L'initiation du jardin doit aussi être suivie par l'incorporation au carton du nid de graines des épiphytes constitutifs des jardins. Ces graines sont récoltées par les ouvrières fourrageuses et ramenées au nid où la partie nutritive est

consommée alors que la graine elle-même est intégrée aux parois du nid (Orivel et al. 1998^{P2}). Les graines vont par la suite germer et les plantules vont se développer pour former un jardin suspendu. Les racines des plantes colonisent le nid en carton en rigidifiant ainsi la structure et les fourmis continuent à habiter cette partie du jardin.

1- Construction d'un nid en carton



2- Intégration et germination des graines des épiphytes



3- Développement des épiphytes



d'adaptations locales émergent, au sein d'une communauté d'espèces en interactions, des patrons d'associations spécifiques pouvant en dernier lieu aboutir à une compartimentation (Bascompte & Jordano 2006). L'exemple le plus parlant dans les interactions plantes/fourmis en est probablement le cas de jardins de fourmis.

III.3.1 Interactions obligatoires

III.3.1.1 Jardins de fourmis

Les jardins de fourmis peuvent être rapidement définis comme des agrégats d'épiphytes assemblés par les fourmis. Ils constituent un mode de nidification particulier, considéré comme l'une des associations les plus complexes existant entre les fourmis et les plantes (Buckley 1982, Kleinfeldt 1986). Cette notion de complexité provient de la nature plurispécifique mais aussi spécialisée de l'association. Ainsi, plusieurs espèces de fourmis peuvent être associées à plusieurs espèces d'épiphytes, chacune d'entre elle (fourmis et plantes) ne se retrouvant pas ailleurs. Un autre fait ajoutant à la complexité de ces systèmes réside dans les associations particulières, appelées parabioses, entre espèces de fourmis au sein d'un même jardin (Forel 1898, Mann 1912, Weber 1943). Des parabioses résultent des colonies mixtes naturelles entre deux espèces de fourmis qui vont partager le même nid tout en élevant chacune séparément leur couvain et en conservant leur propre profil de substances cuticulaires (Orivel et al. 1997^{P1}, Errard et al. 2003). Ces colonies mixtes sont aussi le seul exemple connu d'associations mutualistes entre deux espèces de fourmis. En effet, dans les associations entre *Camponotus femoratus* et *Crematogaster levior*, très fréquentes dans les jardins de fourmis néotropicaux, il existe un compromis entre les coûts et bénéfices de chacune des espèces, aboutissant à des avantages réciproques (Vantaux et al. 2007^{P28}). Si *Cr. levior* tire partie de la construction du nid et de l'agressivité par *Ca. femoratus*, cette dernière bénéficie des capacités de fourrageage des *Crematogaster* pour récupérer les proies découvertes grâce à sa supériorité compétitive durant les interactions. De plus, chacune des deux espèces participe à la protection des épiphytes, démontrant ainsi que les jardins de fourmis résultent d'un ensemble de mutualismes complexes.

Peu d'espèces de fourmis sont connues pour leur capacité à initier ces jardins, bien que de nombreuses puissent y être recensées (Kleinfeldt 1978, 1986, Davidson 1988, Kaufmann & Maschwitz 2006). L'association entre les espèces de fourmis initiatrices et les épiphytes dans les jardins est le résultat d'un mutualisme (Encadré 1). Les avantages de cette association sont clairs pour les épiphytes. Non seulement les épiphytes bénéficient de la dispersion des graines par les fourmis dans des lieux favorables pour leur germination et pour leur développement, mais encore ils profitent de la protection apportée par les fourmis contre les herbivores (Kleinfeldt 1986, Davidson & Epstein 1989, Vantaux et al. 2007^{P28}). Quant aux bénéfices pour les fourmis, ils semblent moins évidents. Le bénéfice principal serait plutôt de nature structurale (Yu 1994). En effet, les racines des épiphytes colonisent le carton du nid, et en rigidifient sa structure. De plus, elles absorbent l'eau provenant des précipitations et les feuilles forment une barrière physique plus ou moins efficace contre les fortes pluies. Finalement, certains épiphytes (Broméliacées) accumulent en permanence de l'eau dans le réservoir formé par leurs feuilles centrales, dont peuvent bénéficier les fourmis lors de la

saison sèche. En revanche, l'apport alimentaire aux fourmis par les épiphytes est considéré comme minime. Il est représenté par les élaïosomes des graines qui sont consommés avant que ces graines ne soient intégrées au carton du nid, et par les substances sucrées que produisent les nectaires extrafloraux de certains épiphytes des jardins.

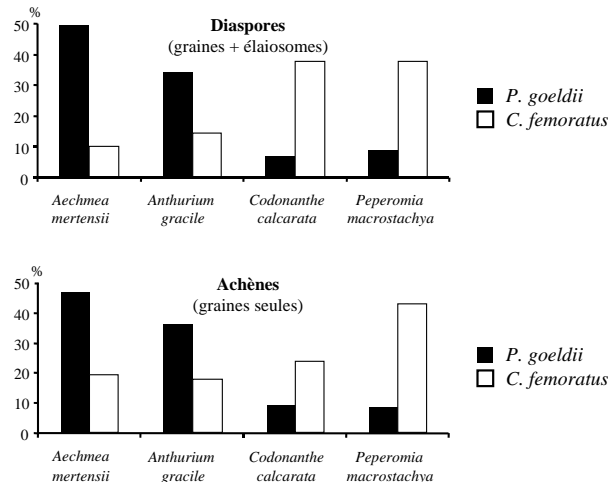


Figure 4. Première graine (diaspores ou achènes) transportée par *Pachycondyla goeldii* ou *Camponotus femoratus* lors de tests de choix entre les graines des quatre principales espèces d'épiphytes constituant les jardins de fourmis.

Bien que les fourmis initiatrices des jardins puissent être recensées en associations avec l'ensemble des espèces d'épiphytes constitutifs de ces jardins, il est néanmoins possible de déterminer l'existence d'associations préférentielles (Orivel & Dejean 1999^{P3,*}). Ainsi, la composition floristique des jardins varie en fonction de l'espèce de fourmi qui les construit. Ces associations préférentielles sont essentiellement dues à une sélection des graines des épiphytes par les fourmis initiatrices des jardins. Chacune des espèces de fourmis est préférentiellement attirée et transporte les graines des épiphytes avec lesquels elle est majoritairement associée dans les jardins matures (Figure 4). Par ailleurs, ces préférences ne sont pas dues à des facteurs alimentaires, mais plutôt aux substances présentes à la surface des graines. En effet, si l'élaïosome est toujours consommé avant que la graine ne soit intégrée au carton du nid, il n'apparaît pas pour autant indispensable à l'attraction des fourmis, mais plutôt comme un renforcement. Lorsque cet élaïosome est manuellement éliminé, les mêmes préférences subsistent et les distributions obtenues avec les achènes ne diffèrent pas de celles des diaspores (Orivel & Dejean 1999^{P3,*}). En résumé, l'ensemble des espèces en interactions dans les jardins de fourmis forment donc une communauté à part entière, représentant un compartiment de la communauté des espèces de fourmis arboricoles et d'épiphytes. Au sein de ce compartiment, il existe un certain degré d'emboîtement résultant d'associations préférentielles entre fourmis et épiphytes.

III.3.1.2 Myrmécophytes

A l'extrémité terminale du continuum d'interactions entre plantes et fourmis se situent les plantes dites myrmécophytes. Ces plantes sont pour la plupart associées à une ou quelques espèces de fourmis spécialistes et l'association est obligatoire pour la survie des partenaires (Yu & Davidson 1997, Alonso 1998, Gaume & McKey 1999, Murase et al. 2002, Djiéto-Lordon et al. 2004). La fidélité de ces interactions est favorisée par le logement et/ou la nourriture offerte par les plantes. En retour et comme dans la majorité des cas, les fourmis protègent leur hôte contre les défoliateurs et les compétiteurs et peuvent même l'approvisionner en éléments nutritifs. La spécificité et la fidélité de ces interactions est également le résultat de processus coévolutifs entre les partenaires aboutissant des spécialisations importantes. Ces spécialisations concernent à la fois la plante et la ou les fourmis associées (Bronstein et al. 2006).

Du côté des plantes, la production de logements pour les fourmis (domaties) est un caractère fondamental des espèces myrmécophytes. Ces domaties sont des structures creuses pouvant être localisées au niveau du tronc, du pétiole, des stipules ou du limbe des feuilles. De plus, la colonisation de certains myrmécophytes nécessitera un perçage de l'entrée des domaties de la part de fourmis (Brouat et al. 2001, Federle et al. 2001). Seules des zones particulières s'avèrent propice à cela et la forme de ces prostoma s'ajustent assez précisément à la taille des reines de fourmis qui les colonisent (Brouat et al. 2001). Mis à part les domaties, les espèces myrmécophytes peuvent également fournir des substances alimentaires à leurs fourmis associées. L'alimentation fournie couvre alors une partie ou la totalité des besoins de la colonie. De nombreuses espèces vont ainsi posséder des nectaires extrafloraux permettant de pourvoir les fourmis en sucres, mais certaines plantes myrmécophytes vont aussi produire des corps nourriciers riches en lipides, protéines et sucres (Heil et al. 1997, Fischer et al. 2002, Solano et al. 2005). Ces corps nourriciers peuvent en outre présenter certaines adaptations liées à leur consommation par des animaux et renfermer des quantités importantes de glycogène comme cela est le cas chez les *Cecropia* (Rickson 1971).

Du côté des fourmis, les caractères sujets à la spécialisation concernent principalement deux éléments majeurs dans la persistance des associations. Compte tenu du fait que ces mutualismes sont tous caractérisés par une transmission horizontale, impliquant une réassociation des partenaires à chaque génération, la reconnaissance des associés est cruciale pour la survie du mutualisme. Or, les plantes sont des organismes fixés et non mobiles, à l'inverse des reines fondatrices des fourmis. La reconnaissance de l'hôte est donc sous la dépendance d'une recherche active de la part des fourmis, ce qui ne signifie pas que la plante hôte ne joue aucun rôle dans ce processus car l'acquisition du 'bon' partenaire est cruciale pour sa survie. La forte compartimentation de ces systèmes suggère dans tous les cas le rôle clé d'indices de reconnaissance produits par les plantes et spécifiquement reconnus par leurs fourmis associées. Très peu de travaux ont été réalisés jusqu'à présent sur les facteurs orientant les reines fondatrices vers leurs plantes hôtes. Il semble néanmoins que la chimie soit prépondérante, comme dans beaucoup d'interactions chez les fourmis, et que des substances volatiles en soient responsables (Inui et al. 2001, Edwards et al. 2006).

Suite à la colonisation, la survie de l'association est dictée par la survie des partenaires. Comme nous l'avons vu précédemment, les fourmis peuvent bénéficier de nourriture fournie

par la plante. Elles n'en demeurent pas moins prédatrices et ce caractère plésiomorphe des fourmis procure un double avantage. D'une part et dans la majorité des cas, les proies capturées vont être consommées par la colonie, fournissant ainsi une source principale ou complémentaire d'azote. Toutes les proies ne sont pas forcément conservées et certaines, voire une grande partie, peuvent être rejetées de la plante après leur capture (Dejean et al. 2007^{P30}). D'autre part et comme dans les cas de mutualismes diffus, le principal bénéfice de l'association pour la plante réside dans la protection contre les insectes défoliateurs. En exerçant leurs capacités prédatrices sur le feuillage de leur plante hôte, ces fourmis contribuent ainsi à la protection de cet hôte (et donc de leur site de nidification) et à subvenir à leur besoins alimentaires. Ces comportements prédateurs ne sont pas le résultat de spécialisations de la part des fourmis, mais des traits particuliers dérivés de ces comportements peuvent l'être. En effet, la plupart des fourmis habitant les myrmécophytes, en tout cas toutes celles étudiées jusqu'alors, reconnaissent et répondent aux blessures de leurs plantes hôtes suite à la consommation des feuilles par les défoliateurs (Agrawal 1998, Agrawal & Dubin-Thaler 1999, Lapola et al. 2003, Romero & Izzo 2004). Ces blessures vont induire l'émission de composés volatils ou de sève et entraîner le recrutement de fourmis au niveau de la zone endommagée. Cette défense induite vient en complément de la défense constitutive exercée par les fourmis. En effet, même en l'absence de dommages, les patrouilles d'ouvrières sont constantes et varient en fonction de la vulnérabilité des organes (Gaume & McKey 1999, Debout et al. 2005). Les organes les plus vulnérables, c'est-à-dire les jeunes feuilles, sont les plus patrouillées, alors que les feuilles plus anciennes et moins appétantes sont visitées avec une intensité moindre.

Si les mutualismes stricts et spécifiques entre plantes et fourmis apparaissent comme des modèles particulièrement intéressants pour l'étude des processus de la coévolution, ils le sont d'autant plus à la vue de l'ubiquité de la tricherie dans ces systèmes (Bronstein 2001, Yu 2001, Bronstein et al. 2006). Cette tricherie est l'apanage exclusif des fourmis, partenaires mobiles de l'interaction, donc capables de faire des choix et d'abandonner une relation non-fructueuse. L'omniprésence de la tricherie est favorisée par le mode de transmission horizontale des associations. En effet, un tel mode de transmission pour lequel les acteurs se reproduisent indépendamment, rend possible l'exploitation voire l'invasion du mutualisme par des parasites et des tricheurs. La tricherie peut se manifester comme l'ont défini Bronstein et al. (2006) par des "tricheurs externes" ou bien des "tricheurs internes". Les tricheurs externes représentent des espèces parasites capables de bénéficier du service offert par la plante (logement et/ou nourriture) sans réciprocité, c'est-à-dire sans exercer de protection efficace de leur hôte. Les exemples de tricheurs externes sont nombreux et ne concernent pas seulement des fourmis, mais tout insecte capable de loger et/ou de se nourrir sur la plante (Janzen 1975, Heil & McKey 2003). La persistance des mutualismes implique donc l'existence de filtres permettant aux plantes de sélectionner les mutualistes parmi la communauté de fourmis. Ces filtres peuvent être physique (prostoma du diamètre des reines de fourmis, cires cuticulaires sur lesquelles seules les fourmis mutualistes peuvent se déplacer, Federle et al. 1997, Brouat & McKey 2001), chimiques (substances attractives spécifiquement reconnues par les reines fondatrices, Inui et al. 2001, Edwards et al. 2006) ou bien encore alimentaires (Yu & Davidson 1997, Heil et al. 2005).

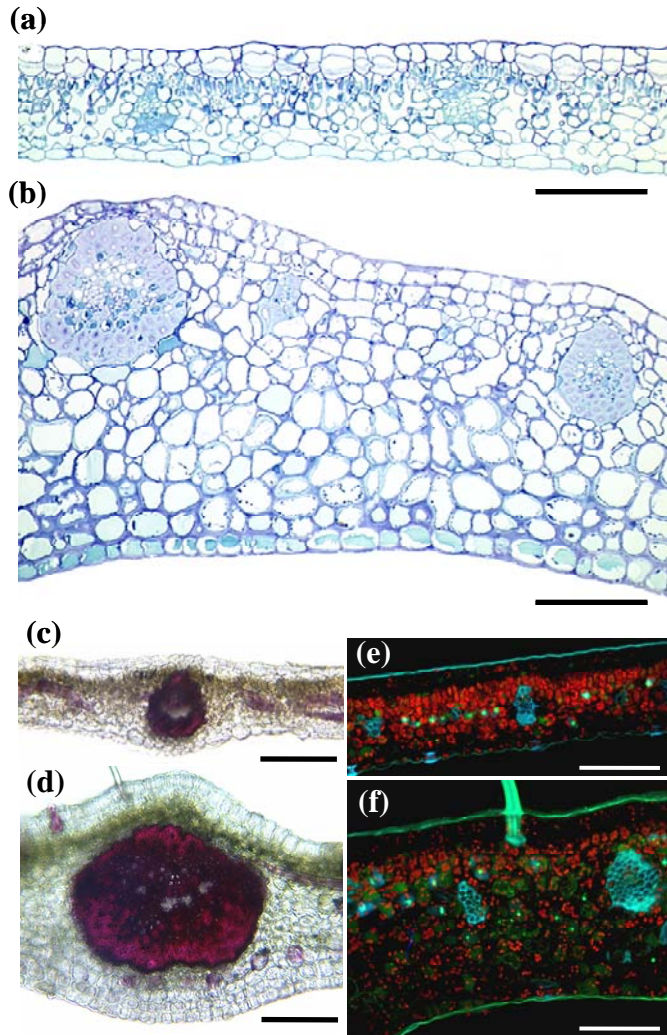
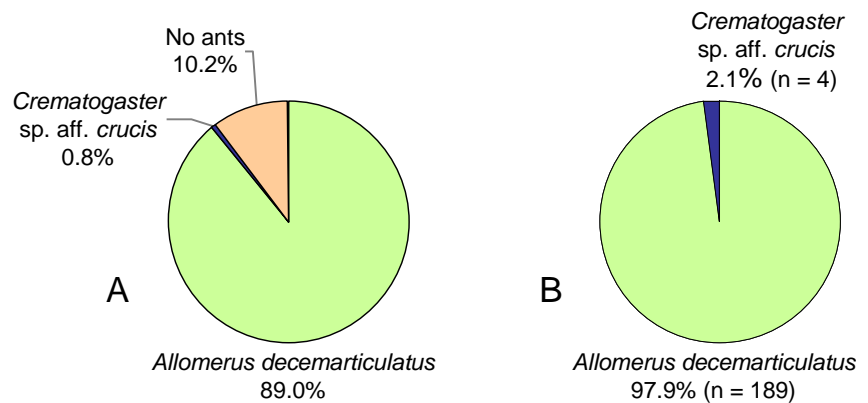


Figure 5. (a-b) Coupes transversales (1- μm) du limbe (a) et d'une domatie d'*Hirtella physophora* (b). (c-d) Coupes transversales (50- μm) du limbe (c) et d'une domatie (d) avec une coloration au phloroglucinol montrant la distribution de la lignine dans les fibres sclérenchymateuses autour des vaisseaux. (e-f) Coupes transversales (50- μm) du limbe (e) et d'une domatie (f) observées au microscope confocal permettant de mettre en évidence la distribution des chloroplastes (en rouge). Echelle = 100 μm .

Figure 6. Espèces de fourmis associées à *Hirtella physophora* en Guyane française (N = 374 plantes) (A) et recolonisation par des reines fondatrices après exclusion des colonies associées (N = 44 plantes).



Les tricheurs internes quant à eux proviennent d'espèces mutualistes ayant développé des comportements leur permettant de maximiser leurs bénéfices au détriment de leur hôte. Tout en apportant une protection efficace de leur hôte, ces fourmis vont avoir un effet négatif sur la reproduction de leur plante hôte et en détruire les boutons floraux. A l'heure actuelle quatre exemple de tels comportements existent dans différentes associations (Yu & Pierce 1998, Stanton et al. 1999, Izzo & Vasconcelos 2002, Gaume et al. 2005). Il est couramment admis, bien que cela n'ait pas été démontré expérimentalement, que de tels comportements permettent aux fourmis de forcer l'hôte à investir dans une croissance végétative (production de nouvelles domaties) plutôt que dans sa propre reproduction. Par la production de nouvelles domaties la colonie de fourmis bénéficie alors d'un volume de logement plus important pour son propre développement. Cependant, de tels comportements, s'ils s'avèrent systématiques et s'ils affectent la totalité ou la majorité des fleurs produites, ne peuvent que conduire à la disparition de l'association. Il apparaît néanmoins que dans trois des quatre systèmes cités précédemment, la survie est rendue possible par la colonisation d'au moins une fraction des plantes par d'autres espèces de fourmis non castratrices (Yu & Pierce 1998, Stanton et al. 1999, Gaume et al. 2005). Dans le dernier cas, il n'y a qu'un seul associé, mais la plante a développé la capacité de perdre les domaties localisées au niveau des anciennes feuilles. Les fleurs et fruits se développent alors sur cette partie de la plante qui n'est plus habitée par les fourmis (Izzo & Vasconcelos 2002).

III.3.1.3 Le cas d'*Hirtella physophora*

Depuis plusieurs années, nous nous intéressons à l'étude d'*Hirtella physophora*, un arbuste myrmécophyte du sous bois des forêts de Guyane. Il s'agit d'une espèce de la famille des Chrysobalanaceae qui comprend aussi d'autres représentants myrmécophytes au sein du même genre ou dans d'autres genres. Les domaties sont des poches foliaires issues de l'enroulement du limbe. Des travaux récents nous ont par ailleurs permis de démontrer que ces domaties ne sont pas seulement des enroulements des tissus du limbe, mais que des changements profonds morphologiques et anatomiques en relation avec l'association avec des fourmis ont eu lieu (Leroy et al. soumis¹). Les domaties diffèrent en effet du limbe des feuilles par plusieurs caractères. Tout d'abord, les nectaires, présent à la fois à l'intérieur des domaties et sur la face inférieur du limbe, sont trois fois plus gros dans les domaties. L'intérieur des domaties présente aussi une densité beaucoup plus faible de stomates, ces derniers étant alors plus gros que ceux du limbe. Enfin, le tissu des domaties est significativement plus épais et possède de nombreuses fibres sclérenchymateuses lignifiées. Il est aussi dépourvu de parenchymes palissadique et spongieux et les chloroplastes y sont nettement moins nombreux que dans le limbe (Figure 5). Une telle spécialisation n'avait jamais été démontrée chez des plantes myrmécophytes, à fortiori chez une espèce possédant des domaties secondaires (qui ne dérivent pas de structures creuses préexistantes comme pour les domaties primaires, Benson 1985). Cette spécialisation est sans nul doute le résultat d'un processus coévolutif de

¹ Leroy C, Jauneau A, Quilichini A, Dejean, A & Orivel J. Morphological and anatomical specializations of foliar ant-domatia: evidence from *Hirtella physophora* (Chrysobalanaceae). *Annals of Botany*.

l'association avec les fourmis ayant abouti à des changements évolutifs et à l'établissement de structures adaptées aux partenaires du mutualisme.

Chez *H. physophora*, les partenaires du mutualisme sont quasi-exclusivement des fourmis de l'espèce *Allomerus decemarticulatus*. Les recensements ont en effet montré que seule une infime fraction des plantes habitées l'était par une autre espèce qu'*A. decemarticulatus*. De plus, l'exclusion des colonies résidentes sans causer de dommages aux plantes et la recolonisation de ces plantes par des reines fondatrices ont mis en évidence le même patron d'association (Figure 6; Grangier et al., in prep.²). Par conséquent, l'association *H. physophora* - *A. decemarticulatus* est une association très spécifique qui diffère de la plupart des interactions myrmécophytes/fourmis par l'absence de compétition interspécifique entre fourmis pour l'occupation de la plante hôte (Davidson et al. 1989, Stanton et al. 2002, Palmer et al. 2003). Cette très forte spécificité est sûrement la résultante de filtres sélectifs dont la nature reste encore à préciser (Thèse de J. Grangier). Les trichomes présent en densité importante à l'entrée des domaties et orientés vers l'extérieur ne semblent pas jouer le rôle de barrière physique. En effet, même si ces trichomes sont coupés par les reines fondatrices d'*A. decemarticulatus* (Figure 7), leur absence au niveau des domaties précédemment occupées n'induit pas la colonisation de ces dernières par d'autres espèces.

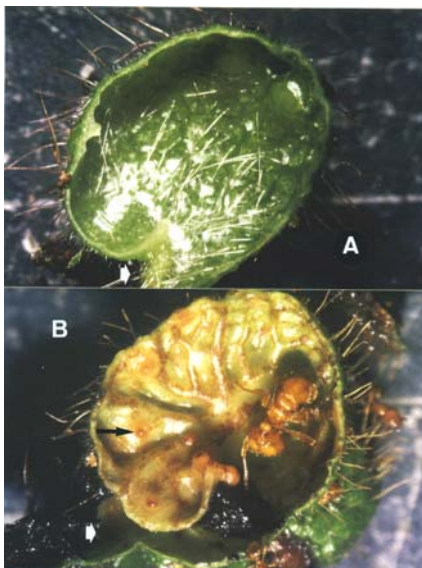


Figure 7. **A.** Coupe transversale d'une domatie inoccupée d'*Hirtella physophora* montrant les nombreux trichomes dont certains sont orientés vers l'extérieur à l'entrée. **B.** Coupe transversale d'une domatie colonisée par une reine d'*Allomerus decemarticulatus*, cette dernière ayant coupé les trichomes pour constituer un bouchon à l'entrée. A noter la présence de nectaires extrafloraux à l'intérieur de la domatie (flèche noire). Photographies P.J. Solano.

La sélection semble plutôt s'opérer via une reconnaissance à distance de leur hôte par les reines d'*A. decemarticulatus*. Des tests de choix entre différentes plantes myrmécophytes ou non et sympatriques d'*H. physophora* montre en effet que les reines choisissent toujours préférentiellement et à distance leur plante hôte (Figure 8). Une absence de préférence dans les choix est uniquement notée lorsque les reines sont confrontées à deux plantes qui ne sont pas leur hôte habituel. La nature de molécules responsables de cette attraction reste encore à

² Grangier J, Dejean A, Solano PJ, Orivel J. Mechanisms driving the specificity of a myrmecophyte-ant association.

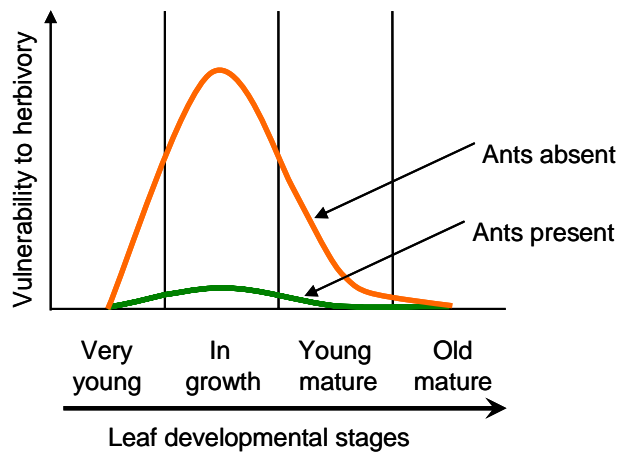


Figure 9. Vulnérabilité à la défoliation des feuilles d'*Hirtella physophora* en fonction leur stade de développement et de la présence ou non des fourmis.

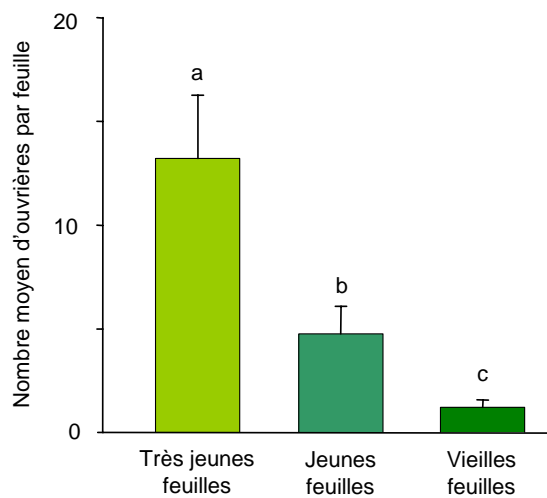
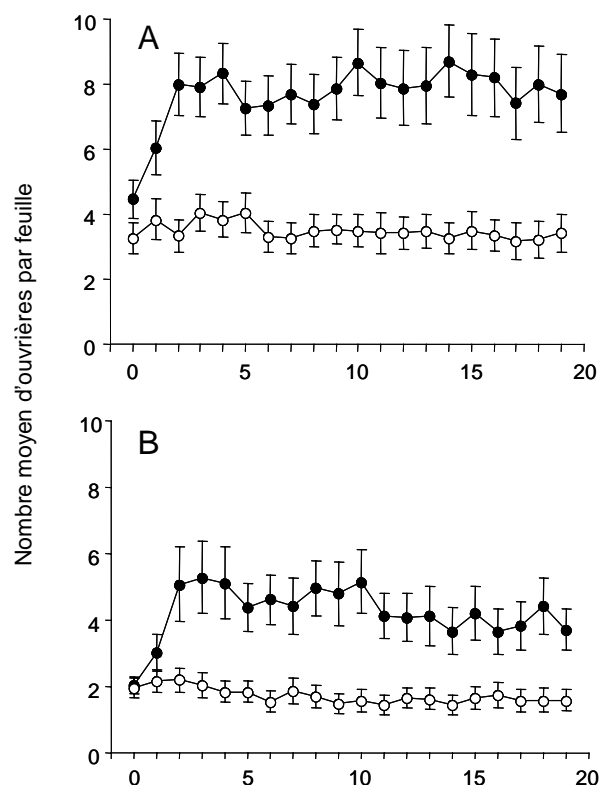


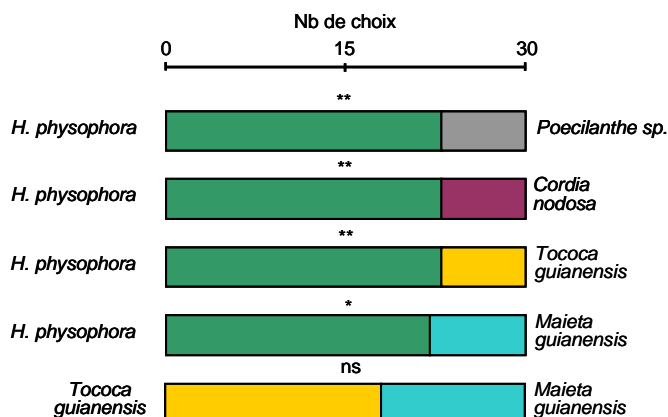
Figure 10. Comparaison du nombre moyen d'ouvrières d'*Allomerus decemarticulatus* patrouillant sur les feuilles d'*Hirtella physophora* en fonction de l'âge de ces feuilles.

Figure 11. Comparaison du nombre moyen d'ouvrières patrouillant sur les jeunes feuilles (A) et les vieilles feuilles (B) en fonction du temps après blessures (cercles noirs) ou non (cercles blancs).



déterminer, mais le méthyl-salicylate, molécule responsable de nombreuses interactions plantes insectes pourrait y être impliqué.

Figure 8. Résultats de tests de choix à distance effectués sur des reines d'*Allomerus decemarticulatus* confrontées à deux plantes myrmécophytes ou non (N = 30 réplicats pour chaque couple de plantes testées).



Dans cette association et comme dans toute association myrmécophyte/fourmis, les bénéfiques principaux pour les fourmis résident dans la fourniture de logement et d'une partie de la nourriture via les nectaires extrafloraux. Ces derniers sont présents à la fois sous le limbe des feuilles, mais aussi à l'intérieur des domaties (Figure 7). Ceci permet d'assurer aux reines fondatrices un approvisionnement constant en substances sucrées durant la fondation, phase critique de l'établissement des colonies. Pour les plantes, et de façon habituelle aussi, le bénéfice provient de la protection apportée par les fourmis résidentes contre les insectes défoliateurs. En termes de protection constitutive, les patrouilles continues sur le feuillage permettent de réduire l'impact des défoliations. Cependant cet effet bénéfique ne se manifeste pas à court terme (quelques semaines), mais seulement à plus long terme (quelques mois). Cette singularité tient dans le fait que les jeunes feuilles qui se développent après la suppression des fourmis de leur plante sont la cible principale et quasi-exclusive des défoliateurs (Figure 9, Grangier et al., soumis³). Cependant, les très jeunes feuilles ne sont jamais non plus les cibles d'attaques de défoliateurs et seules les jeunes feuilles en développement ou déjà développées sont consommées. Ceci peut sembler plutôt paradoxal si l'on s'intéresse à l'intensité des patrouilles des fourmis lorsque ces dernières sont présentes sur leur plante hôte. En effet, d'après la théorie de la défense optimale, l'investissement dans la défense devrait être proportionnel à la vulnérabilité et à la valeur des organes (McKey 1974). Or les très jeunes feuilles, organes peu vulnérables à la défoliation d'après les résultats présentés ci-dessus sont néanmoins ceux significativement les plus patrouillés (Figure 10). Les raisons de ce paradoxe pourraient provenir de façon non exclusive soit de la production de nectar (déjà en activité au niveau des très jeunes feuilles), soit de molécules émises par les jeunes feuilles qui attireraient les fourmis sur ces organes. Ces molécules seraient alors émises par les très jeunes feuilles même si celles-ci ne sont pas vulnérables sans que cela soit coûteux pour la plante. La vérification de ces hypothèses nécessitera cependant des travaux futurs.

³ Grangier J, Dejean A, Malé PJ, Orivel J. Biotic defense in a highly specific ant-plant mutualism. *Naturwissenschaften*.

Figure 12. Relation entre la taille des colonies d'*Allomerus decemarticulatus* et l'espace offert par *Hirtella physophora*. Ce dernier est estimé par le nombre de domaties ($r^2=0,83$, $y=31,042x+13,729$)

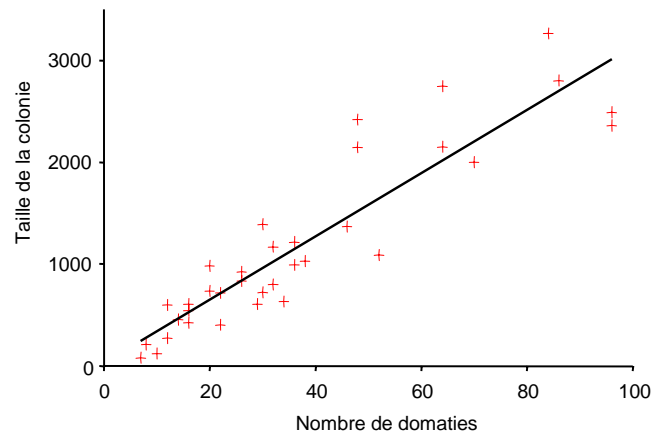
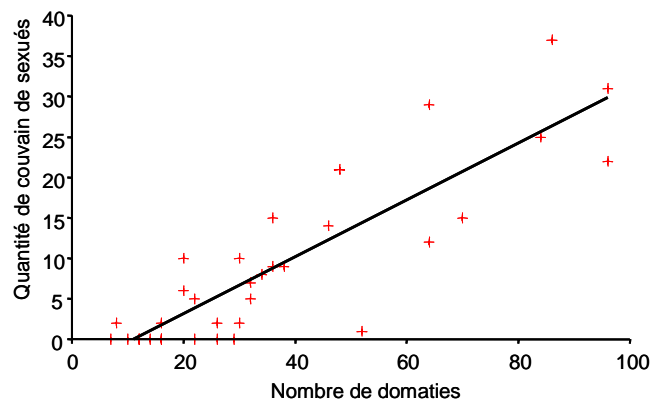


Figure 13. Relation entre la quantité de couvain de sexués et le nombre de domaties ($r^2=0,7437$, $n=35$, $P<0,001$)



Outre les défenses constitutives, *H. physophora* bénéficie également d'une défense biotique induite de la part des fourmis. En effet, les blessures induites au niveau des feuilles entraînent un recrutement significatif d'ouvrières sur ces feuilles blessées et ce quelque soit le stade de développement. Ainsi, les blessures de jeunes comme des vieilles feuilles provoquent un afflux d'ouvrières plus important que sur des feuilles témoins. Seul le niveau de base des patrouilles sur les feuilles diffèrent entre jeunes et vieilles, indice supplémentaire de la différence dans la défense biotique constitutive entre ces organes (Figure 11, Grangier et al., soumis⁴). Les ouvrières d'*A. decemarticulatus* sont donc capables de répondre aux dommages subis par leur hôte et d'assurer une protection efficace contre les défoliateurs à l'instar d'autres espèces inféodées à certains myrmécophytes (Agrawal 1998, Agrawal & Dubin-Thaler 1999, Lapola et al. 2003, Romero & Izzo 2004).

Si tout semble apparaître pour le mieux dans le meilleur des mondes au sein de cette association, la tricherie n'en est pas pour le moins absente. A l'instar des autres espèces d'*Allomerus* déjà étudiée jusqu'à présent, *A. decemarticulatus* affecte négativement la reproduction de sa plante hôte (Yu & Pierce 1998, Izzo & Vasconcelos 2002). En effet, même si la floraison existe en présence des fourmis et qu'au moins une partie des plantes fructifie, la suppression des fourmis induit une augmentation significative de l'intensité de la floraison à court terme, sans que la croissance en soit affectée par la défoliation (Tableau 2).

Tableau 2. Production de nouvelles feuilles et floraison à court terme (2 mois) d'*Hirtella physophora* suite à l'exclusion ou non des fourmis (N = 25 plantes pour chaque traitement).

	Nb moyen de nouvelles feuilles/plante	Nb total de fleurs
Fourmis exclues	1.04 ± 0.93	62
Témoins	1 ± 0.88	14
	NS	P = 0.001

Ces cas de castration trouvent une explication quant à leur origine et leur sélection dans la transmission horizontale de l'association. Par ce mode de transmission, aucun des partenaires n'a d'intérêt à court terme dans la reproduction de son associé (Wilkinson 2001). Ces stratégies égoïstes sont ainsi censées maximiser la croissance et donc la reproduction des colonies de fourmis en forçant la plante à investir dans une croissance végétative. Or si ceci peut s'avérer effectivement bénéfique à court terme pour la colonie résidante, à plus long terme ces comportements peuvent aussi conduire à la disparition du mutualisme. Dans tous les cas étudiés, la persistance des populations de myrmécophytes et donc de fourmis est permise par la colonisation d'une partie des plantes par des espèces non castratrices ou par une stratégie de réponse de la plante (Yu & Pierce 1998, Stanton et al. 1999, Izzo & Vasconcelos 2002, Gaume et al. 2005). Dans le cas d'*H. physophora*, aucune de ces stratégies n'existe.

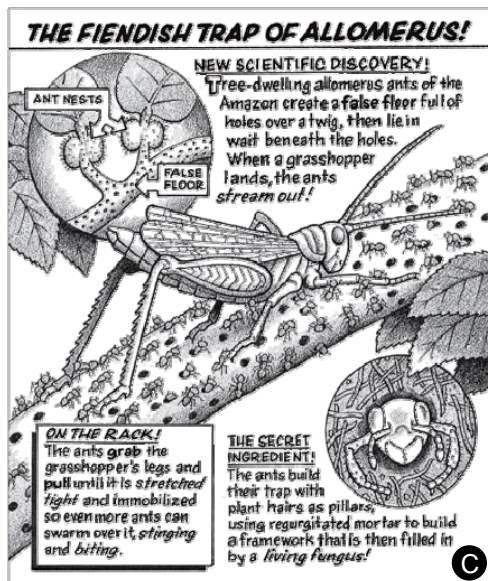
⁴ Grangier J, Dejean A, Malé PJ, Orivel J. Biotic defense in a highly specific ant-plant mutualism. Naturwissenschaften.

Encadré 2. Construction et utilisation du piège par *Allomerus decemarticulatus*



A. Piège construit par les ouvrières d'*Allomerus decemarticulatus* sous les tiges de leur plante.

B. Photographie en microscopie électronique à balayage du piège montrant la structure de ce dernier avec l'utilisation de trichomes de la plante et de mycélium du champignon, ainsi que des ouvrières postées à l'affût au niveau des trous.



C. Illustration schématique du piège et de son fonctionnement (d'après le New York Times du 25/04/2005).

D et E. Exemple de proies capturées dans des conditions naturelles par *A. decemarticulatus* grâce au piège.

Pour construire leur piège, les fourmis commencent par couper une partie des poils sur la face inférieure des tiges, dégageant ainsi une allée. Ces poils coupés, enchevêtrés les uns aux autres, servent de trame à la construction de la galerie dont les piliers vont être formés par les poils que les fourmis n'ont pas enlevés. A cette base vont être intégrés des débris de matière organique, ainsi que le mycélium qui commence à se développer au niveau des trous puis gagne l'ensemble du piège pour finalement former une sorte de galerie percée. Les fourmis se postent alors à l'affût dans la galerie au niveau des trous, les mandibules ouvertes. Dès qu'un insecte arrive sur le piège, elles se saisissent des extrémités des pattes et des antennes et les tirent à l'intérieur de la galerie. La proie se retrouve alors immédiatement écartelée et immobilisée. Puis, d'autres fourmis sortent du piège pour piquer et paralyser cette proie avec leur venin. Grâce à ce piège, elles arrivent à capturer des insectes de plus de 3cm et pesant plus de 1500 leur propre poids

Aucune des populations étudiées en Guyane n'est colonisée par une fraction significative d'autres espèces de fourmis qu'*A. decemarticulatus* et la plante n'a pas élaboré de réponse à la castration.

Le fait de forcer la plante hôte à investir peut aussi se concevoir si les colonies de fourmis sont limitées par les ressources offertes. Dans ce cas, on peut s'attendre à ce que la taille des colonies soit corrélée à la taille de plante ou plutôt à la quantité de logement de cette plante. C'est le cas pour l'association *Hirtella/Allomerus* chez laquelle la taille des colonies de fourmis est une fonction linéaire du nombre de domaties des plantes (Figure 12). Ainsi, plus la plante va produire de nouvelles domaties, plus la colonie de fourmis va pouvoir se développer. La quantité de sexués produits étant également linéairement corrélée au nombre de domaties, plus les colonies vont être importantes et plus elles vont produire d'individus reproducteurs (Figure 13). En termes de stratégie égoïste, la destruction des organes floraux de la plante hôte semble donc avantageuse pour les fourmis résidentes, mais cet avantage ne peut aussi se concevoir uniquement si une réciprocité existe et que la protection des feuilles est efficace. La frontière entre mutualisme et parasitisme est donc ténue et, comme nous le verrons plus tard (cf. perspectives), la persistance d'un tel comportement dans ce système peut trouver une explication dans la dynamique de l'association à long terme.

La complexité et l'intérêt du modèle *Hirtella/Allomerus* réside aussi dans l'implication d'un troisième partenaire dans ce système. En effet, les ouvrières d'*A. decemarticulatus* construisent un piège à partir de poils de la plante, de matière organique et d'un champignon spécifique dont le mycélium est manipulé par les fourmis pour cimenter le tout (Encadré 2, Dejean et al. 2005^{P21,*}). Ce phénomène est nouveau par deux aspects : 1- la construction collective du piège n'est connue jusqu'à présent que chez les araignées sociales qui élaborent des toiles collectivement. Mais à la différence des araignées, le piège construit par ces fourmis n'est pas constitué d'élément interne (la soie), mais d'éléments provenant à la fois de la plante et de l'environnement, auxquels s'ajoute un champignon spécifique. 2- Grâce à ce piège ces fourmis peuvent subvenir à leur besoin en azote, un des principaux facteurs limitant dans le milieu arboricole, en capturant des insectes bien plus gros que ce qu'elles pourraient obtenir sans ce piège. L'étude du champignon a débuté depuis peu et il semble que son association avec *A. decemarticulatus* soit de nature mutualiste. En effet, en l'absence de fourmis, le champignon dégénère et disparaît rapidement de la plante et il possède un rôle primordial dans la structure du piège. Ses relations avec la plante hôte ainsi que le mode de transmission de cette association fourmis/champignon restent toutefois à étudier pour déterminer comment des interactions mutualistes tripartites auraient émergé dans ce système (cf. perspectives).

III.3 Ecologie des fourmis envahissantes

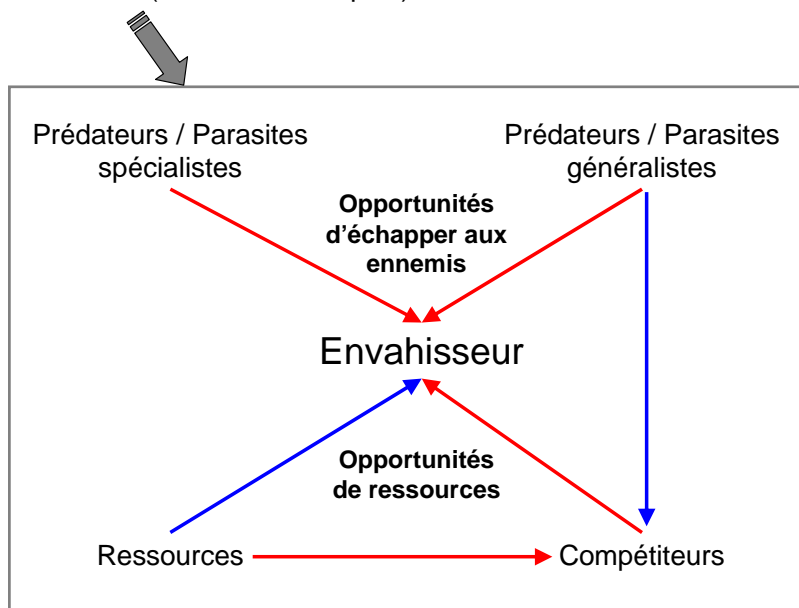
III.3.1 Cadre conceptuel

Les activités humaines représentent la plus importante menace pesant sur la biodiversité à l'heure actuelle. Deux voies principales contribuent à l'altération des écosystèmes par les activités humaines : la destruction des habitats, cause majeure de la disparition de nombreuses espèces, mais aussi les invasions biologiques consécutives aux introductions d'espèces exotiques de façon intentionnelle ou non par l'Homme (Mack et al. 2000). De façon générale, les invasions biologiques sont le résultat de l'établissement d'espèces en dehors de leurs aires de répartition originelles, le plus souvent au détriment des espèces autochtones (Lockwood et al. 2007). Si d'un point de vue historique, les colonisations de nouvelles aires géographiques ont été un des processus importants de l'évolution de la biodiversité, les activités humaines sont aujourd'hui le principal vecteur du transfert d'espèces hors de leur aire d'origine (Ricklefs 2005, Vermeij 2005).

Suite à leur transport, le succès des espèces envahissantes est conditionné par leur établissement et leur développement dans leur zone d'introduction. Ainsi, l'impact négatif de toute invasion biologique est conditionné par une série d'étapes aboutissant à la domination de l'écosystème au détriment des espèces natives. Les interactions biotiques et abiotiques entre les espèces introduites et leur nouvel environnement, ainsi que de possibles changements d'ordres génétiques et/ou comportementaux, revêtent une importance capitale dans le succès des espèces envahissantes (Shea & Chesson 2002, Prenter et al. 2004, Facon et al. 2006). L'ensemble des interactions impliquées dans les processus d'établissement des espèces envahissantes peut être regroupé dans le concept d'opportunité de niche (Encadré 3, Shea & Chesson 2002). Mis à part le rôle des facteurs abiotiques de l'environnement dont le rôle peut être important comme nous le verrons plus tard, l'ensemble des facteurs conditionnant la résistance de la communauté est d'origine biotique. Ils peuvent avoir des effets positifs (facilitation) ou négatifs (résistance) sur l'espèce introduite et se regroupent en trois catégories : compétition, prédation et mutualisme (Lockwood et al. 2007). Ce cadre conceptuel fournit un support théorique important pour l'établissement de scénarios généraux concernant la dynamique des invasions biologiques (Facon et al. 2006). Cependant, la biologie de la plupart des espèces envahissantes reste largement méconnue dans leur zone d'origine. De telles études s'avèrent néanmoins cruciales pour la compréhension de la nature et de la dynamique des processus écologiques et évolutifs pouvant affecter ces espèces dans leur zone d'origine. En effet, la transformation d'une espèce d'immigrant en envahisseur peut ne pas seulement être le résultat d'une faible résistance de la communauté réceptrice, mais aussi de prédispositions ou de changements s'opérant en amont de leur arrivée dans leur zone d'introduction. Ainsi, une meilleure connaissance de la biologie des espèces envahissantes dans leur zone d'origine devrait permettre de mieux comprendre les caractéristiques intrinsèques de ces espèces et pourquoi pas d'identifier en amont de futures espèces envahissantes (Mack et al. 2000).

Encadré 3. Principaux facteurs impliqués dans la création d'une opportunité de niche.

Environnement (Facteurs abiotiques)



Les flèches bleues et rouges indiquent respectivement les effets positifs et négatifs. Les flèches entre les constituants de la communauté représentent les effets indirects sur l'espèce envahissante et leur couleur est fonction de l'effet sur cet envahisseur.

L'opportunité de niche est définie par l'ensemble des potentialités fournies par un écosystème permettant à des organismes étrangers d'avoir un taux positif de croissance à partir d'une faible densité. L'arrivée dans un nouvel environnement présente en effet l'éventualité de trouver des opportunités de ressources ou/et des opportunités d'échapper aux ennemis. L'opportunité de ressources est définie par une forte disponibilité des ressources nécessaires au développement de l'espèce envahissante. Ces ressources peuvent être soit sous-exploitées à l'origine, soit exploitées de façon plus efficace par l'espèce envahissante. L'opportunité d'échapper aux ennemis est définie par un faible nombre ou une faible efficacité des ennemis naturels (parasites ou compétiteurs) auxquels l'envahisseur pourrait être sensible. Ces opportunités conditionnent par conséquent le niveau de résistance de la communauté en question à l'envahissement par l'espèce introduite. (d'après Shea & Chesson 2002).

III.3.2 Fourmis envahissantes

Environ 150 espèces de fourmis ont été recensées en dehors de leur aire d'origine (McGlynn 1999). La majorité de ces espèces ont des aires de distribution restreintes dans leur zone d'introduction, tandis qu'un petit nombre d'entre elles connaissent une expansion beaucoup plus importante et durable avec des impacts profonds sur les écosystèmes.

Ces fourmis envahissantes possèdent des caractéristiques écologiques et des traits d'histoire de vie en commun (Passera 1994, Passera & Aron 2005). Elles sont transportées sur de longues distances par l'Homme et semblent capables de répondre rapidement aux perturbations de l'environnement. Leurs ouvrières sont stériles, de petite taille et très agressives, et les reines ont une durée de vie courte. Le vol nuptial est généralement absent, les accouplements se font alors à l'intérieur des nids et sont suivis d'une dispersion des reines par bourgeonnement des colonies. Toutefois, les caractéristiques les plus importantes de ces espèces sont la polygynie (plusieurs reines par colonie), et l'unicolonialité (absence

d'agression intra-spécifique et formation de supercolonies, Pedersen et al. 2006), associées à une forte agressivité interspécifique. La formation de supercolonies aboutit à un réseau de nids pouvant couvrir de larges surfaces, et l'avantage numérique de l'espèce permet le fourragement d'un grand nombre d'ouvrières réparties sur tout l'espace. La supériorité compétitive des fourmis envahissantes entraîne alors la monopolisation des ressources, qu'elles soient alimentaires ou de nidification, et conduit à l'exclusion et à la disparition des espèces de fourmis natives (Le Breton et al. 2003, Walker 2006, Walters 2006, Wetterer et al. 2006, Sarty et al. 2007). Cette compétition se fait soit par interférence, c'est-à-dire par interactions directes entre les concurrents, soit par l'exploitation plus efficace des ressources par l'espèce envahissante (Holway 1999, Human & Gordon 1999, Rowles & O'Dowd 2007). La monopolisation des ressources et les capacités prédatrices de ces fourmis ne sont pas non plus sans conséquences sur les autres taxa. Ainsi, les conséquences des invasions par les fourmis se ressentent sur l'ensemble des communautés envahies avec des effets importants sur les invertébrés, mais aussi de façons indirectes sur certains vertébrés et plantes (Holway et al. 2002). En effet, par la diminution des proies potentielles de certains vertébrés, l'altération des interactions mutualistes entre plantes et insectes, et les gênes occasionnées par leur présence, ces fourmis affectent l'ensemble des écosystèmes dans lesquels elles sont présentes (Jourdan et al. 2001, Lach 2003, Witt et al. 2004, Witt & Giliomee 2004, Blancafort & Gómez 2005, Suarez et al. 2005).

Comme indiqué précédemment, les raisons du succès envahisseur de ces fourmis semblent en grande partie provenir de leur capacité à former des supercolonies. L'unicolonialité, qui permet à ces espèces d'atteindre de fortes densités, est rendue possible par l'homogénéisation des gènes codant pour les composés cuticulaires à la base du système de reconnaissance individuelle des fourmis (Vander Meer & Morel 1998, Tsutsui 2004). Chez la fourmi d'Argentine, *Linepithema humile*, des analyses récentes du système de reproduction et de la structure génétique des populations ayant envahi les Etats-Unis et le pourtour méditerranéen se sont révélées déterminantes dans l'élaboration de deux théories évolutives pour expliquer cette homogénéisation (Tsutsui et al. 2000, Giraud et al. 2002, Tsutsui & Suarez 2003). La première théorie suggère que les populations introduites subissent une forte réduction de diversité génétique sur l'ensemble du génome lors de leur fondation (Tsutsui et al. 2000, Buczkowski et al. 2004). De ce fait, elles perdraient la diversité génétique des composés cuticulaires nécessaires à la discrimination fine des apparentés et ne formeraient plus qu'une supercolonie. La seconde théorie suggère qu'un mécanisme sélectif entre en jeu lors de l'arrivée de l'espèce en zone d'introduction. Les contraintes écologiques relâchées de leur nouvel habitat (absence de compétiteurs et/ou de parasites) permettraient une augmentation des densités des colonies, ce qui entraînerait en retour une augmentation des coûts liés à la défense du territoire. Cette situation favoriserait la perte de diversité allélique sélectivement aux gènes codant pour les composés cuticulaires et entraînerait la formation d'une supercolonie (genetic cleansing, Giraud et al. 2002).

Chez *Solenopsis invicta*, la fourmi de feu introduite au Etats-Unis au début du XX^{ème} siècle, la situation est différente. Cette espèce est actuellement présente sous deux formes sociales différentes. A l'origine, seules des colonies monogynes avaient envahi le sud des Etats-Unis, mais une forme polygyne est apparue de façon répétée à partir de la forme

monogyne (Porter et al. 1991). A l'inverse de la forme monogyne, cette forme polygyne présente un caractère unicolonial et ces deux caractères, polygynie et unicolonialité, entraînent une plus forte densité de population (Tschinkel 2006). L'origine de l'apparition de la forme polygyne semble liée à des facteurs génétiques (Ross 1997). En effet, les reines des deux formes diffèrent par leurs génotypes à un locus. Toutes les reines de colonies polygyes sont hétérozygotes Bb alors que celles des colonies monogyes sont toujours homozygotes pour l'allèle B. L'homozygotie pour l'allèle b est létale et entraîne une mort rapide des individus. Les ouvrières des colonies polygyes ne tolèrent d'autres reines que si ces dernières sont porteuses de l'allèle b, induisant ainsi une sélection des reines polygyes et une fixation de ce caractère (Keller & Ross 1998).

L'ensemble de ces travaux montrent donc que l'effet néfaste des fourmis envahissantes dans les zones d'introduction est donc lié à l'unicolonialité et suggère que ce dernier facteur soit une conséquence du déplacement de ces espèces. Cependant, la biologie de ces espèces dans leur zone d'origine reste largement méconnue, bien que de telles études soient importantes dans l'identification des facteurs responsables d'éventuels changements d'organisation sociale et du rôle des opportunités de niches dans le succès envahissant de ces espèces. Chez *L. humile*, il a été démontré que dans sa zone d'origine, cette espèce n'est que rarement dominante et possède une organisation sociale majoritairement de type multicoloniale (Suarez et al. 1999, Heller 2004). Des supercolonies comparables à celles des zones d'introduction existent néanmoins, mais leur étendue est beaucoup plus faible (Pedersen et al. 2006).

Le manque de données sur d'autres espèces de fourmis envahissantes ne permet toutefois pas de conclure quant à l'existence d'un mécanisme évolutif général pouvant expliquer l'apparition de l'unicolonialité. C'est dans cette optique qu'en collaboration avec A. Estoup (CBGP, Montferrier/Lez), nous avons développé depuis quelques années des travaux sur une autre de ces fourmis envahissantes, *Wasmannia auropunctata*.

III.3.3 *Wasmannia auropunctata*

Wasmannia auropunctata fait partie des espèces de fourmis envahissantes les plus néfastes pour les écosystèmes qu'elle envahit (Lowe et al. 2000). Originaires d'Amérique tropicale, cette espèce a été introduite et a envahi de nombreuses régions du globe telles que plusieurs pays d'Afrique de l'ouest, les Caraïbes et de nombreuses îles du Pacifique (Wetterer & Porter 2003). Comme les autres espèces de fourmis envahissantes, *W. auropunctata* est très opportuniste que ce soit pour son alimentation ou sa nidification (Clark et al. 1982, Wetterer & Porter 2003).

Dans toutes les zones d'introduction, son impact sur la faune locale est important, induisant une exclusion des espèces de fourmis natives et des effets sur l'ensemble de l'écosystème (Lubin 1984, de la Vega 1994, Jourdan 1997, Jourdan et al. 2001, Le Breton et al. 2003, Walker 2006). En Nouvelle Calédonie, où cette espèce a été particulièrement étudiée, son succès semble lié de façon prépondérante à une opportunité de niche offerte par la faible représentation et compétitivité des espèces endémiques de cette île. En effet, les recensements de l'occupation d'appâts et de sites de nidification potentiels dans des zones

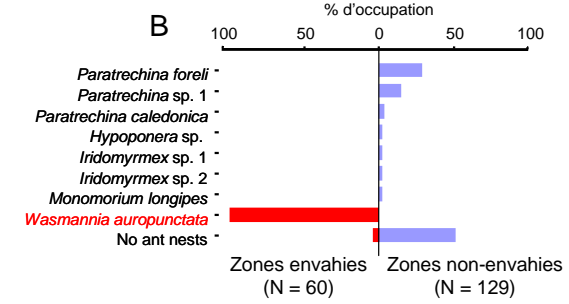
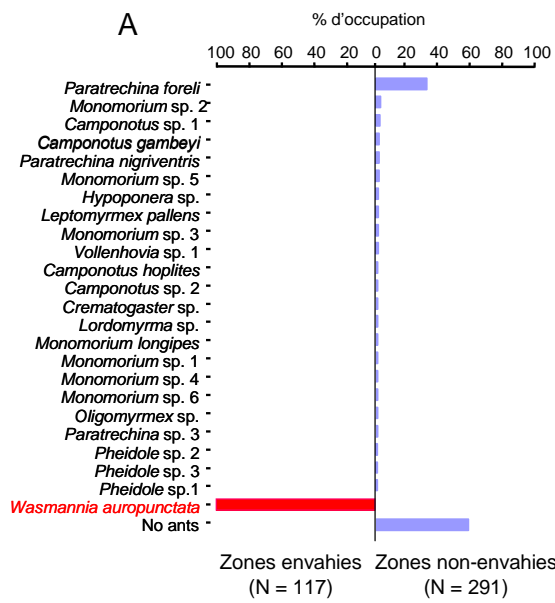


Figure 14. Pourcentage d'occupation (A) d'appâts disposés sur le tronc des arbres et (B) de la rosette de feuille de *Meryta coriacea* (Araliaceae) dans les zones envahies ou par *Wasmannia auropunctata*.

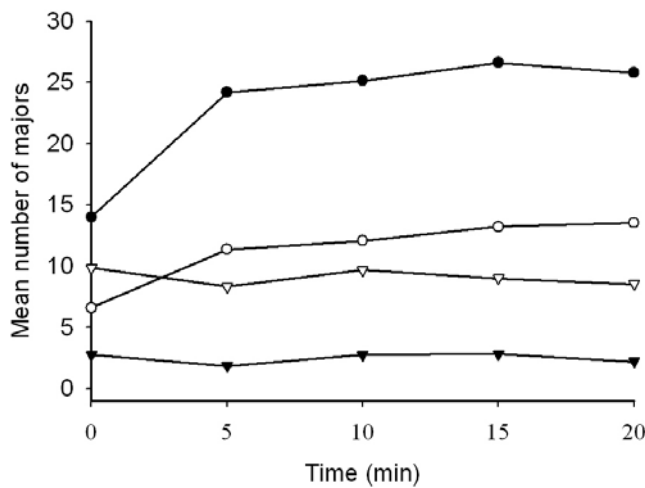


Figure 15. Nombre moyen d'ouvrières majors de *Pheidole* présents sur les appâts pendant 20 min. après l'introduction d'une colonie de *Wasmannia auropunctata*. Les espèces de *Pheidole* de Guyane sont représentées par des cercles : *Pheidole embolopyx* (cercles blancs), *Pheidole fallax* (cercles noirs) et celles de Nouvelles Calédonie par des triangles : *Pheidole sp.NC1* (triangles noirs), *Pheidole sp.NC2* (triangles blancs)

envahies ou non ont montré qu'en l'absence de *W. auropunctata*, les espèces natives n'exploitaient pas pleinement ces ressources (Figure 14, Le Breton et al. 2005^{P18,*}). Dans les zones envahies, *W. auropunctata* occupe la presque totalité de ces ressources et sa plus forte compétitivité entraîne la disparition de toutes les espèces de fourmis locales. La dysharmonie de la myrmécofaune néo-calédonienne, conséquence de l'insularité, pourrait en partie expliquer sa faible résistance face à cet envahisseur. Mais l'invasion de l'île par cette espèce apparaît aussi comme le résultat combiné d'une opportunité de ressources et d'une opportunité d'échapper aux ennemis par l'absence de compétiteurs efficaces. Cette dernière opportunité se révèle d'autant plus importante à la vue de confrontations expérimentales réalisées entre *W. auropunctata* et des compétiteurs potentiels de sa zone d'origine (Guyane) ou de Nouvelle Calédonie. En effet, les introductions de *W. auropunctata* sur des ressources alimentaires exploitées par différentes espèces du genre *Pheidole* ont montré que seules les espèces de Guyane étaient capables de résister et de conserver la ressource (Le Breton et al. 2007^{P27,*}). Cette résistance est le fait du recrutement d'ouvrières majors capables de tuer les ouvrières de *Wasmannia* (Figure 15). A l'inverse, chez les espèces néocalédoniennes aucun recrutement de majors n'a été observé et l'introduction de *W. auropunctata* induisait une diminution globale du nombre d'ouvrières sur la ressource. Ces résultats mettent en évidence les réponses inappropriées des espèces néocalédoniennes face aux compétiteurs et donc un effet facilitateur de l'opportunité de ressources par l'absence de compétition.

Les populations introduites de *W. auropunctata* en Nouvelle Calédonie et ailleurs présentent aussi, à l'instar des autres fourmis envahissantes, une organisation sociale unicoloniale. Ainsi en Nouvelle Calédonie, au Galapagos ou au Cameroun, une seule colonie a envahi chacune de ces zones et aucune agressivité ne peut être mise en évidence entre ouvrières de nids différents (Clark et al. 1982, Le Breton et al. 2004, pers. obs.). Comme chez *L. humile*, l'unicolonialité est à mettre en relation avec la présence d'un goulot d'étranglement génétique consécutif à l'existence d'un seul événement d'introduction dans les zones envahies. Cependant, *W. auropunctata* se distingue des autres fourmis envahissantes et des autres fourmis en général par un système de reproduction très particulier. Chez les fourmis, comme chez tous les hyménoptères sociaux, les œufs haploïdes donnent naissance à des mâles, alors que les œufs diploïdes conduisent soit à la production de reines, soit à la production d'ouvrières. Le passage vers la voie royale ou vers la voie ouvrière est piloté par des gènes qui sont eux-mêmes sous l'influence de l'environnement. De par ce déterminisme haplo-diploïde du sexe, les mâles n'ont pas de père et leur unique moyen pour transmettre leurs gènes à la génération suivante implique la production de femelles reproductrices *via* la reproduction sexuée. Toutefois, chez *W. auropunctata* chaque caste est le produit d'un mode de reproduction qui lui est propre : parthénogenèse thélytoque pour les reines, reproduction sexuée pour les ouvrières, et clonalité pour les mâles (Figure 16, Fournier et al. 2005^{P22,*}). Ainsi, à la différence des autres espèces la résultante est l'existence d'un père mais pas de mère pour les mâles, d'une mère mais pas de père pour les reines. Outre son caractère exceptionnel et extraordinaire, ce système de reproduction particulier a aussi deux conséquences importantes en relation avec les invasions biologiques. Tout d'abord, les différences importantes dans les génotypes des mâles et des femelles permettent de conserver

Figure 17. Différences des densités de nids (A), du nombre de reines (B), du nombre d'ouvrières (C) et des quantités de couvain (D) entre les populations de trois zones perturbées de Guyane et deux populations de Nouvelle Calédonie (unité de surface = 1m²).

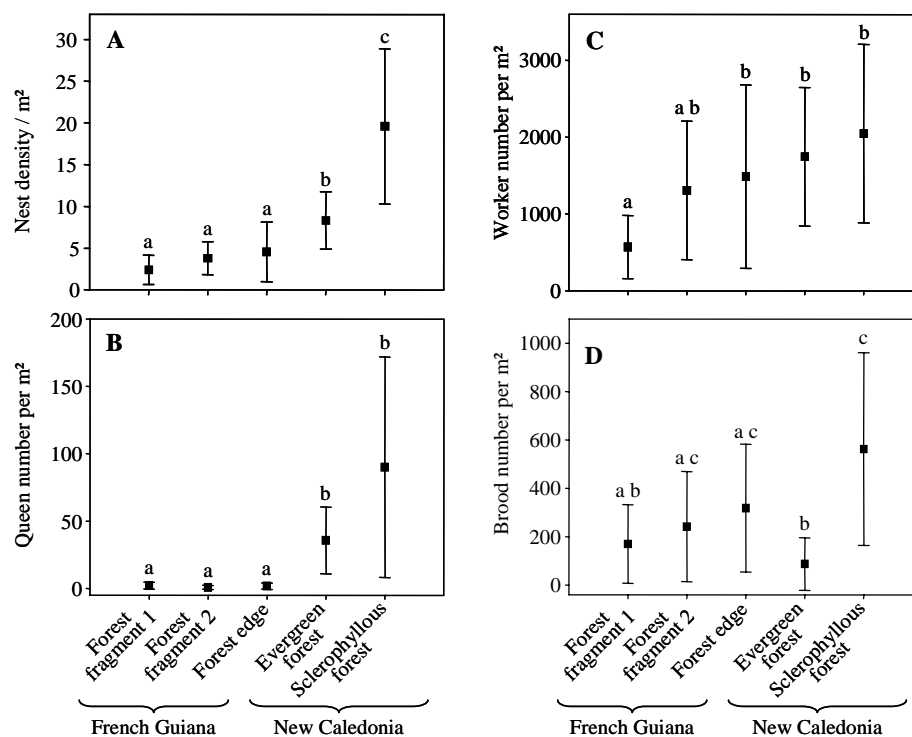
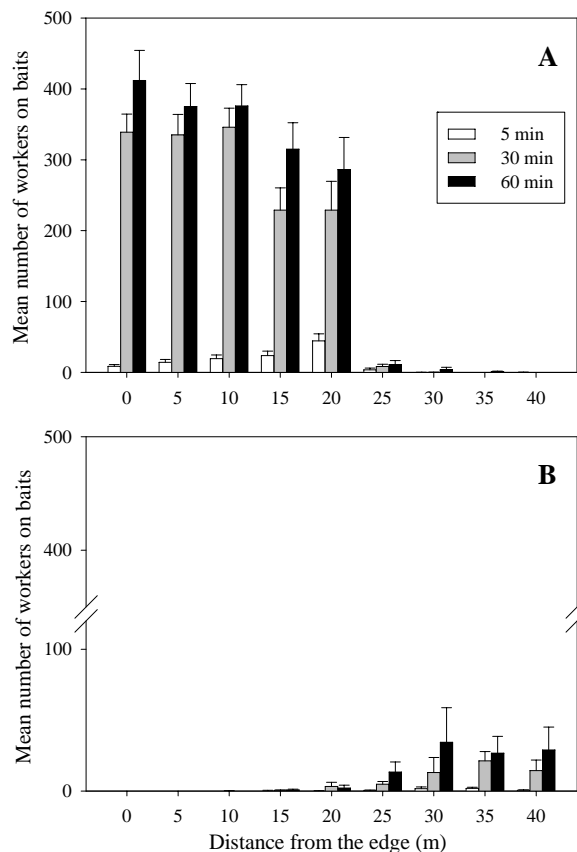


Figure 18. Nombre moyen d'ouvrières de *Wasmannia auropunctata* (A) et des autres espèces de fourmis (B) recrutées sur des appâts disposés à différentes distance de la lisière dans une zone de forêt secondaire en Guyane française.



un fort degré d'hétérozygotie chez les ouvrières. De plus, l'identité stricte entre reines d'une part et entre mâles d'autre part aboutit à la formation de supercolonies équivalentes à des colonies monogynes et monoandres bien que fortement polygynes. Il faut toutefois noter que, bien que rares, des événements de reproduction sexuée existent au sein de ces colonies clonales, aboutissant ainsi à la formation de nouvelles lignées clonales de mâles et de reines (Foucaud et al. 2006).

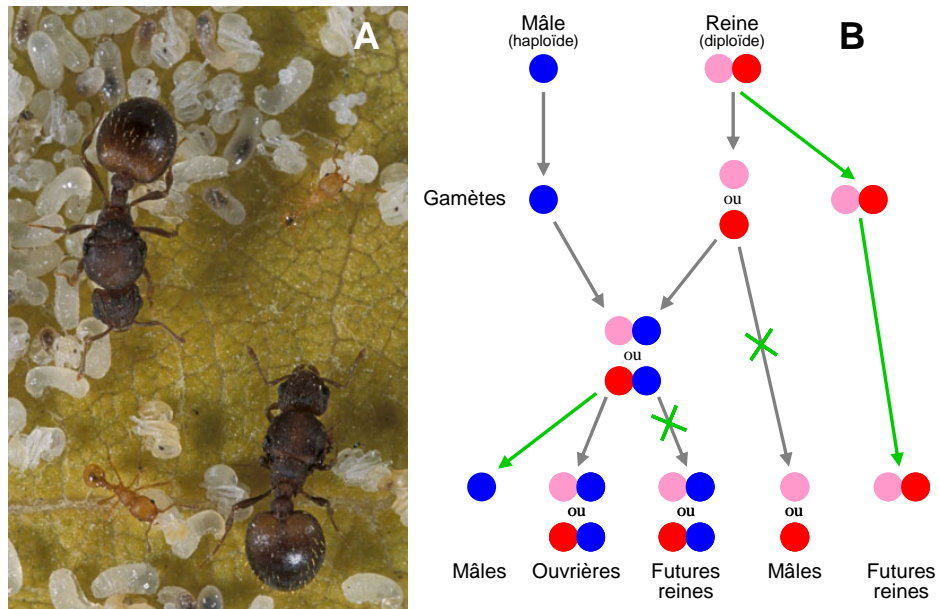


Figure 16. **A.** Reines, ouvrières et couvain de *Wasmannia auropunctata*. **B.** Reproduction chez *W. auropunctata*. Les flèches grises représentent les voies classiques de reproduction chez les fourmis et les flèches vertes représentent les voies clonales existantes chez *W. auropunctata*. Le seul point commun avec le mode classique de reproduction concerne la production d'ouvrières. Chaque cercle est un gène (Mâle = bleu, Femelle = rouge ou rose) (d'après Queller 2005).

Qu'en est-il dans sa zone d'origine ?

En premier lieu, *W. auropunctata* est une espèce commune dans sa zone d'origine et présente les mêmes caractères opportunistes pour son alimentation et sa nidification que dans les zones d'introduction (Tennant 1994, de la Fuente & Marquis 1999, Hahn & Wheeler 2002). Les nids se rencontrent principalement au sol et dans la litière, mais cette espèce peut également nidifier dans certaines plantes myrmécophytes, au sein du réseau racinaire d'épiphytes et au niveau de la canopée des arbres dans les plantations (Delabie 1990, Tennant 1994, Blüthgen et al. 2000, Alvarez et al. 2001, Armbrrecht et al. 2001, Armbrrecht & Ulloa-Chacon 2003). Plus précisément, les travaux menés en Guyane française nous ont permis de mettre en évidence que deux types distincts de populations coexistent. Tout d'abord, dans les milieux perturbés par l'Homme, tels que les lisières de forêts en bord de route ou les plantations, des populations dominantes de *W. auropunctata* existent et ces dernières sont très comparables aux populations invasives en zone d'introduction. En effet, la comparaison des caractéristiques démographiques montre que, même si les densités de nids et de reines par m² sont plus faibles en Guyane, les densités d'ouvrières sont similaires entre les deux zones (Figure 17). Ainsi, les populations de Guyane sont caractérisées par des nids moins nombreux

mais plus peuplé en ouvrières, ce qui induit une domination de l'espace avec la même intensité. De plus, ces populations de Guyane ont un impact négatif similaire sur les autres espèces de fourmis (Figure 18), même si certaines arrivent à se maintenir au contact de *W. auropunctata* (Grangier et al. 2007^{P26}). Enfin, elles se reproduisent avec le même système particulier de clonalité (Fournier et al. 2005^{P22,*}). De par leurs caractéristiques démographiques, leur mode de reproduction et leur impact négatif sur la myrmécofaune locale, ces populations peuvent être par conséquent être considérées comme envahissantes (Orivel et al., in prep.^{5,*}).

Par ailleurs, dans les zones inondables situées le long des rivières en forêt, il existe également d'autres populations de *W. auropunctata* caractérisées par des faibles densités de nids et un mode de reproduction sexuée classique chez les fourmis (Foucaud et al. 2007^{P34}). Ces dernières populations sont restreintes à ces zones inondables qui apparaissent comme des sites naturellement perturbés. Il est possible que les perturbations causées par les inondations durant la saison des pluies soient favorables à l'installation de ces populations de *W. auropunctata* en diminuant l'intensité de la compétition interspécifique (Orivel et al., in prep.^{5,*}). Les relations entre ces populations et celles recensées dans les zones perturbées par l'Homme restent toutefois à déterminer (cf. Perspectives).

Enfin, si les opportunités de ressources et certaines opportunités d'échapper aux ennemis liées à la diminution de la compétition interspécifique favorisent le développement des populations envahissantes, on peut également se demander si l'absence de parasites et prédateurs n'aurait pas un effet facilitant. En effet, ces parasites et prédateurs pourraient, s'ils ne sont pas transportés avec *W. auropunctata*, expliquer en partie ses aptitudes à envahir de nouveaux écosystèmes. En Guyane, différents prédateurs et parasites spécifiques à cette fourmi ont été trouvés. Une espèce de fourmis légionnaires du genre *Neivamyrmex*, *N. compressinodis*, est un prédateur spécifique du couvain de *Wasmannia* (Le Breton et al. 2007^{P32}). Cette espèce effectue des raids dans les colonies et après avoir induit une panique chez les ouvrières de *Wasmannia*, elle s'empare sans aucune difficulté de l'ensemble du couvain. Si *N. compressinodis* est attirée et récupère aussi le couvain de la plupart des autres espèces de fourmis testées, seule *W. auropunctata* réagit à la présence des *Neivamyrmex* en abandonnant le nid. Les autres espèces attaquent les ouvrières de *Neivamyrmex* et réussissent ainsi à empêcher les raids. Les larves de coccinelles du genre *Diomus* sont quant à elles des parasites spécifiques du couvain de *W. auropunctata* dont elles se nourrissent. L'intégration de ces larves au sein des colonies est permise grâce à un mimétisme des substances cuticulaires des fourmis, mimétisme qui ne se retrouve pas chez les adultes (Stage de M2R d'A. Vantaux, 2007). Ces deux cas, auquel s'ajoute l'existence des guêpes du genre *Orasema* recensées aussi dans d'autres populations de *Wasmannia* (Heraty 1994), n'ont cependant qu'un impact très faible, voire négligeable sur les colonies. Leur occurrence faible (*Neivamyrmex*) ou bien le peu de dégâts qu'ils occasionnent (*Diomus* et *Orasema*) ne permet pas de considérer qu'ils exercent un contrôle efficace dans la zone d'origine et que leur absence est un facteur important des invasions observées en zones d'introduction.

⁵ Orivel J, Grangier J, Foucaud J, Le Breton J, Andrès FX, Jourdan H, Delabie JHC, Fournier D, Cerdan P, Estoup A & Dejean A. Invasive populations within native area: evidence from the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*.

Si la clonalité chez cette espèce semble corrélée au caractère envahissant, ceci n'est pas strict. Au Brésil, certaines populations dominantes ont un mode de reproduction sexuée et il semble plutôt que le degré de perturbation du milieu soit le facteur prépondérant de l'apparition du caractère envahissant. Chez *W. auropunctata*, les invasions observées dans sa zone d'origine semblent donc être le résultat de la combinaison de caractéristiques intrinsèques liées à ses préférences pour les perturbations (disturbance-specialist, Majer & Delabie 1999) et de facteurs biotiques liés à la compétition interspécifique. Cependant, ceci n'exclut pas le rôle de facteurs abiotiques du milieu dans la ségrégation des populations clonales et sexuées de cette fourmi (cf. Perspectives).

IV Perspectives

Mes perspectives de recherche pour les prochaines années s'inscrivent dans la poursuite des travaux développés ces derniers temps depuis mon recrutement et détaillés dans les sections précédentes, ainsi que le développement de nouveaux aspects complémentaires. Je souhaite ainsi consacrer ma recherche à l'étude des facteurs écologiques et chimiques dans les interactions entre les fourmis et leur environnement, en concentrant la majeure partie de mes travaux sur les deux axes suivants : (i) l'écologie chimique et évolutive des mutualismes obligatoires entre plantes et fourmis et (ii) le rôle des facteurs écologiques dans l'apparition du caractère envahissant chez la petite fourmi de feu.

IV.1 *Hirtella physophora*

Comme explicité précédemment, les travaux menés jusqu'à présent ont mis en évidence l'intérêt de ce modèle dans l'étude des mutualismes plantes/fourmis. La très forte spécificité des interactions, l'existence de la tricherie et la présence d'un troisième partenaire dont le rôle pourrait s'avérer crucial dans les interactions en font un modèle original. Ce modèle semble également prometteur pour répondre aux questions posées sur l'origine des mutualismes et leur persistance face à l'omniprésence de la tricherie. J'envisage ainsi de développer des recherches dans ce cadre par des approches d'écologie de terrain en association avec des travaux de chimie, de génétique des populations et le développement de modèles basés sur la théorie des jeux et la théorie des contrats. Ces travaux concerneront plusieurs axes de recherches et bénéficieront de l'appui financier de deux projets de recherche (Projet ANR Jeunes Chercheurs "Allomerus" et projet ESF-Eurocores-TECT "Biocontract", cf. Curriculum Vitae).

En premier lieu, l'évolution des traits mutualistes de chacun des partenaires sera précisément évaluée. Deux points principaux seront considérés, à savoir 1- la nature et le rôle des filtres sélectifs dans la structuration de l'interaction plante/fourmis et 2- la nature et le rôle du champignon dans ce système. Comme nous l'avons vu, l'aspect très spécialisé de l'association réside dans la reconnaissance à distance de la plante hôte par les reines fondatrices d'*A. decemarticulatus*. Par ailleurs, aucune autre espèce sympatrique ne semble sensible aux composés produits, si ce n'est *Crematogaster* cf. *crucis* dont les reines colonisent une fraction minime des plantes. Ce travail, qui constitue le dernier volet de la thèse de J. Grangier, devrait aboutir prochainement et permettre de caractériser pour la première fois de façon précise un filtre chimique dans ce genre d'interactions et ainsi d'apporter des preuves indéniables d'une coévolution poussée entre la plante et ses fourmis associées.

Toutes les questions liées au rôle du champignon restent ouvertes. Les objectifs principaux seront donc dans un premier temps de qualifier cette association fourmis/plante/champignon. Plus précisément, les interdépendances, la spécificité et la dispersion du champignon seront étudiées. Les caractéristiques hétérotrophes des champignons montrent que leurs interactions avec d'autres organismes sont généralement basées sur des bénéfices trophiques. Le

Figure 19. Comparaison du ratio entre les isotopes 15 et 14 de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) et du pourcentage d'azote total entre des plantes dont les colonies de fourmis ont été suralimentées (N = 32), des plantes témoins (N = 42) et des plantes dépourvues de fourmis (N = 14)

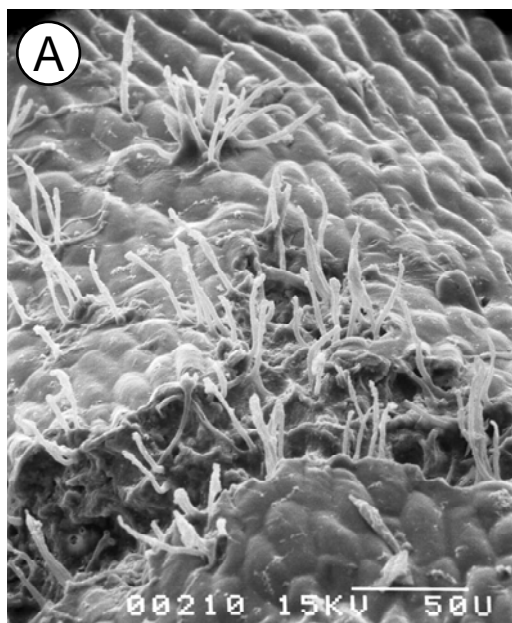
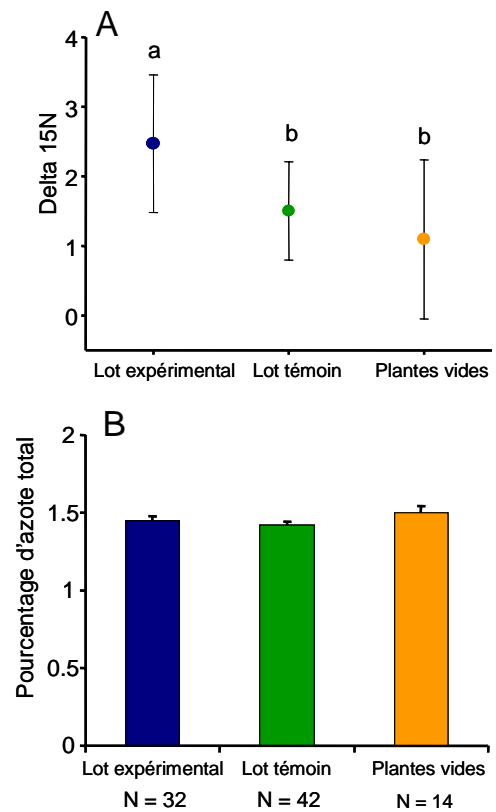
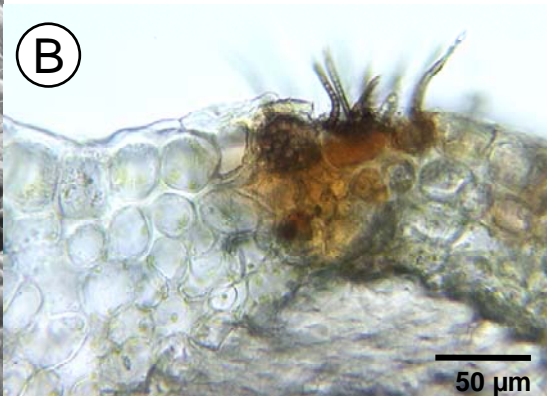


Figure 20. **A** Mycélium du champignon observé en microscopie électronique à balayage au niveau de craquelures dans les tissus de l'intérieur des tomates d'*Hirtella physophora*. **B** Coupe transversale (50 μm) d'une tomate observée en microscopie optique montrant la germination de spores du champignon dans les cellules de l'épiderme.



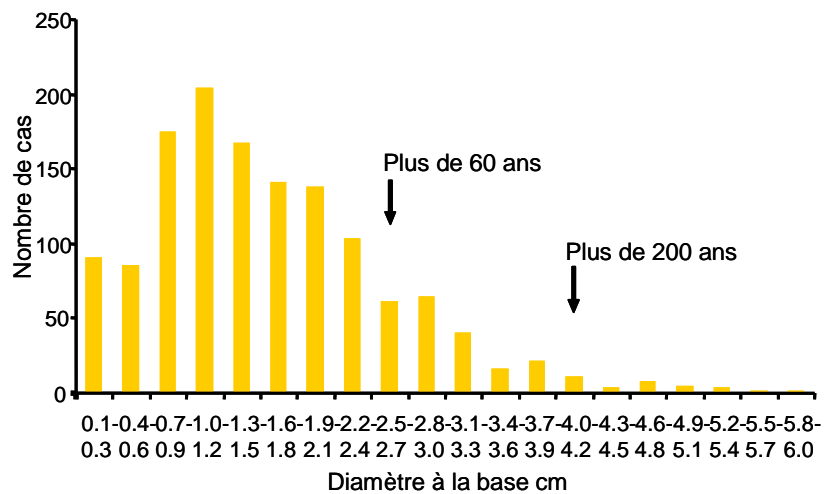
champignon pourrait toutefois également bénéficier de l'association avec *A. decemarticulatus* en terme de dispersion. En effet, à l'instar des fourmis champignonnistes (Attines), les reines d'*Allomerus* pourraient transporter un peu de mycélium lorsque qu'elles quittent leur colonie mère pour aller fonder leur propre colonie (Mueller et al. 2005). Grâce à l'utilisation de marqueurs moléculaires, l'étude de la structure spatiale de la diversité génétique des populations de champignon et de fourmis est envisagée afin de savoir si la transmission ne serait pas verticale. Chez les Attines, l'évolution du mutualisme avec les champignons est globalement reconnues pour avoir évoluée à partir de la consommation opportuniste de mycélium ('consumption first', Weber 1972). Mais un modèle alternatif faisant appel d'abord à l'utilisation des fourmis comme vecteur de la dispersion du champignon a été aussi avancé ('transmission first'). Par la suite ce champignon aurait constitué une partie de l'alimentation des fourmis (Mueller et al. 2001). Dans le cas des *Allomerus*, bien que le champignon ne semble pas consommé par les fourmis (mais cela demande à être clarifié) et que ces fourmis ne soient pas proche des Attines, l'étude de la transmission de l'association avec le champignon du piège pourrait apporter des arguments en faveur d'un tel modèle.

Ce type de champignon, proche des moisissures noires (sooty mould en anglais) qui se développent sur le miellat des Hémiptères, est commun sous les tropiques (Hughes 1976). Dans le cas de celui se développant sur les pièges, sa croissance en laboratoire hors des fourmis est restée vaine jusqu'à présent. Il se peut que son développement nécessite des débris d'insectes capturés par les fourmis et/ou du nectar produit par la plante. Enfin, ses relations avec la plante seront également étudiées afin de savoir s'il n'aurait pas d'autres rôles qu'une fonction strictement structurale dans les pièges. Des expériences récentes de suralimentation des colonies de fourmis ont en effet montré que le ratio entre les isotopes 15 et 14 de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) augmentait au niveau des jeunes feuilles de la plante (Figure 19). Cet enrichissement en isotope 15 signifie que l'azote récupéré par la plante provient d'une source animale car cet isotope s'accumule avec les niveaux trophiques. Ceci signifie donc que la plante bénéficie directement ou indirectement du surplus de nourriture apporté aux fourmis. Dans l'optique de démontrer soit l'existence de structures absorbantes de la plante, soit de relations entre le mycélium du champignon et les tissus de la plante, des travaux d'histologie ont été initiés en collaboration avec la plateforme de microscopie de l'IFR 40 à Toulouse. Jusqu'à présent aucune structures absorbantes comme cela existe par exemple chez *Maieta guianensis* (Solano & Dejean 2004), n'ont pu être observées chez *H. physophora*, ce qui semble exclure une récupération directe d'azote par la plante. Cependant, même si le champignon semble avoir des contacts superficiels avec les tissus de la plante à l'intérieur des domaties (Figure 20), les interactions cellulaires entre mycélium et cellules de la plante de type mycorhize n'ont pu être non plus mises en évidence. D'autres travaux sont toutefois nécessaires pour préciser la pénétration du champignon dans les tissus végétaux.

Dans ce système hautement spécifique, l'existence de la castration semble paradoxale et délétère à plus ou moins long terme pour la survie de l'association. Mais ceci doit être modulé par d'autres éléments. Tout d'abord, l'étude de la durée de vie des partenaires montre que la plante peut vivre nettement plus longtemps que sa colonie de fourmis associée. En effet, si la durée de vie maximale des colonies a été estimée à 20 ans, celle des plantes est largement supérieure et peut atteindre plus de 200 ans (Figure 21). Une fraction majeure des *Hirtella* va

par conséquent être associée à plusieurs colonies d'*Allomerus* au cours de leur vie. Ainsi le scénario suivant, pour le moment hypothétique, peut être avancé. La présence d'une colonie de fourmis a un effet bénéfique sur la croissance végétative de la plante par la protection efficace contre les défoliateurs. Sa disparition a un effet négatif sur cette même croissance végétative, mais ce uniquement à long terme (> 6 mois). Or en parallèle, la disparition des fourmis permet une floraison importante à court terme, laps de temps durant lequel les conséquences de l'herbivorie sont négligeables. Il est alors possible de prédire que les *Hirtella* vont alterner des périodes de croissance végétative et de reproduction au cours de leur vie, à condition que les périodes sans fourmis soient assez courtes pour que ces plantes ne souffrent pas de la défoliation. Les objectifs dans ce domaine seront donc de tester la validité d'un tel scénario.

Figure 21. Distribution des plants d'*Hirtella physophora* en fonction du diamètre de leur tronc à la base (N = 1333 individus).



Par ailleurs, la transmission horizontale des mutualismes plantes/fourmis apporte une justification théorique de l'existence de la castration. Les fourmis auraient alors tout intérêt à inhiber la reproduction de leur plante-hôte afin qu'elle investisse plus dans le maintien de la colonie de fourmis, à moins que leur succès reproducteur dépende du succès reproducteur de la plante, ce qui est observé dans le cas d'une transmission pseudo-verticale du mutualisme. En effet, ce sont les descendants de la plante-mère qui abriteront les descendants de la colonie-mère. Le mode de transmission de l'association est donc un élément fondamental du maintien de l'association entre mutualistes (Wilkinson 1997). Un tel mode de transmission pseudo-vertical peut également trouver un sens dans l'association *Hirtella/Allomerus* car il existe en plus une structuration spatiale des populations de plantes apparemment liée à la géographie des lieux (Solano et al. 2003). En effet, les plants d'*H. physophora* sont répartis en patches aux sommets des collines et des zones de forte densité coexistent localement avec des zones de faible densité. L'hypothèse d'une transmission pseudo-verticale de l'association signifie qu'une reine nouvellement fécondée a plus de chance de fonder une colonie dans une plante fille de la plante-hôte de la colonie mère que dans une autre plante. La validation d'une telle hypothèse nécessite la démonstration d'une dispersion à courte distance à la fois pour la plante et pour la fourmi et constituera le doctorat de PJ Malé. L'étude fine de la structure spatiale de la diversité génétique des populations ainsi que du mode de transmission de l'association devraient permettre d'apporter de nouveaux éléments de compréhension liés à

l'origine et à la survie des interactions interspécifiques, à leur transmission et aux stratégies de coopération *versus* exploitation entre les partenaires.

Par ailleurs, ces résultats serviront également de base empirique au développement de modèles basés sur la théorie des contrats et la théorie des jeux dans un environnement structuré. Ces perspectives font l'objet du projet de recherche 'Biocontract' auquel participe des équipes européennes et américaines de biologistes, de modélisateurs et d'économistes. Notre objectif est de tester et d'étendre ces théories à différents mutualismes entre plantes et fourmis, entre lycènes myrmécophiles et fourmis, et enfin entre plasmides et bactéries. La théorie des contrats développée en économie et plus précisément le modèle employeur/employé (principal/agent) semble avoir des applications également prometteuses dans l'étude des mutualismes en biologie. L'employeur offre un contrat à l'employé mais ne peut pas quantifier les efforts de l'employé directement. Le contrat est alors négocié de façon à ce que les efforts de l'employé en termes de profit pour l'entreprise soient corrélés au niveau de compensation qu'il reçoit (stock options). Ceci semble également bien adapté aux mutualismes entre plantes et fourmis. La plante hôte, l'employeur, passe un contrat avec les fourmis associées, l'employé. Les plantes ne peuvent pas quantifier l'effort de protection de fourmis directement, mais cet effort sera corrélé à l'intensité de la production de nouvelles domaties.

L'autre aspect de ce projet concerne la théorie des jeux. Dans le cadre classique du dilemme du prisonnier, utilisé pour les études de la coopération entre individus non-apparentés, les partenaires peuvent choisir de coopérer ou non. Si les deux partenaires choisissent de ne pas coopérer les gains obtenus sont plus faibles que s'ils choisissent tous les deux de coopérer. Mais un individu égoïste obtiendra une plus grande récompense si l'autre choisit de coopérer, donnant ainsi un avantage à la tricherie sur la coopération. En conséquence, les individus mutualistes ne peuvent pas se développer à l'intérieur d'une population d'individus égoïstes. Cependant ceci n'est vrai qu'en absence de structuration spatiale des populations. Si la dispersion est limitée, les particularités de chacune des sous-populations locales déterminent le niveau de coexistence entre altruisme et égoïsme (Doebeli & Knowlton 1998, van Baalen & Rand 1998, Yamamura et al. 2004). Les études sur le rôle de la structuration spatiale des populations ont été pour l'instant quasi exclusivement théoriques, notamment en raison de la difficulté de quantifier la dispersion dans les systèmes biologiques. Par l'étude de ces aspects dans deux mutualismes plantes/fourmis contrastés (les systèmes *Hirtella* et *Cordia* étudié par D.W. Yu), nous espérons ainsi contribuer à la confrontation de ces théories avec l'expérience.

IV.2 *Wasmannia auropunctata*

Les travaux menés jusqu'à présent chez cette espèce à la fois dans sa zone d'origine et dans une des zones où elle a été introduite ont montré qu'il est essentiel de comparer ces deux types de populations afin de mettre en évidence d'éventuelles différences qui permettraient de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents de ces invasions biologiques. Dans les habitats naturels, *W. auropunctata* est une espèce commune mais pas dominante. En

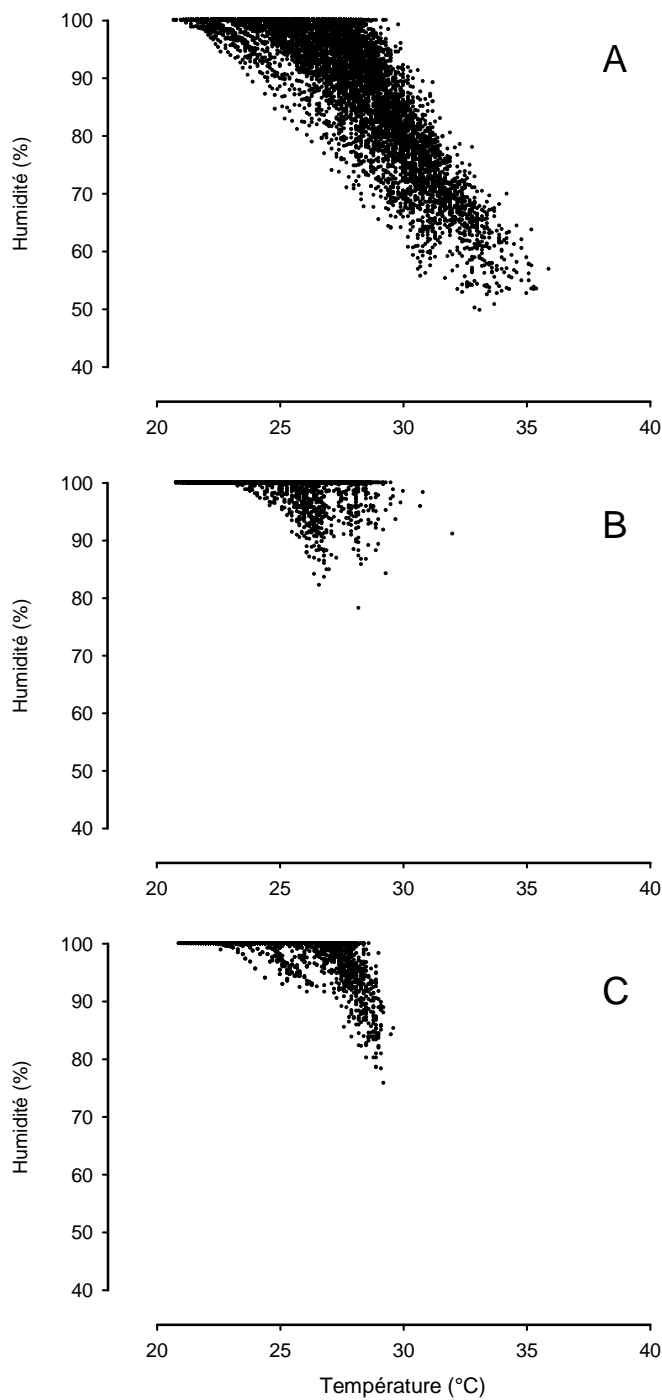


Figure 22. Représentations des variations simultanées de température et d'humidité enregistrées durant 10 mois dans une zone de lisière de forêt (A) et deux zones inondables (B, C) de Guyane dans lesquelles les formes clonales ou sexuées de *Wasmannia auropunctata* sont présentes respectivement.

revanche, dans les zones perturbées par l'Homme, elle constitue des populations similaires à celles observées dans les régions d'introduction en termes de densités élevées d'individus. Par conséquent, si une opportunité de niche a pu favoriser l'expansion de cette espèce là où elle a été introduite, les invasions locales existant dans sa zone d'origine montrent que ce n'est sûrement pas le seul facteur responsable. D'autre part, ces populations envahissantes présentent dans leur grande majorité un système de reproduction clonale. La coexistence avec des populations discrètes nettement différentes par leurs caractéristiques démographiques et leur système de reproduction suggère que les modifications des conditions environnementales consécutives aux perturbations humaines pourraient jouer un rôle important.

En effet, outre la compétition interspécifique incluse dans le concept d'opportunité de niche (Encadré 3), des facteurs abiotiques du milieu pourraient aussi avoir un effet dans la ségrégation de ces populations en zone d'origine. Ainsi, *W. auropunctata* serait potentiellement une espèce ayant des préférences pour les zones perturbées en raison de la diminution de la compétition, confirmant son statut de disturbance-specialist. Les conditions climatiques rencontrées dans les zones perturbées par l'Homme seraient toutefois plus favorables au développement des colonies à reproduction clonale. Les mesures de température et humidité dans les différentes zones colonisées par *Wasmannia* (zones naturelles inondables et zones de lisière) vont dans ce sens (Figure 22). Si les températures moyennes enregistrées tout au long de l'année sont les mêmes, les variations dans les zones anthropisées y sont nettement plus importantes, avec des périodes plus sèches et plus chaudes. L'hypothèse à tester serait donc une grande résistance des colonies à reproduction clonale qui leur permettraient de s'installer préférentiellement dans ces endroits. Les changements du mode de reproduction auraient alors pu entraîner des changements importants de tolérance aux conditions environnementales. Le rôle des conditions abiotiques a d'ailleurs déjà été démontré dans les populations introduites et envahissantes de la fourmi d'Argentine (Holway et al. 2002, Walters & Mackay 2003, 2004, DiGirolamo & Fox 2006, Menke & Holway 2006)

Si cette hypothèse se vérifie, cela mettrait en avant l'importance des perturbations liées à l'Homme dans le développement de populations potentiellement envahissantes. En se développant dans des zones anthropisées, les populations de *Wasmannia* ont une probabilité bien plus importante d'être transportées et de s'établir dans des écosystèmes hors de sa zone d'origine. Si certains compétiteurs natifs de Guyane semblent capables de limiter l'expansion des populations en zone d'origine (mais pas de conduire à leur élimination), les espèces en zone d'introduction ont des réponses inadaptées qui offrent de grandes opportunités de monopolisation des ressources et donc d'envahir les écosystèmes.

Par ailleurs, de nombreuses zones d'ombres subsistent dans l'origine du système de reproduction clonale des populations envahissantes. L'existence en Guyane de plusieurs supercolonies de ce type, agressives entre elles et présentant des génotypes différents, suggère une apparition répétée, bien que limitée de la clonalité. De plus, les mécanismes de la clonalité observée des mâles et l'absence de mâle issus de parthénogenèse arrhénotoque dans les populations clonales, restent aussi à élucider. Afin de tenter de répondre à ces questions et ainsi de rechercher une compréhension fine des systèmes de reproduction, la mise en élevage en conditions contrôlées de nids issus de différentes populations apparaît indispensable. Par ce moyen, la production des reines en individus reproducteurs, ainsi que l'intervention des

ouvrières dans le tri sélectif des œufs mâles (worker policing) pourront être étudiées. Enfin, à plus long terme, le rôle de la bactérie endosymbiotique *Wolbachia* sera recherché. Cette bactérie est présente dans l'ensemble des populations à reproduction sexuée, mais absente des populations à reproduction clonale. Son action en termes d'incompatibilité cytoplasmique par exemple pourrait être responsable de l'absence d'hybridation entre populations clonales et sexuées, voire dans la fixation de la reproduction clonale au sein des populations. A noter que l'ensemble des travaux concernant *W. auropunctata* sont envisagés dans le cadre d'un projet de recherche intitulé 'Écologie et génétique évolutive d'une fourmi envahissante, *Wasmannia auropunctata*' et financé par Programme Ecosystèmes Tropicaux (Responsable du projet : A. Estoup, CBGP).

V Références

- Agrawal, A. A. 1998. Leaf damage and associated cues induce aggressive ant recruitment in a Neotropical ant-plant. - *Ecology* 79: 2100-2112.
- Agrawal, A. A. & Dubin-Thaler, B. J. 1999. Induced responses to herbivory in the Neotropical ant-plant association between *Azteca* ants and *Cecropia* trees: response of ants to potential inducing cues. - *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45: 47-54.
- Alonso, L. E. 1998. Spatial and temporal variation in the ant occupants of a facultative ant-plant. - *Biotropica* 30: 201-213.
- Alvarez, G., Armbrrecht, I., Jimenez, E., Armbrrecht, H. & Ulloa-Chacon, P. 2001. Ant-plant association in two *Tococa* species from a primary rain forest of Colombian Choco (Hymenoptera : Formicidae). - *Sociobiology* 38: 585-602.
- Apple, J. L. & Feener, D. H. 2001. Ant visitation of extrafloral nectaries of *Passiflora*: the effects of nectary attributes and ant behavior on patterns in facultative ant-plant mutualisms. - *Oecologia* 127: 409-416.
- Armbrrecht, I., Jimenez, E., Alvarez, G., Ulloa-Chacon, P. & Armbrrecht, H. 2001. An ant mosaic in the Colombian rain forest of Choco (Hymenoptera : Formicidae). - *Sociobiology* 37: 491-509.
- Armbrrecht, I. & Ulloa-Chacon, P. 2003. The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) as a diversity indicator of ants in tropical dry forest fragments of Colombia. - *Environmental Entomology* 32: 542-547.
- Bascompte, J. & Jordano, P. 2006. The structure of plant-animal mutualistic networks. - In: Pascual, M. & Dunne, J. (eds.), *Ecological networks*. Oxford University Press, pp. 143-159.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melia, C. J. & Olesen, J. M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. - *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 100: 9383-9387.
- Beattie, A. J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. - Cambridge University Press.
- Beattie, A. J. & Hughes, L. 2002. Ant-plant interactions. - In: Herrera, C. M. & Pellmyr, O. (eds.), *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell, pp. 211-235.
- Bennett, B. & Breed, M. D. 1985. On the association between *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae) and *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae) colonies. - *Biotropica* 17: 253-255.
- Benson, W. W. 1985. Amazon ant-plants. - In: Prance, G. T. & Lovejoy, T. E. (eds.), *Amazonia*. Pergamon Press, pp. 239-266.
- Blancafort, X. & Gómez, C. 2005. Consequences of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr), invasion on pollination of *Euphorbia characias* (L.) (Euphorbiaceae). - *Acta Oecologica* 28: 49-55.
- Blüthgen, N., Schmit-Neuerburg, V., Engwald, S. & Barthlott, W. 2001. Ants as epiphyte gardeners: comparing the nutrient quality of ant and termite canopy substrates in a Venezuelan lowland rain forest. - *Journal of Tropical Ecology* 17: 887-894.
- Blüthgen, N., Verhaagh, M. & Goitia, W. 2000. Ant nests in tank bromeliads - an example of non-specific interaction. - *Insectes Sociaux* 47: 313-316.
- Bronstein, J. L. 2001. The exploitation of mutualisms. - *Ecology Letters* 4: 277-287.
- Bronstein, J. L., Alarcón, R. & Geber, M. 2006. The evolution of plant-insect mutualisms. - *New Phytologist* 172: 412-428.
- Brouat, C., Garcia, N., Andary, C. & McKey, D. 2001. Plant lock and ant key: pairwise coevolution of an exclusion filter in an ant-plant mutualism. - *Proceedings of the Royal Society of London* 268: 2131-2141.
- Brouat, C. & McKey, D. 2001. Leaf-stem allometry, hollow stems, and the evolution of caulinary domatia in myrmecophytes. - *New Phytologist* 151: 391-406.
- Buckley, R. C. 1982. Ant-plant interactions: a world review. - In: Buckley, R. C. (ed.) *Ant-plant interactions in Australia*. Dr. W. Junk Publishers, pp. 111-141.
- Buczkowski, G., Vargo, E. L. & Silverman, J. 2004. The diminutive supercolony: the Argentine ants of the southeastern United States. - *Molecular Ecology* 13: 2235-2242.

- Cherrett, J. M. 1986. History of the leaf-cutting ant problem. - In: Lofgren, C. S. & Vander Meer, R. K. (eds.), Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management. Westview Press, pp. 10-17.
- Clark, D. B., Guayasamin, C., Pazmino, O., Donoso, C. & de Villasis, P. 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: autoecology and effect on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. - *Biotropica* 14: 196-207.
- Corbara, B. & Dejean, A. 1996. Arboreal nest building and ant-garden initiation by a ponerine ant. - *Naturwissenschaften* 83: 227-230.
- Davidson, D. W. 1988. Ecological studies of neotropical ant gardens. - *Ecology* 69: 1138-1152.
- Davidson, D. W. & Epstein, W. W. 1989. Epiphytic associations with ants. - In: Lüttge, U. (ed.) Vascular plant as epiphytes. Springer Verlag, pp. 201-233.
- Davidson, D. W., Snelling, R. R. & Longino, J. T. 1989. Competition among ants for myrmecophytes and the significance of plant trichomes. - *Biotropica* 21: 64-73.
- de la Fuente, M. A. S. & Marquis, R. J. 1999. The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a Neotropical rainforest tree. - *Oecologia* 118: 192-202.
- de la Vega, I. 1994. Food searching behavior and competition between *Wasmannia auropunctata* and native ants on Santa Cruz and Isabela, Galapagos islands. - In: Williams, D. F. (ed.) Exotic ants. Biology, impact, and control of introduced species. Westview Press, pp. 73-79.
- Debout, G., Schatz, B. & McKey, D. 2005. Behavioural traits mediating effects of two plant-ants on their specific myrmecophyte host. - *Insectes Sociaux* 52: 205-211.
- Dejean, A., Djiéto-Lordon, C. & Orivel, J. 2007. The plant-ant *Tetraponera aethiops* (Pseudomyrmecinae) protects its host myrmecophyte *Barteria fistulosa* (Passifloraceae) through aggressiveness and predation. - *Biological Journal of the Linnean Society* sous presse.
- Dejean, A. & Olmsted, I. 1997. Ecological studies on *Aechmea bracteata* (Swartz) (Bromeliaceae). - *Journal of Natural History* 31: 1313-1334.
- Dejean, A., Solano, P. J., Ayrolles, J., Corbara, B. & Orivel, J. 2005. Arboreal ants build traps to capture prey. - *Nature* 434: 973.
- Delabie, J. H. C. 1990. The ant problems of cocoa farms in Brazil. - In: Vander Meer, R. K., Jaffe, K. & Cedeno, A. (eds.), Applied myrmecology, a world perspective. Westview Press, pp. 555-569.
- Diaz-Castelazo, C., Rico-Gray, V., Oliveira, P. S. & Cautle, M. 2004. Extrafloral nectary-mediated ant-plant interactions in the coastal vegetation of Veracruz, Mexico: Richness, occurrence, seasonality, and ant foraging patterns. - *Ecoscience* 11: 472-481.
- DiGirolamo, L. A. & Fox, L. R. 2006. The influence of abiotic factors and temporal variation on local invasion patterns of the Argentine ant (*Linepithema humile*). - *Biological Invasions* 8: 125-135.
- Djiéto-Lordon, C., Dejean, A., Gibernau, M., Hossaert-McKey, M. & McKey, D. 2004. Symbiotic mutualism with a community of opportunistic ants: protection, competition, and ant occupancy of the myrmecophyte *Barteria nigriflora* (Passifloraceae). - *Acta Oecologica* 26: 109-116.
- Doebeli, M. & Knowlton, N. 1998. The evolution of interspecific mutualisms. - *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95: 8676-8680.
- Edwards, D. P., Arauco, R., Hassall, M., Sutherland, W. J. & Yu, D. W. 2006. Assembling a mutualism: ant symbionts locate their host plants by detecting volatile chemicals. - *Insectes Sociaux* 53: 172-176.
- Edwards, W., Dunlop, M. & Rodgerson, L. 2006. The evolution of rewards: seed dispersal, seed size and elaiosome size. - *Journal of Ecology* 94: 687-694.
- Errard, C., Ipinza Regla, J. & Hefetz, A. 2003. Interspecific recognition in Chilean parabiotic ant species. - *Insectes sociaux* 50: 268-273.
- Facon, B., Genton, B. J., Shykoff, J., Jarne, P., Estoup, A. & David, P. 2006. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. - *Trends in Ecology and Evolution* 21: 130-135.
- Federle, W., Fiala, B., Zizka, G. & Maschwitz, U. 2001. Incident daylight as orientation cue for hole-boring ants: prostomata in *Macaranga* ant-plants. - *Insectes Sociaux* 48: 165-177.
- Federle, W., Maschwitz, U., Fiala, B., Riederer, M. & Hölldobler, U. 1997. Slippery ant-plants and skilful climbers: selection and protection of specific ant partners by epicuticular wax blooms in *Macaranga* (Euphorbiaceae). - *Oecologia* 112: 217-224.

- Fischer, R. C., Richter, A., Wanek, W. & Mayer, V. 2002. Plants feed ants: food bodies of myrmecophytic *Piper* and their significance for the interaction with *Pheidole bicornis* ants. - *Oecologia* 133: 186-192.
- Fisher, B. L. & Zimmerman, J. K. 1988. Ant/orchid associations in the Barro Colorado National Monument, Panama. - *Lindleyana* 3: 12-16.
- Forel, A. 1898. La parabiose chez les fourmis. - *Bulletin de la Société Vaudoise de Sciences Naturelles* 34: 380-384.
- Foucaud, J., Jourdan, H., Le Breton, J., Loiseau, A., Konghouleux, D. & Estoup, A. 2006. Rare sexual reproduction events in the clonal reproduction system of introduced populations of the little fire ant. - *Evolution* 60: 1646-1657.
- Foucaud J., Fournier D., Orivel J., Delabie J.H.C, Loiseau A., Le Breton J., Kergoat G.J. & Estoup A. 2007. Sex and clonality in the little fire ant. *Molecular Biology and Evolution*, accepté.
- Fournier, D., Estoup, A., Orivel, J., Foucaud, J., Jourdan, H., Le Breton, J. & Keller, L. 2005. Clonal reproduction by males and females in the little fire ant. - *Nature* 435: 1230-1234.
- Gaume, L. & McKey, D. 1999. An ant-plant mutualism and its host-specific parasite: activity rhythms, young leaf patrolling, and effects on herbivores of two specialist plant-ants inhabiting the same myrmecophyte. - *Oikos* 84: 130-144.
- Gaume, L., Zacharias, M. & Borges, R. M. 2005. Ant-plant conflicts and a novel case of castration parasitism in a myrmecophyte. - *Evolutionary Ecology Research* 7: 435-452.
- Gibernau, M., Orivel, J., Delabie, J. H. C., Barabé, D. & Dejean, A. 2007. An asymmetrical relationship between an arboreal ponerine ant and a trash-basket epiphyte (Araceae). - *Biological Journal of the Linnean Society* 91: 341-346.
- Giraud, T., Pedersen, J. S. & Keller, L. 2002. Evolution of supercolonies: The Argentine ants of southern Europe. - *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99: 6075-6079.
- Gobin, B., Peeters, C. & Billen, J. 1998. Colony reproduction and arboreal life in the ponerine ant *Gnamptogenys menadensis* (Hymenoptera: Formicidae). - *Netherlands Journal of Zoology* 48: 53-63.
- Grangier, J., Le Breton, J., Dejean, A. & Orivel, J. 2007. Coexistence between *Cyphomyrmex* ants and dominant populations of *Wasmannia auropunctata*. - *Behavioural Processes* 74: 93-96.
- Guimarães, P. R., Rico-Gray, V., Furtado dos Reis, S. & Thompson, J. N. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. - *Proceedings of the Royal Society of London* 273: 2041-2047.
- Hahn, D. A. & Wheeler, D. E. 2002. Seasonal foraging activity and bait preferences of ants on Barro Colorado Island, Panama. - *Biotropica* 34: 348-356.
- Heil, M., Fiala, B., Linsenmair, K. E., Zotz, G., Menke, P. & Maschwitz, U. 1997. Food body production in *Macaranga triloba* (Euphorbiaceae): a plant investment in anti-herbivore defence via symbiotic ant partners. - *Journal of Ecology* 85: 847-861.
- Heil, M. & McKey, D. 2003. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. - *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 425-453.
- Heil, M., Rattke, J. & Boland, W. 2005. Postsecretory hydrolysis of nectar sucrose and specialization in ant/plant mutualism. - *Science* 308: 560-563.
- Heller, N. E. 2004. Colony structure in introduced and native populations of the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*. - *Insectes Sociaux* 51: 378-386.
- Heraty, J. M. 1994. Biology and importance of two eucharitid parasites of *Wasmannia* and *Solenopsis*. - In: Williams, D. F. (ed.) *Exotic ants. Biology, impact, and control of introduced ant species*. Westview Press, pp. 104-120.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. 1990. *The ants*. - Springer-Verlag.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. 1994. *Journey to the ants*. - Belknap Press of the Harvard University Press.
- Holway, D. A. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. - *Ecology* 80: 238-251.
- Holway, D. A., Lach, L., Suarez, A. V., Tsutsui, N. D. & Case, T. J. 2002. The causes and consequences of ant invasions. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 181-233.
- Holway, D. A., Suarez, A. V. & Case, T. J. 2002. Role of abiotic factors in governing susceptibility to invasion: a test with argentine ants. - *Ecology* 83: 1610-1619.

- Hossaert-McKey, M., Orivel, J., Labeyrie, E., Pascal, L., Delabie, J. & Dejean, A. 2001. Differential associations with ants of three co-occurring extrafloral nectary-bearing plants. - *Ecoscience* 8: 325-335.
- Hughes, S. J. 1976. Sooty moulds. - *Mycologia* 68: 693-820.
- Human, K. G. & Gordon, D. M. 1999. Behavioral interactions of the invasive Argentine ant with native ant species. - *Insectes Sociaux* 46: 159-163.
- Inui, Y., Itioka, T., Murase, K., Yamaoka, R. & Itino, T. 2001. Chemical recognition of partner plant species by foundress ant queens in *Macaranga-Crematogaster* myrmecophytism. - *Journal of Chemical Ecology* 27: 2029-2040.
- Izzo, T. J. & Vasconcelos, H. L. 2002. Cheating the cheater: domatia loss minimizes the effects of ant castration in an Amazonian ant-plant. - *Oecologia* 133: 200-205.
- Janzen, D. H. 1975. *Pseudomyrmex nigropilosa*: a parasite of a mutualism. - *Science* 188: 936-937.
- Jourdan, H. 1997. Threats on Pacific islands: the spread of the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae). - *Pacific Conservation Biology* 3: 61-64.
- Jourdan, H., Sadlier, R. A. & Bauer, A. M. 2001. The impact of the little fire ant invasion (*Wasmannia auropunctata* (Roger)) on the New Caledonian herpetofauna: results of a study in sclerophyll forest habitat. - *Sociobiology* 38: 1-19.
- Kaufmann, E. & Maschwitz, U. 2006. Ant-gardens of tropical Asian rainforests. - *Naturwissenschaften* 93: 216-227.
- Keller, L. & Ross, K. G. 1998. Selfish genes: a green beard in the red fire ant. - *Nature* 394: 573-575.
- Kleinfeldt, S. E. 1978. Ant-gardens: the interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). - *Ecology* 59: 449-456.
- Kleinfeldt, S. E. 1986. Ant-gardens: mutual exploitation. - In: Juniper, B. & Southwood, T. R. E. (eds.), *Insects and the plant surface*. Edward Arnold, pp. 283-291.
- Koptur, S., Rico-Gray, V. & Palacios-Rios, M. 1998. Ant protection of the nectaried fern *Polypodium plebeium* in Central Mexico. - *American Journal of Botany* 85: 736-739.
- Labeyrie, E., Pascal, L., Delabie, J., Orivel, J., Dejean, A. & Hossaert-McKey, M. 2001. Protection of *Passiflora glandulosa* (Passifloraceae) against herbivory: impact of ants exploiting extrafloral nectaries. - *Sociobiology* 38: 317-321.
- Lach, L. 2003. Invasive ants: unwanted partners in ant-plant interactions? - *Annals of the Missouri Botanical Garden* 90: 91-108.
- Lapola, D. M., Bruna, E. M. & Vasconcelos, H. L. 2003. Contrasting responses to induction cues by ants inhabiting *Maieta guianensis* (Melastomataceae). - *Biotropica* 35: 295-300.
- Le Breton, J., Chazeau, J. & Jourdan, H. 2003. Immediate impacts of invasion by *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera : Formicidae) on native litter ant fauna in a New Caledonian rainforest. - *Austral Ecology* 28: 204-209.
- Le Breton, J., Dejean, A., Snelling, G. & Orivel, J. 2007. Specialized predation on *Wasmannia auropunctata* by the army ant *Neivamyrmex compressinodis*. - *Journal of Applied Entomology* in press.
- Le Breton, J., Delabie, J. H. C., 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: 263-271.
- Le Breton, J., Jourdan, H., Chazeau, J., Orivel, J. & Dejean, A. 2005. Niche opportunity and ant invasion: the case of *Wasmannia auropunctata* in a New Caledonian rain forest. - *Journal of Tropical Ecology* 21: 93-98.
- Le Breton, J., Orivel, J., Chazeau, J. & Dejean, A. 2007. Unadapted behaviour of native, dominant ant species during the colonization of an aggressive, invasive ant. - *Ecological Research* 22: 107-114.
- Lévieux, J. 1976. La structure du nid de quelques fourmis arboricoles d'Afrique tropicale. - *Annales de l'Université d'Abidjan* 12: 5-22.
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F. & Marchetti, M. P. 2007. *Invasion Ecology*. - Blackwell Publishing.
- Longino, J. T. 1986. Ants provide substrate for epiphytes. - *Selbyana* 9: 100-103.
- Lowe, S., Browne, M. & Boudjelas, S. 2000. 100 of the world's worst invasive alien species. - *Aliens* 12: 1-12.
- Lubin, Y. D. 1984. Changes in the native fauna of the Galapagos Islands following invasion by the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*. - *Biological Journal of the Linnean Society* 21: 229-242.

- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F. A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. - *Ecological Applications* 10: 689-710.
- MacMahon, J. A., Mull, J. F. & Crist, T. O. 2000. Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): their community and ecosystem influences. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 265-291.
- Majer, J. D. & Delabie, J. H. C. 1999. Impact of tree isolation on arboreal and ground ant communities in cleared pasture in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. - *Insectes Sociaux* 46: 281-290.
- Mann, W. M. 1912. Parabiosis in Brazilian ants. - *Psyche* 19: 36-41.
- McGlynn, T. P. 1999. The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. - *Journal of Biogeography* 26: 535-548.
- McKey, D. 1974. Adaptive patterns in alkaloid physiology. - *American Naturalist* 108: 305-320.
- Menke, S. B. & Holway, D. A. 2006. Abiotic factors control invasion by Argentine ants at the community scale. - *Journal of Animal Ecology* 75: 368-376.
- Mody, K. & Linsenmair, K. E. 2004. Plant-attracted ants affect arthropod community structure but not necessarily herbivory. - *Ecological Entomology* 29: 217-225.
- Moreau, C. S., Bell, C. D., Vila, R., Archibald, S. B. & Pierce, N. E. 2006. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. - *Science* 312: 101-104.
- Mueller, U. G., Gerardo, N. M., Aanen, D. K., Six, D. L. & Schultz, T. R. 2005. The evolution of agriculture in insects. - *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 563-595.
- Mueller, U. G., Schultz, T. R., Currie, C. R., Adams, R. M. M. & Malloch, D. 2001. The origin of the attine ant-fungus mutualism. - *Quarterly Review of Biology* 76: 169-197.
- Murase, K., Itioka, T., Inui, Y. & Itino, T. 2002. Species specificity in settling-plant selection by foundress ant queens in *Macaranga-Crematogaster* myrmecophytism in a Bornean dipterocarp forest. - *Journal of Ethology* 20: 19-24.
- Ness, J. H. 2003. *Catalpa bignonioides* alters extrafloral nectar production after herbivory and attracts ant bodyguards. - *Oecologia* 134: 210-218.
- Oliveira, P. S. 1997. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar glabrum* (Caryocaraceae). - *Functional Ecology* 11: 323-330.
- Oliveira, P. S., Rico-Gray, V., Diaz-Castelazo, C. & Castillo-Guevara, C. 1999. Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). - *Functional Ecology* 13: 623-631.
- Orivel, J. & Dejean, A. 1999. Selection of epiphyte seed by ant-garden ants. - *Ecoscience* 6: 51-55.
- Orivel, J., Dejean, A. & Errard, C. 1998. Active role of two ponerine ants in the elaboration of ant gardens. - *Biotropica* 30: 487-491.
- Orivel, J., Errard, C. & Dejean, A. 1997. Ant gardens: interspecific recognition in parabiocic ant species. - *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40: 87-93.
- Palmer, T. M., Stanton, M. L. & Young, T. P. 2003. Competition and coexistence: exploring mechanisms that restrict and maintain diversity within mutualist guilds. - *American Naturalist* 162: 63-79.
- Passera, L. 1994. Characteristics of tramp species. - In: Williams, D. F. (ed.) *Exotic ants*. Westview Press, pp. 23-43.
- Passera, L. & Aron, S. 2005. *Les fourmis : comportement, organisation sociale et évolution*. - Les Presses scientifiques du CNRS.
- Peakall, R. 1994. Interactions between orchids and ants. - In: Arditti, J. (ed.) *Orchid biology: Reviews and Perspectives*, VI. John Wiley and Sons, Inc., pp. 103-134.
- Pedersen, J. S., Krieger, M. J. B., Vogel, V., Giraud, T. & Keller, L. 2006. Native supercolonies of unrelated individuals in the invasive Argentine ant. - *Evolution* 60: 782-791.
- Peeters, C. 1997. Morphologically "primitive" ants: comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. - In: Choe, J. C. & Crespi, B. J. (eds.), *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge University Press, pp. 372-391.

- Porter, S. D., Bhatkar, A. P., Mulder, R., Vinson, S. B. & Clair, D. J. 1991. Distribution and density of polygyne fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in Texas. - *Journal of Economic Entomology* 84: 866-874.
- Prenter, J., MacNeil, C., Dick, J. T. A. & Dunn, A. M. 2004. Roles of parasites in animal invasions. - *Trends in Ecology and Evolution* 19: 385-390.
- Queller, D. C. 2005. Males from Mars. - *Nature* 435: 1167-1168.
- Rashbrook, V. K., Compton, S. G. & Lawton, J. H. 1991. Bracken and ants: why is there no mutualism? - In: Huxley, C. R. & Cutler, D. F. (eds.), *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, pp. 231-237.
- Ricklefs, R. E. 2005. Taxon cycles. Insights from invasive species. - In: Sax, D. F., Stachowicz, J. J. & Gaines, S. D. (eds.), *Species invasions: insights into ecology, evolution, and biogeography*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, pp. 165-199.
- Rickson, F. R. 1971. Glycogen plastids in Müllerian body cells of *Cecropia peltata*, a higher green plant. - *Science* 173.
- Romero, G. Q. & Izzo, T. J. 2004. Leaf damage induces ant recruitment in the Amazonian ant-plant *Hirtella myrmecophila*. - *Journal of Tropical Ecology* 20: 675-682.
- Ross, K. G. 1997. Multilocus evolution in fire ants: effects of selection, gene flow and recombination. - *Genetics* 145: 961-974.
- Rowles, A. D. & O'Dowd, D. J. 2007. Interference competition by Argentine ants displaces native ants: implications for biotic resistance to invasion. - *Biological Invasions* 9: 73-85.
- Rudgers, J. A. & Gardener, M. C. 2004. Extrafloral nectar as a resource mediating multispecies interactions. - *Ecology* 85: 1495-1502.
- Sarty, M., Abbott, K. L. & Lester, P. J. 2007. Community level impacts of an ant invader and food mediated coexistence. - *Insectes Sociaux* 54: 166-173.
- Shea, K. & Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. - *Trends in Ecology and Evolution* 17: 170-176.
- Solano, P. J., Belin-Depoux, M. & Dejean, A. 2005. Formation and structure of food bodies in *Cordia nodosa* (Boraginaceae). - *Comptes Rendus Biologies* 328: 642-647.
- Solano, P. J. & Dejean, A. 2004. Ant-fed plants: comparison between three geophytic myrmecophytes. - *Biological Journal of the Linnean Society* 83: 433-439.
- Solano, P. J., Durou, S., Corbara, B., Quilichini, A., Cerdan, P., Belin Depoux, M., Delabie, J. H. C. & Dejean, A. 2003. Myrmecophytes of the understory of French Guianian rainforests: their distribution and their associated ants. - *Sociobiology* 41: 605-614.
- Stanton, M. L., Palmer, T. M. & Young, T. P. 2002. Competition-colonization trade-offs in a guild of African Acacia-ants. - *Ecological Monographs* 72: 347-363.
- Stanton, M. L., Palmer, T. M., Young, T. P., Evans, A. & Turner, M. L. 1999. Sterilization and canopy modification of a swollen thorn *Acacia* tree by a plant-ant. - *Nature* 401: 578-581.
- Stuntz, S., Ziegler, C., Simon, U. & Zotz, G. 2002. Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. - *Journal of Tropical Ecology* 18: 161-176.
- Suarez, A. V., Tsutsui, N. D., Holway, D. A. & Case, T. J. 1999. Behavioral and genetic differentiation between native and introduced populations of the Argentine ant. - *Biological Invasions* 1: 43-53.
- Suarez, A. V., Yeh, P. & Case, T. J. 2005. Impacts of Argentine ants on avian nesting success. - *Insectes Sociaux* 52: 378-382.
- Tennant, L. E. 1994. The ecology of *Wasmannia auropunctata* in primary tropical rainforest in Costa Rica and Panama. - In: Williams, D. F. (ed.) *Exotic ants*. Westview Press, pp. 80-90.
- Thompson, J. N. 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. - The University of Chicago Press.
- Tschinkel, W. R. 2006. *The fire ants*. - The Belknap Press and Harvard university Press.
- Tsutsui, N. D. 2004. Scents of self: The expression component of self/nonself recognition systems. - *Annales Zoologici Fennici* 41: 713-727.
- Tsutsui, N. D. & Suarez, A. V. 2003. The colony structure and population biology of invasive ants. - *Conservation Biology* 17: 48-58.

- Tsutsui, N. D., Suarez, A. V., Holway, D. A. & Case, T. J. 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. - *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 97: 5948-5953.
- Valenzuela-Gonzalez, J., Lopez-Mendez, A. & Lachaud, J. P. 1995. Activity patterns and foraging activity in nests of *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera: Formicidae) in cacao plantations. - *Southwestern Entomologist* 20: 207-515.
- van Baalen, M. & Rand, D. A. 1998. The unit of selection in viscous populations and the evolution of altruism. - *Journal of Theoretical Biology* 193: 631-648.
- Vander Meer, R. K. & Morel, L. 1998. Nestmate recognition in ants. - In: Vander Meer, R. K., Breed, M. D., Winston, M. L. & Espelie, K. E. (eds.), *Pheromone communication in social insects. Ants, wasps, bees, and termites*. Westview Press, pp. 79-103.
- Vantaux, A., Dejean, A., Dor, A. & Orivel, J. 2007. Parasitism versus mutualism in the ant-garden parabiosis between *Camponotus femoratus* and *Crematogaster levior*. - *Insectes Sociaux* 54: 95-99.
- Verhaagh, M. 1994. *Pachycondyla luteola* (Hymenoptera, Formicidae), an inhabitant of *Cecropia* trees in Peru. - *Andrias* 13: 215-224.
- Vermeij, G. J. 2005. Invasion as Expectation. A historical fact of life. - In: Sax, D. F., Stachowicz, J. J. & Gaines, S. D. (eds.), *Species invasions: insights into ecology, evolution, and biogeography*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, pp. 315-339.
- Vesprini, J. L., Galetto, L. & Bernardello, G. 2003. The beneficial effect of ants on the reproductive success of *Dyckia floribunda* (Bromeliaceae), an extrafloral nectary plant. - *Canadian Journal of Botany* 81: 24-27.
- Walker, K. L. 2006. Impact of the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, on native forest ants in Gabon. - *Biotropica* 38: 666-673.
- Walters, A. C. 2006. Invasion of Argentine ants (Hymenoptera: Formicidae) in South Australia: Impacts on community composition and abundance of invertebrates in urban parklands. - *Austral Ecology* 31: 567-576.
- Walters, A. C. & Mackay, D. A. 2003. An experimental study of the relative humidity preference and survival of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera, Formicidae): comparisons with a native *Iridomyrmex* species in South Australia. - *Insectes Sociaux* 50: 355-360.
- Walters, A. C. & Mackay, D. A. 2004. Comparisons of upper thermal tolerances between the invasive Argentine ant (Hymenoptera: Formicidae) and two native Australian ant species. - *Annals of the Entomological Society of America* 97: 971-975.
- Weber, N. A. 1943. Parabiosis in neotropical "ant gardens". - *Ecology* 24: 400-404.
- Weber, N. A. 1972. Gardening ants : the Attines. - *Memoirs of the American Philosophical Society* 92: 1-146.
- Wetterer, J. K., Espadaler, X., Wetterer, A. L., Aguin-Pombo, D. & Franquinho-Aguiar, A. M. 2006. Long-term impact of exotic ants on the native ants of Madeira. - *Ecological Entomology* 31: 358-368.
- Wetterer, J. K. & Porter, S. D. 2003. The little fire ant, *Wasmannia auropunctata*: distribution, impact, and control. - *Sociobiology* 42: 1-41.
- Wilkinson, D. M. 1997. The role of seed dispersal in the evolution of mycorrhizae. - *Oikos* 78: 394-396.
- Wilkinson, D. M. 2001. Horizontally acquired mutualisms, an unsolved problem in ecology? - *Oikos* 92: 377-384.
- Willson, M. F. & Traveset, A. 2000. The ecology of seed dispersal. - In: Fenner, M. (ed.) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, pp. 85-110.
- Wilson, E. O. & Hölldobler, B. 2005. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. - *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 102: 7411-7414.
- Witt, A. B. R., Geertsema, H. & Giliomee, J. H. 2004. The impact of an invasive ant, *Linepithema humile* (Mayr) (Hymenoptera : Formicidae), on the dispersal of the elaiosome-bearing seeds of six plant species. - *African Entomology* 12: 223-230.
- Witt, A. B. R. & Giliomee, J. H. 2004. The impact of an invasive ant, *Linepithema humile* (Mayr), on the dispersal of *Phylica pubescens* Aiton seeds in South Africa. - *African Entomology* 12: 179-185.

- Yamamura, N., Higashi, M., Behera, N. & Wakano, J. Y. 2004. Evolution of mutualism through spatial effects. - *Journal of Theoretical Biology* 226: 421-428.
- Yu, D. W. 1994. The structural role of epiphytes in ant gardens. - *Biotropica* 26: 222-226.
- Yu, D. W. 2001. Parasites of mutualisms. - *Biological Journal of the Linnean Society* 72: 529-546.
- Yu, D. W. & Davidson, D. W. 1997. Experimental studies of species-specificity in *Cecropia*-ant relationships. - *Ecological Monographs* 67: 273-294.
- Yu, D. W. & Pierce, N. E. 1998. A castration parasite of an ant-plant mutualism. - *Proceedings of the Royal Society of London* 265: 375-382.

VI Annexes

- Hossaert-McKey et al. 2001. *Ecoscience*
- Gibernau et al. 2007. *Biological Journal of the Linnean Society*
- Orivel & Dejean 1999. *Ecoscience*
- Dejean et al. 2005. *Nature*
- Le Breton et al. 2005. *Journal of Tropical Ecology*
- Le Breton et al. 2007. *Ecological Research*
- Fournier et al. 2005. *Nature*
- Orivel et al. In prep. *Biological Invasions*