

**UNIVERSITE DE LA REUNION**

Faculté des Sciences et des Technologies

**THESE**

présentée à l'Université de La Réunion pour obtenir le

**DIPLOME DE DOCTORAT**

Discipline : Biologie des Populations - Ecologie  
Ecole Doctorale Interdisciplinaire

**LES FOURMIS ENVAHISSANTES DE L'ILE DE LA REUNION :  
INTERACTIONS COMPETITIVES ET FACTEURS D'INVASION**

par

**Fabrice BLARD**

soutenue le 6 décembre 2006 devant le jury composé de

Jacques DELABIE	Examineur
Tatiana GIRAUD	Rapporteur
Alain LENOIR	Rapporteur
Bernard REYNAUD	Examineur
Jacques ROCHAT	Examineur
Dominique STRASBERG	Examineur

## Résumé

Les organismes exotiques envahissants sont aujourd'hui reconnus comme la seconde cause de perte de biodiversité dans le monde. De toutes ces espèces, les fourmis sont parmi les plus dévastatrices. L'île de La Réunion compte un grand nombre de fourmis introduites parmi lesquelles *Pheidole megacephala*, *Solenopsis geminata* et *Anoplolepis gracilipes* représentent trois des six espèces les plus néfastes pour les milieux qu'elles envahissent. Dans cette étude nous avons cherché à comprendre les modalités des interactions entre ces trois espèces envahissantes, ainsi que les facteurs liés à leur succès dans l'invasion des milieux.

A partir de l'échantillonnage de différents milieux (urbains, agricole et naturels) à l'aide d'appâts, la distribution et la dominance des différentes espèces de fourmis, et particulièrement celle des espèces envahissantes, a pu être établie. Les résultats indiquent que cette dominance est directement gouvernée par les conditions environnementales du milieu, expliquant notamment l'absence des fourmis invasives dans les formations naturelles échantillonnées.

Dans les milieux anthropisés, *S. geminata* et *P. megacephala* représentent les deux espèces dominantes, monopolisant une grande partie des ressources. Leurs densités varient cependant en fonction des localités: *S. geminata* atteint de plus fortes densités dans la région Est de l'île (la plus humide), tandis que *P. megacephala* est plus abondante dans la région Ouest (plus sèche). Nous avons alors cherché à déterminer l'importance relative des facteurs climatiques et de la compétition interspécifique dans la répartition de chacune de ces deux espèces. Les résultats indiquent que *S. geminata* est la plus compétitive et que sa distribution est davantage limitée par les conditions climatiques (pluviométrie) que par la compétition avec les autres espèces. *P. megacephala* n'atteint de fortes densités que dans les zones défavorables à *S. geminata* et semble parvenir à se maintenir dans les zones dominées par cette dernière grâce à une vitesse de recrutement supérieure.

Bien qu'*A. gracilipes* soit arrivée sur l'île avant 1895, date à laquelle elle était très abondante, ses populations semblent avoir déclinées avec le temps. Nos résultats indiquent que la compétition avec *P. megacephala* et *S. geminata*, arrivées plus récemment, pourrait expliquer ce déclin. Cependant, même dans les milieux où *A. gracilipes* constitue la seule espèce envahissante, elle ne se comporte jamais comme une espèce dominante.

Enfin nous avons cherché à évaluer dans quelle mesure la structure de la végétation détermine la sensibilité d'un milieu aux invasions. Pour cela, la myrmécofaune a été échantillonnée sur plusieurs sites représentant différentes étapes de la dynamique forestière, depuis le sol nu jusqu'au stade climacique de la forêt. Nos résultats montrent que l'abondance des espèces envahissantes et le nombre d'appâts monopolisés diminuent avec la fermeture progressive du milieu.

Les variations au cours du temps du potentiel invasif d'une espèce et de la sensibilité des milieux aux invasions sont discutées par la suite, notamment vis-à-vis de la succession d'espèces envahissantes dans une même zone géographique.

## Abstract

At present invasive species represent the second serious threats to biodiversity in the world. Ants are among the most devastating invaders. The ant fauna of Reunion Island is mainly composed by introduced species of which three are considered the most widespread and damaging invasive ants: *Pheidole megacephala*, *Solenopsis geminata* and *Anoplolepis gracilipes*. In this study, we investigate the interactions of these three invasive species and the factors that influence their invasion success.

By sampling different habitats (urban, agricultural and natural habitats) using food baits, the distribution and the dominance pattern of the ant species, specially invasive species, has been established. The results indicate that environmental factors govern this dominance pattern, explaining why invasive ants species have not been observed in the sampling natural habitats.

In the anthropogenic habitats, *S. geminata* and *P. megacephala* were the two dominant species monopolizing a important part of the resources. However the densities of their colonies varied with the localities: *S. geminata* was the dominant species in the East part of the island (humid areas), whereas *P. megacephala* is more abundant in the West part of the island (drier areas). Then we evaluated the relative importance of climatic factors and interspecific competition in the field distribution of these two species. The results show that *S. geminata* is the competitively dominant species, its distribution being limited by climatic factors (rainfall) rather than by the competition with other species. *P. megacephala* was the dominant species in areas which were not favourable to *S. geminata* and could coexist with *S. geminata* where it was the dominant species, because of a higher speed in the workers recruitment.

*A. gracilipes* has been recorded in Reunion Island since at least 1895 and was, at this time, very abundant. However, at present this species is very rare. The competition with the two dominant species, *P. megacephala* and *S. geminata*, which have been recently introduced, could explain the reduction in its population abundance. However even though the absence of any other invasive ant species at a site, *A. gracilipes* was never the dominant species.

Finally we evaluated how the vegetation structure can limit or favour the establishment of invasive ant species in natural habitats. Ant communities have been compared across different stages of the vegetation dynamic, from the bare ground to the close canopy forest. Our results show that the abundance and the number of baits occupied by the invasive species decreased significantly with the increasing of the canopy cover.

The variation of the invasive potential of a species or the variation of the invasibility of a community are then discussed in relation with the successive arrival of introduced species in a new area.

## Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Jacques Rochat, directeur de l'Insectarium, pour m'avoir permis de mener à bien ce projet en tant que salarié de l'Insectarium, et surtout pour m'avoir suivi tout au long de ces trois années. Merci pour sa grande disponibilité, pour toutes nos discussions ainsi que pour le temps passé à me relire.

Je remercie également Bernard Reynaud et Jacques Delabie pour avoir encadré cette thèse. Merci pour leur soutien et la confiance qu'ils ont su m'accorder tout au long de ce travail.

Merci à Alain Dejean pour sa participation au comité de thèse et pour avoir, malgré la distance, toujours montré de l'intérêt pour ce projet. Je tiens également à remercier ici les membres du jury et les rapporteurs pour avoir accepté de juger ce travail.

Merci à toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont contribué au bon déroulement de cette thèse.

Merci à mes parents pour leur soutien indéfectible tout au long de mon parcours, et particulièrement durant cette période qui n'a pas toujours été facile.

Enfin un grand merci aux colonies d'*Anoplolepis gracilipes*, de *Solenopsis geminata* et de *Pheidole megacephala* sans lesquelles, finalement, rien de tout ça n'aurait été possible !

# Table des matières

<b>INTRODUCTION</b> .....	<b>9</b>
1. Les invasions biologiques .....	9
2. Les fourmis comme envahisseurs.....	10
2.1. Impact sur les milieux envahis.....	12
2.2. Caractéristiques des espèces envahissantes .....	13
2.3. Caractéristiques des milieux envahis .....	14
2.3.1. Facteurs environnementaux .....	15
2.3.2. Facteurs biotiques .....	15
2.3.2.1. Importance de la compétition chez les fourmis : généralités .....	16
2.3.2.2. Interactions compétitives et invasions.....	17
3. Problématique et plan de la thèse .....	18
<b>CHAPITRE 1. L’ILE DE LA REUNION ET SA MYRMECOFAUNE</b> .....	<b>22</b>
1. L’Ile de La Réunion.....	22
1.1. Situation géographique et contexte climatique .....	22
1.2. Les différents milieux.....	23
2. La myrmécofaune de l’Ile .....	25
3. Les trois espèces envahissantes.....	27
3.1. La « fourmi folle jaune », <i>Anoplolepis gracilipes</i> .....	27
3.2. La « fourmi à grosse tête », <i>Pheidole megacephala</i> .....	29
3.3. La « fourmi de feu », <i>Solenopsis geminata</i> .....	31
<b>CHAPITRE 2. LES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX COMME CONDITIONS DE DOMINANCE DES ESPECES EXOTIQUES</b> .....	<b>35</b>
Article 1: How environmental factors govern invasion success and competitive hierarchy among exotic ants: a case study on Reunion Island.....	37

**CHAPITRE 3. COMPETITION ENTRE ESPECES ENVAHISSANTES : L'AVANTAGE DU NOMBRE..47**

Article 2: Interactions between two invasive species: the role of competition on invasiveness .....50

Article 3: A “real-false” invasive species: the case of the yellow crazy ant on Reunion Island .....59

**CHAPITRE 4. IMPORTANCE DES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES DANS LE SUCCES D'INVASION.....68**

Article 4: Successional changes in invasiveness: the role of vegetation structure in invasive ants success.....70

**DISCUSSION GENERALE.....81**

**REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....94**

**ANNEXES.....112**

Article 5 : Blard F, Dorow WHO, Delabie JHC (2003) Les fourmis de l'île de La Réunion (Hymenoptera : Formicidae). Bulletin de La Société Entomologique de France 108(2) : 127-137.....112

“Extinction by habitat destruction is like death in an automobile accident: easy to see and assess. Extinction by exotic species is like death by disease: gradual, insidious, requiring scientific methods to diagnose”

Wilson E.O. 1997

# INTRODUCTION

---



# Introduction

## 1. Les invasions biologiques

Williamson (1996) définit une invasion biologique comme l'établissement d'une espèce en dehors de sa zone d'origine et son accroissement durable dans sa nouvelle aire de répartition. Processus naturel à l'échelle des temps géologiques, les invasions biologiques ont participé à l'évolution des espèces en leur permettant de coloniser de nouvelles zones géographiques. Cependant, l'action de l'homme et le développement des échanges à l'échelle du globe conduisent aujourd'hui à augmenter la fréquence de ces invasions et à mettre en contact des espèces dont les probabilités de rencontre étaient naturellement faibles, voire nulles.

Ces organismes exotiques envahissants sont maintenant reconnus comme la seconde cause de la réduction de la biodiversité dans le monde, directement après la destruction des habitats naturels (Vitousek *et al.* 1996, Mack *et al.* 2000). Leur prolifération provoque le plus souvent des changements dramatiques et parfois irréversibles dans la composition et le fonctionnement des écosystèmes envahis. Les conséquences de ces introductions peuvent se mesurer au moins à cinq niveaux (Parker *et al.* 1999) :

- Au niveau des caractéristiques phénotypiques des espèces: il n'est pas rare d'observer des modifications dans la croissance, le succès reproducteur, voire même dans le comportement des espèces des milieux envahis, suite à l'arrivée de nouveaux prédateurs ou compétiteurs.

- Au niveau des caractéristiques génétiques des espèces : les conséquences peuvent être directes, en donnant par exemple lieu à une hybridation entre espèces indigènes et espèces envahissantes, ou indirectes, résultant d'une interruption des flux géniques entre les populations des zones envahies. Ce type d'impact reste cependant peu étudié.

- Au niveau de la dynamique des populations : les populations indigènes répondent aux invasions par des changements dans leur abondance et leur distribution.

- Au niveau de la structure des communautés : les processus d'invasion entraînent le plus souvent une réduction de la biodiversité.

- Au niveau des écosystèmes : les invasions biologiques s'accompagnent généralement de changements dans la disponibilité des ressources ainsi que dans la fréquence et l'intensité des perturbations.

Certains écosystèmes semblent plus sensibles que d'autres aux invasions : c'est le cas notamment des écosystèmes insulaires (D'Antonio & Dudley 1995, Sax *et al.* 2005). Les conséquences des invasions y sont généralement plus prononcées que dans les systèmes continentaux : la faune de ces régions se caractérise souvent par l'absence de groupes entiers, appartenant aux niveaux trophiques les plus élevés (D'Antonio & Dudley 1995, Simberloff 1995). Ainsi la faune locale ne dispose que de peu de moyens pour résister à des compétiteurs tels que les espèces envahissantes.

Le processus d'invasion biologique peut être vu comme une série d'étapes successives et obligatoires incluant le transport, l'établissement et enfin l'expansion d'une espèce dans une nouvelle zone géographique. Cependant, la grande majorité des introductions se soldent par un échec. On estime en effet qu'une espèce introduite a environ une chance sur dix de s'établir, et qu'une fois établie elle ne devient envahissante que dans un cas sur dix : c'est ce que Williamson (1996) appelle la règle des  $1/10^{\text{ème}}$  (« tens rule »). Il faut ainsi souvent plusieurs introductions successives pour qu'une espèce parvienne à s'établir.

Le succès d'invasion est très variable en fonction des groupes taxonomiques (Williamson & Fitter 1996), et va dépendre autant des caractéristiques de l'espèce que de celles du milieu dans lequel elle est introduite (Kennedy *et al.* 2002, Shea & Chesson 2002).

La compréhension des facteurs qui régissent le succès ou l'échec des invasions constitue aujourd'hui un enjeu majeur dans la conservation de la biodiversité, notamment celle des systèmes insulaires.

## **2. Les fourmis comme envahisseurs**

Sur les 10 000 espèces de fourmis décrites dans le monde, on en compte environ 150 qui ont profité des activités humaines pour étendre leur distribution en dehors de leur zone d'origine (MacGlynn 1999a). Cette large dispersion, qui s'explique en partie par leur propension à vivre à proximité de l'homme, leur a valu le nom de fourmis vagabondes (« tramp species »). La majorité des espèces appartenant à ce groupe, une fois introduites, restent le plus souvent confinées aux habitats anthropisés. Elles occupent généralement des niches laissées vacantes par les espèces indigènes et sont donc peu menaçantes pour les milieux naturels. Cependant un petit nombre d'entre elles sont capables de pénétrer ces milieux, d'y proliférer et, par leurs comportements agressifs, de déplacer ou réduire considérablement la faune présente, bouleversant ainsi totalement l'ensemble de l'écosystème envahi. Holway *et al.* (2002a) ont établi une liste de six espèces envahissantes, à la très vaste

répartition géographique, et dont l'impact négatif majeur sur les milieux qu'elles envahissent a pu être mesuré en de nombreuses zones géographiques (Tableau 1).

D'autres espèces de fourmis, également considérées comme envahissantes par certains auteurs, peuvent venir s'ajouter à cette liste. Cependant leur impact reste souvent peu documenté ou leur distribution très localisée. C'est le cas notamment de *Paratrechina longicornis* (Wetterer *et al.* 1999, MacGlynn 1999a), *Lasius neglectus* en Europe (Van Loon *et al.* 1990, Boomsma *et al.* 1990), *Paratrechina fulva* en Colombie (Zenner-Polania 1994), ou encore *Solenopsis richteri* aux Etats-Unis (Holway *et al.* 2002a).

**Tableau 1.** Les six espèces envahissantes les plus largement répandues et ayant un impact reconnu sur les habitats qu'elles envahissent (d'après Holway *et al.* 2002a)

Espèces	Sous-famille	Répartition		Structure des colonies	
		zone d'origine	zone d'introduction	zone d'origine	zone d'introduction
<i>Anoplolepis gracilipes</i> (Fourmi folle jaune)	F	A? AF?	A, AF, AU, OI, OP	?	Unicoloniale
<i>Linepithema humile</i> (Fourmi d'Argentine)	D	AS	A, AF, OA, AU, ME, AN, OP, AS	Variable	Unicoloniale
<i>Pheidole megacephala</i> (Fourmi à grosse tête)	M	AF	AF, AU, AN, OI, ME, OP, AS	?	Unicoloniale
<i>Solenopsis invicta</i> (Fourmi de feu importée)	M	AS	AN, AU, NZ	Variable	Variable
<i>Solenopsis geminata</i> (Fourmi de feu tropicale)	M	AC, AN, AS	A, AF, AU, OP, OI	Variable	Variable
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Petite fourmi de feu)	M	AC, AS	AF, OP, AS, AN	?	Unicoloniale

<sup>a</sup>D = Dolichoderinae, F = Formicinae, M = Myrmicinae

<sup>b</sup>A = Asie, AF = Afrique, AC = Amérique Centrale, AN = Amérique du Nord, AU = Australie, AS = Amérique du Sud, NZ = Nouvelle-Zélande, ME = Zone Méditerranéenne, OA = Océan Atlantique (îles), OI = Océan Indien (îles), OP = Océan Pacifique (îles)

Un des buts fondamentaux des recherches sur les invasions biologiques est la prédiction de l'établissement et de l'expansion d'une espèce introduite dans un nouveau milieu ainsi que de leurs conséquences. Pour cela, les écologistes se sont attachés à mesurer les effets directs et indirects causés par les invasions, à identifier les principales caractéristiques communes à ces espèces envahissantes, et enfin à déterminer les facteurs susceptibles d'expliquer leur succès dans les milieux envahis.

## 2.1. Impact sur les milieux envahis

L'effet le plus dramatique et le plus souvent rapporté des fourmis envahissantes est la disparition de nombreuses espèces de fourmis indigènes. Sur les zones envahies, la myrmécofaune peut être réduite de 90% (Porter & Savignano 1990, Human & Gordon 1997, Hoffmann *et al.* 1999). La présence d'espèces envahissantes provoque également le plus souvent le déclin d'un grand nombre d'espèces de l'arthropofaune, illustrant le rôle de ces fourmis comme super-prédateurs (Haines & Haines 1978, Porter & Savignano 1990, Gillespie & Reimer 1993). En Australie, Hoffman *et al.* (1999) ont ainsi mesuré une réduction de 42 à 85 % de l'abondance des invertébrés dans les zones envahies par *P. megacephala*.

Bien que rapporté dans de nombreuses études, l'impact des fourmis envahissantes sur les populations de vertébrés n'est pas toujours démontré. Les cas les plus souvent observés concernent de petits mammifères (Killion & Grant 1993, Ferris *et al.* 1998, Meek 2000), quelques reptiles (Feare 1999, Jourdan *et al.* 2001, Suarez & Case 2002) et plusieurs espèces d'oiseaux (Allen *et al.* 1995, Sockman 1997, Feare 1999). Bien que les fourmis envahissantes puissent agir dans certains cas comme des prédateurs (Kopachena *et al.* 2000, Allen *et al.* 2001), leur effet sur ces groupes est le plus souvent indirect : les fortes densités qu'elles atteignent peuvent réduire les sites de nidification de certaines espèces d'oiseaux (Ridleyhuber 1982) voire d'empêcher le succès de leur nichée (Sikes & Arnold 1986, Drees 1994, Sockman 1997) ; les changements qu'elles provoquent sur la faune d'invertébrés entraînent également la diminution des effectifs des populations d'insectivores (Allen *et al.* 1995, Suarez *et al.* 2000).

Certaines fourmis envahissantes ont également aussi un impact sur les espèces végétales en excavant le sol autour de leur système racinaire, en se nourrissant de leurs graines ou en incluant dans leur régime alimentaire d'autres parties de la plante (Travis 1941, Tennant & Porter 1991, Holway *et al.* 2002a). De plus, en favorisant les populations de certains homoptères, ces espèces affaiblissent les plantes et les rendent ainsi plus vulnérables aux pathogènes (Buckley 1987).

Si une fois qu'elles sont établies l'éradication de ces espèces est souvent impossible, les méthodes visant à contrôler leur expansion restent très coûteuses. A titre d'exemple la lutte contre la fourmi de feu *S. invicta* est estimée, pour la seule région du Texas, à environ 300 millions de dollars par an (Pimentel *et al.* 2000).

## 2.2. Caractéristiques des espèces envahissantes (Invasivness)

Les fourmis envahissantes partagent un ensemble de caractéristiques communes qui contribuent à leur établissement et leur expansion dans de nouveaux milieux (Passera 1994, Howay *et al.* 2002a). Ces caractéristiques incluent notamment la **polygynie**, c'est-à-dire la présence de plusieurs reines reproductrices au sein d'un même nid. Un nid d'*Anoplolepis gracilipes* peut ainsi contenir plus d'une cinquantaine de reines (Rao & Veeresh 1991). Cette caractéristique va permettre une croissance rapide de la colonie et lui conférer un avantage numérique décisif, puisque le nombre détermine souvent l'issue de la compétition chez les fourmis (Hölldobler & Wilson 1990, Palmer 2004).

Ces espèces ont un mode de dispersion particulier qui s'effectue par **bourgeonnement**: une ou plusieurs reines nouvellement accouplées (l'accouplement s'effectue à l'intérieur du nid) quittent la colonie avec quelques ouvrières pour s'installer non loin de la colonie mère. Ce mode de dispersion, bien que n'autorisant qu'une colonisation assez lente, permet de densifier rapidement les territoires nouvellement colonisés. Cependant, la polygynie et l'absence de vol nuptial ne sont pas de mise chez toutes ces espèces. Les deux espèces de fourmis de feu, *Solenopsis invicta* et *Solenopsis geminata*, constituent des exceptions notables. En effet, celles-ci peuvent présenter, dans leurs zones d'introduction, les deux formes sociales, monogynes et polygynes (Tschinkel 1998) et peuvent également effectuer des essaimages.

Les espèces de fourmis envahissantes sont typiquement **omnivores**. Elles se nourrissent d'animaux morts, de petits invertébrés ou encore de substances sucrées produites soit directement par les plantes (nectar) soit par les homoptères qui s'alimentent de la sève et excrètent des miellats riches en sucres. Les ressources sucrées et leur contrôle sont un élément clé du succès écologique des espèces envahissantes (Helms & Vinson 2002). En Afrique, Campbell (1994) a montré que *Pheidole megacephala* ne devient dominante que lorsque les espèces de cochenilles (*Planococcus njalensis* ou *Planococcus citri*), auxquelles elle est associée, sont présentes. L'accès à ces ressources, que les fourmis envahissantes semblent exploiter plus efficacement que les espèces indigènes (Holway *et al.* 2002a), leur permet de maintenir en permanence une grande densité d'ouvrières (Davidson 1998). Beaucoup d'espèces envahissantes favorisent ainsi la prolifération de nombreuses espèces d'homoptères avec lesquelles elles entretiennent des relations mutualistes (**trophobiose**). Ces relations étroites ont pu être démontrées pour *Anoplolepis gracilipes* (Haines *et al.* 1994), *Linepithema humile* (Vega & Rust 2001), *Pheidole megacephala* (Bach 1991), *Solenopsis geminata*

(Perfecto 1991), *Solenopsis invicta* (Helms & Vinson 2002) et *Wasmannia auropunctata* (Delabie *et al.* 1994). Malgré tout, il existe de grandes disparités dans les régimes alimentaires : *Solenopsis geminata* ou *Pheidole megacephala* peuvent inclure des graines dans leur régime; *S. geminata*, *S. invicta* et *W. auropunctata* possédant un aiguillon venimeux, peuvent se nourrir d'invertébrés de grandes tailles, voire de certains vertébrés !

De toutes les caractéristiques que peuvent partager ces espèces, la première en importance est sans nul doute leur tendance à établir, dans les zones d'introduction, des colonies dites unicoloniales. **L'unicolonialité** se caractérise par la formation de super-colonies constituées de plusieurs nids interconnectés, pouvant chacun comporter plusieurs reines. Ce phénomène résulte de la perte du comportement de territorialité vis-à-vis des colonies voisines appartenant à la même espèce. Cette absence d'agressivité entre individus de fourmières différentes leur permet d'atteindre rapidement un effectif et une densité telles qu'il devient difficile de leur contester la dominance de l'habitat envahi. A titre d'exemple, une des deux super-colonies de la fourmi d'argentine, *Linepithema humile*, présente sur la côte méditerranéenne, s'étend sur une distance de 6 000 km (Giraud *et al.* 2002). Sur l'île Christmas, récemment envahie par *A. gracilipes*, la super-colonie de cette espèce s'étend quant à elle sur plus de 500 hectares (Abott 2006), et une estimation a conduit à évaluer la densité d'ouvrières de cette espèce à plus de 20 millions d'ouvrières par hectare (Abbott 2005) !

### 2.3. Caractéristiques des milieux envahis (Invasibility)

Les nombreuses études menées sur les phénomènes d'invasion ont conduit à l'établissement d'un consensus reconnaissant qu'une invasion nécessite la rencontre d'une espèce au potentiel envahissant et d'un écosystème propice à l'invasion. En effet, les différents caractères partagés par l'ensemble des espèces envahissantes ne permettent pas à eux seuls d'expliquer le succès ou l'échec d'une invasion. Ils permettent au mieux d'identifier les espèces potentiellement envahissantes, ce potentiel s'exprimant ou non selon les conditions du milieu. Le concept de « vulnérabilité du milieu » (Invasibility) est donc essentiel à la compréhension des mécanismes d'invasion et à l'établissement de règles prédictives indispensables à la conservation et à la gestion des habitats ; tous les écosystèmes ne présentant pas la même sensibilité aux invasions.

### 2.3.1. Facteurs environnementaux

L'importance des conditions environnementales dans la vulnérabilité des milieux aux invasions a souvent été sous évaluée au profit d'hypothèses liées aux interactions biotiques. L'influence de ces facteurs sur l'issue du processus d'invasion est restée jusque tout récemment peu étudiée. Pourtant, les espèces envahissantes étant généralement de forts compétiteurs, il apparaît évident que leur expansion sera davantage limitée par les caractéristiques environnementales du milieu que par les interactions compétitives. Les conditions climatiques, sont en effet parmi les premiers facteurs susceptibles d'expliquer l'établissement et l'expansion des espèces envahissantes dans leurs zones d'introduction (Holway *et al.* 2002a, Lester 2005, Krushelnycky *et al.* 2005). De récentes études ont également montré que d'infimes variations dans les conditions microclimatiques des habitats suffisent à expliquer le succès ou l'échec du processus d'invasion. Ainsi par exemple, les conditions de température (Holway *et al.* 2002b, Thomas & Holway 2005), ou encore les conditions d'humidité du sol (Menke & Holway 2006) influent directement sur l'expansion de la fourmi d'Argentine dans les communautés naturelles.

D'autres facteurs, tels que le type de perturbations auquel est soumis le milieu, sont connus pour accroître la vulnérabilité des écosystèmes aux invasions, en augmentant notamment la disponibilité des ressources (Hobbs 1989) ou en réduisant la compétition interspécifique (Elton 1958). Qu'elles soient d'origine anthropiques (Tschinkel 1988, Gibb & Hochuli 2003) ou non (Holway *et al.* 2002b), les perturbations créent souvent des conditions favorables à l'établissement et l'expansion des espèces envahissantes. Ainsi, tandis que la proximité de routes facilite l'accès de *S. invicta* à de nouveaux habitats (Stiles & Jones 1998, Forsys *et al.* 2002), la fourmi d'argentine tire, elle, directement profit des modifications engendrées par les activités humaines pour coloniser de nouveaux milieux (Suarez *et al.* 1998).

### 2.3.2. Facteurs biotiques

Dans un premier temps il nous est apparu nécessaire de rappeler l'importance de la compétition chez les fourmis et les conséquences liées à leur organisation sociale ; avant d'aborder le rôle de la compétition dans les invasions.

### 2.3.2.1. Importance de la compétition chez les fourmis : généralités

La compétition interspécifique peut être définie comme l'ensemble des effets négatifs qu'une espèce induit sur une autre en exploitant plus efficacement ou en contrôlant l'accès d'une ressource en quantité limitée (Keddy 1990 *in* Mills 1999). On distingue deux formes de compétition : la compétition par exploitation et la compétition par interférence. La compétition par exploitation a lieu quand les deux espèces ont un accès équivalent à la ressource, et que l'une d'entre elles va en réduire la disponibilité notamment en la trouvant ou l'exploitant plus rapidement. La compétition par interférence survient quand une espèce, par son comportement, prive une autre espèce de l'accès à la ressource. Bien que les exemples de compétition par interférence soient les plus nombreux (Hölldobler & Wilson 1990), les deux types de compétition existent chez les fourmis.

La compétition est traditionnellement considérée comme le principal facteur influant sur la structure des communautés de fourmis (Hölldobler & Wilson 1990). Elle se traduit au sein d'une même communauté par une hiérarchie transitive, avec les espèces les plus compétitives au sommet (Hölldobler & Wilson 1990, Savolainen & Vepsäläinen 1988). La dominance compétitive d'une espèce peut s'exprimer selon deux modalités : la dominance comportementale qui définit comme dominante l'espèce la plus agressive (c'est-à-dire celle qui remporte les confrontations directes entre ouvrières); et la dominance numérique, qui considère comme dominante l'espèce qui, au sein d'une communauté, est supérieure en nombre, en biomasse, ou en fréquence (sur les appâts par exemple). C'est cette seconde définition qui sera prise en compte tout au long de ce travail. On notera tout de même que pour de nombreuses espèces, dominance comportementale et dominance numérique étant fortement corrélées, certains auteurs ont défini le terme de dominance écologique comme la combinaison de ces deux notions (Davidson 1998).

Chez les fourmis, la dominance d'une espèce, c'est-à-dire sa position dans la hiérarchie compétitive au sein d'une communauté donnée, va dépendre autant des caractéristiques des ouvrières que de celles de la colonie. En effet, dans le cas de la compétition par interférence, tandis que l'issue des interactions compétitives entre deux ouvrières va dépendre d'une part de leur taille (Fellers 1987) et d'autre part, d'attributs tels que la présence d'un aiguillon ou l'emploi de substances chimiques répulsives ; l'issue de la compétition entre deux colonies dépendra de l'avantage numérique de l'une des colonies par rapport à l'autre en rapport notamment avec leur vitesse de recrutement et le nombre d'individus mobilisable (Holway & Case 2001 ; Palmer 2004). De la même manière, en ce concerne la compétition par



exploitation, une espèce sera d'autant plus compétitive qu'au niveau individuel, les ouvrières seront rapides dans la découverte de la ressource et qu'au niveau de la colonie la vitesse de recrutement sera suffisante pour que la ressource soit aussitôt collectée après l'avoir découverte.

Dans les communautés de fourmis, la coexistence entre espèces est rendue possible notamment par leur diversité de comportements de fourragement. De façon générale, on considère qu'il existe une relation inverse entre la dominance comportementale d'une espèce et le temps qu'elle met pour découvrir une ressource : les espèces capables de localiser rapidement une ressource ne parviennent généralement pas à la défendre efficacement et sont systématiquement chassées par des espèces plus agressives mais moins efficaces dans la prospection du milieu (Fellers 1987, Davidson 1998).

### **2.3.2.2. Interactions compétitives et invasions**

Une hypothèse traditionnellement avancée pour expliquer le succès des espèces invasives est l'absence d'ennemis naturels (Orr *et al.* 1995, Orr & Seike 1997, Porter *et al.* 1997) : la rapide expansion d'une espèce envahissante serait due à l'absence de ses principaux prédateurs, compétiteurs ou pathogènes dans la zone d'introduction. Une autre hypothèse avance que les communautés les plus riches en espèces sont également les moins vulnérables aux invasions, du fait notamment de la forte compétition pour les ressources, généralement présentes en quantité limitée (Elton 1958). Cependant, cette hypothèse de la résistance biotique des communautés est aujourd'hui l'objet de discussions, dans la mesure où les nombreuses études portant sur la corrélation entre richesse spécifique et succès d'invasion apportent des résultats contradictoires (Majer 1994, Andersen 1997, Ortega & Pearson 2005).

Ces hypothèses rappellent combien les relations interspécifiques qu'entretient une espèce introduite avec la communauté envahie sont importantes pour le succès d'une invasion. La compétition va agir selon un gradient d'intensité qui dépendra du degré de différenciation des niches écologiques : deux espèces qui ont des niches écologiques similaires seront fortement en compétition (Denno *et al.* 1995). Cette interaction compétitive peut conduire soit à un déplacement ou une réduction de la niche de l'une ou des deux espèces afin qu'elles puissent coexister, soit à l'exclusion d'une des deux espèces. Ainsi les invasions conduisent le plus souvent à un déplacement des espèces et l'aptitude à la compétition apparaît comme une composante importante du succès des espèces envahissantes.

*Compétition entre espèces envahissantes et espèces indigènes*

La mesure de l'importance de la compétition dans le succès des invasions provient essentiellement d'études comparant la compétitivité des espèces envahissantes à celle des espèces indigènes. Bien que généralement de plus petite taille que les espèces indigènes qu'elles déplacent (McGlynn 1999b), la supériorité compétitive des espèces invasives est en partie due à leur plus grande agressivité (Hölldobler & Wilson 1990, Holway & Suarez 1999, Human & Gordon 1999). Cependant, la raison majeure du déplacement compétitif des espèces indigènes vient de la capacité des espèces envahissantes à non seulement découvrir les ressources très vite, mais également à en défendre, de façon agressive, l'accès à toute autre espèce (Holway 1999, Hoffman *et al.* 1999, Delsine *et al.* 2001). Ce comportement constitue probablement une conséquence directe de leur unicolonialité qui, en réduisant la compétition intraspécifique, leur permet de rediriger une partie des ouvrières allouées normalement à la défense du territoire vers la recherche et l'accaparement des ressources.

*Compétition entre espèces envahissantes*

Les interactions compétitives entre espèces envahissantes ont été rarement étudiées. Chez ces espèces, l'effet de la compétition est d'autant plus marqué qu'elles expriment généralement une territorialité prononcée (Wheeler 1908, Haskins & Haskins 1965, Lieberberg & Kranz 1975, Wetterer & O'Hara 2002). La plupart des travaux mentionnent ainsi généralement leur distribution mutuellement exclusive, sans jamais que le rôle de la compétition ne soit clairement démontré.

Comme exposé plus avant, la compétition chez les fourmis peut s'exprimer : au niveau de l'individu, par des confrontations directes entre ouvrières (agressivité), ou au niveau de la colonie, c'est-à-dire au niveau du total des forces mises en présence. Cependant, l'agressivité ne semble pas jouer dans l'issue de la compétition entre espèces envahissantes (Von Aesch 2006). Il apparaît donc, comme le suggère Morrison (2000), que les différences de compétitivité entre ces espèces proviennent essentiellement de caractéristiques liées à la colonie : taille, vitesse de recrutement, ...

**3. Problématique et plan de la thèse**

La prédiction de l'établissement ou de l'expansion d'une espèce envahissante dans un nouveau milieu passe nécessairement par la compréhension des facteurs qui déterminent la sensibilité de ce milieu aux invasions. Dans les phases d'établissement et d'expansion, les

relations que développe l'espèce introduite avec son nouvel environnement sont déterminantes dans l'issue du processus d'invasion. Les relations interspécifiques qu'entretient une espèce introduite avec la communauté envahie sont donc parmi les facteurs les plus importants dans le succès d'une invasion : la présence de certains compétiteurs peut en effet conduire à limiter son établissement et sa prolifération (*in* Genton 2005). Les facteurs environnementaux, en modulant les effets de la compétition, constituent également des éléments indissociables du succès ou de l'échec de l'invasion.

Bon nombre d'invasions concernent les écosystèmes insulaires qui semblent plus sensibles aux introductions que les milieux continentaux (Simberloff 1995, D'Antonio & Dudley 1995, Sax *et al.* 2005). Aujourd'hui il n'est pas rare de trouver sur ces îles plusieurs espèces envahissantes qui coexistent (Reimer *et al.* 1990, Wetterer & O'Hara 2002, LeBreton 2003, Von Aesh 2006). De tels milieux présentent l'opportunité d'étudier les interactions compétitives entre ces espèces, afin notamment de mesurer l'importance de la compétition dans le succès d'invasion. La compréhension des interactions compétitives entre espèces invasives devrait permettre d'évaluer le succès d'établissement et d'expansion de nouveaux envahisseurs en fonction des espèces déjà présentes.

L'Ile de La Réunion compte un grand nombre d'espèces de fourmis introduites parmi lesquelles on trouve trois des six espèces de fourmis les plus potentiellement dangereuses pour les milieux qu'elles envahissent (**Chapitre 1**). Ce travail de thèse constitue la première étude réalisée sur la myrmécofaune de l'Ile. Jusqu'à aujourd'hui, peu d'éléments étaient connus sur l'écologie des fourmis de l'Ile, y compris celle des espèces envahissantes.

Un des premiers objectifs de ce travail a donc été d'étudier la distribution des trois espèces invasives : *P. megacephala*, *S. geminata* et *A. gracilipes*. Une fois parvenues à s'établir, ces espèces ne posent de problèmes que lorsqu'elles deviennent suffisamment abondantes (dominantes) pour avoir un impact sur la communauté envahie. Nous avons donc cherché à évaluer leur dominance en fonction des différents habitats de l'île. A partir de la pose d'appâts alimentaires, nous avons mesuré leur compétitivité afin de voir s'il existe des différences d'une part, entre les espèces invasives elles-mêmes et d'autre part, en fonction du type de milieu (**Chapitre 2**).

La relation entre aptitude compétitive et succès d'invasion a par la suite été étudiée à la lumière des résultats obtenus sur la distribution de ces trois espèces (**Chapitre 3**). Dans un premier temps, nous avons cherché à savoir si la distribution des deux espèces dominantes était la conséquence de préférences climatiques ou si la compétition avait conduit ces deux espèces à avoir une répartition géographique distincte. Dans un second temps, nous avons

étudié le rôle possible joué par la compétition dans le déclin des populations d'une espèce envahissante bien établie, à la suite de l'introduction d'espèces invasives plus compétitives.

Enfin, à La Réunion, comme ailleurs, tous les milieux ne présentent pas la même sensibilité aux invasions. Dans cette dernière partie, le succès invasif a été envisagé comme dépendant directement des conditions environnementales du milieu (**Chapitre 4**). Les résultats obtenus dans le second chapitre indiquent que la dominance des espèces invasive est liée à la structure de la végétation. Nous avons donc comparé le succès d'invasion en fonction du « degré d'ouverture du milieu », le long d'un gradient de végétation.

# CHAPITRE 1

---

**L'ILE DE LA REUNION ET SA MYRMECOFAUNE**

*Ce chapitre a fait l'objet d'un article publié (voir annexes):*

*Blard F., Dorow WHO, Delabie JHC (2003) Les fourmis de l'île de La Réunion (Hymenoptera : Formicidae). Bulletin de La Société Entomologique de France 108(2) : 127-137.*

## 1. L'île de la Réunion

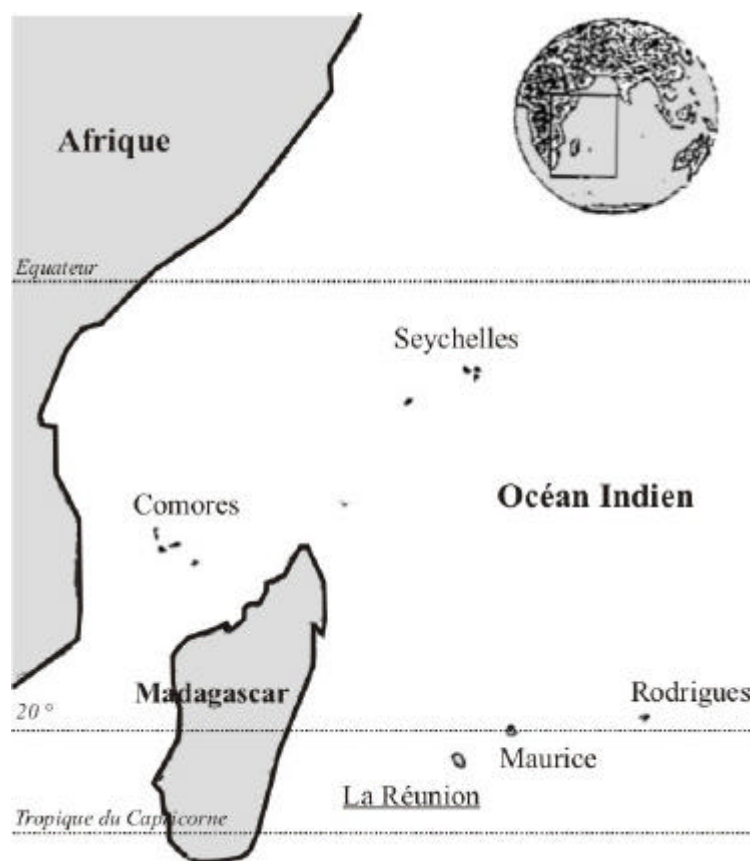
### 1.1. Situation géographique et contexte climatique

L'île de La Réunion (55°30'E, 21°00'S), située à 800 km à l'est de Madagascar, appartient, avec l'île Maurice et Rodrigues, à l'archipel des Mascareignes. D'une superficie de 2 512 km<sup>2</sup>, elle présente un relief très accusé qui culmine à 3 070 m avec le Piton des Neiges.

Le climat de La Réunion est tropical humide (Soler 1997). Il se caractérise par d'importantes variations qui s'observent tout au long de l'année, mais également selon l'altitude et l'orientation des reliefs par rapport aux alizés.

On distingue ainsi deux saisons : l'été (décembre à mars) qui correspond à la saison chaude,

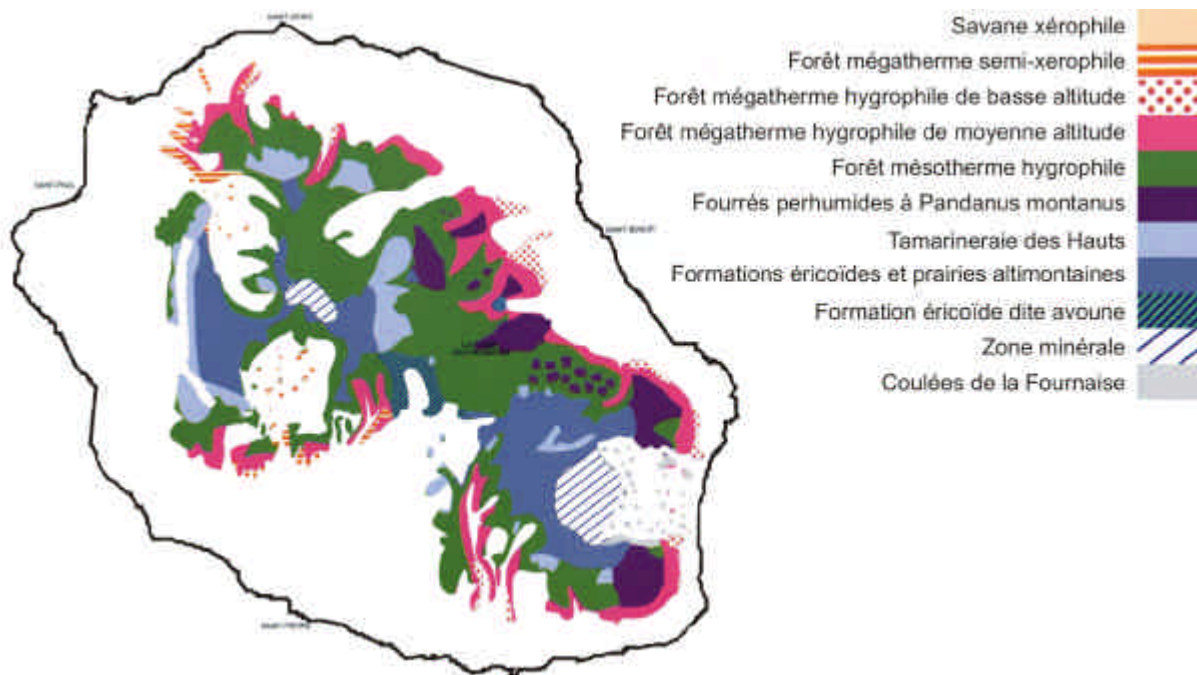
et l'hiver (avril à novembre) plus frais et moins pluvieux. Sur le littoral, les températures moyennes sont toujours assez chaudes variant entre 21°C l'hiver et 26°C l'été ; en revanche, elles diminuent progressivement avec l'altitude : à 1 500 m par exemple, les températures sont beaucoup fraîches et varient entre 12°C l'hiver et 17°C l'été (Soler 1997). Enfin le relief coupe l'île en deux grandes régions climatiques : La côte Est, ou côte « au vent » très arrosée (3 à 10 m/an) et la côte Ouest dite « sous le vent » qui reçoit moins de deux mètres par an et



**Figure 1.** Situation géographique de l'île de La Réunion dans l'Océan Indien.

de façon très irrégulière (Soler 1997). Cette dissymétrie dans le régime des pluies, couplé au contraste thermique lui aussi très marqué, entraîne une différence nette des formations végétales et de leur étagement sur chacune des deux côtes.

## 1.2. Les différents milieux



**Figure 2** Les principaux milieux à la Réunion (Source : T. Cadet, J. Figier ; Atlas de La Réunion 2003).

Des trois îles constituant l'archipel des Mascareignes, La Réunion est celle qui a conservé le plus grand nombre d'habitats intacts. Plus du tiers de la surface de l'île est encore recouvert de forêts ou de formations végétales primaires (Strasberg *et al.* 2005). C'est sur la côte « sous le vent » que ces habitats ont le plus souffert des activités humaines : sur certaines localités de la région ouest, les seuls milieux naturels demeurés intacts se trouvent au dessus de 2 000 mètres d'altitude (Strasberg *et al.* 2005). Malgré la jeunesse de l'île (2 millions d'années environ) ces milieux abritent une faune et une flore originale et diversifiée. Cette grande richesse n'est cependant pas également répartie sur l'île. On distingue 5 grands types de formations végétales :

### **La savane**

Cette formation à la strate herbacée continue, parsemée de quelques arbres et arbustes, s’étale sur toute la côte « sous le vent » jusqu’à une altitude de 200 mètres environ. Elle couvre une superficie d’environ 7 500 hectares et se caractérise par de fréquents incendies qui contribuent au maintien du paysage. Les conditions de sécheresse y sont particulièrement sévères, la pluviométrie ne dépassant pas les 1 000 mm/an.

### **La forêt semi-sèche**

Présente à l’origine sur une bande s’étalant de 200 à 750 m d’altitude, cette formation végétale, caractéristique de la côte sous le vent, ne subsiste à l’heure actuelle que sous forme de reliquats. Les champs de cannes et la savane de basse altitude recouvrent aujourd’hui la quasi-totalité de cet étage, qui n’occupe plus qu’1 % de sa surface originelle (Strasberg 1994). Seules quelques vestiges (très dégradés) subsistent encore dans des écarts montagneux difficiles d’accès. Malgré une strate arbustive assez bien fournie, la faible densité des grands arbres (excèdent rarement les 10 mètres) font du sous bois un milieu assez ouvert (Cadet 1977). Les espèces végétales présentes sont particulièrement bien adaptées aux conditions de sécheresse, les moyennes pluviométriques annuelles enregistrées étant comprises entre 1 000 et 1 500 mm et concentrées sur une courte période.

### **La forêt humide de basse et moyenne altitude**

Encore appelée forêt de « bois de couleur des bas », cette formation végétale occupe aujourd’hui une surface restreinte dont les principaux vestiges, localisés pour la majeure partie sur le secteur Est de l’île, sont assez fortement dégradés par endroit. Sur la côte sous le vent cette formation végétale s’étend entre 800 et 900 mètres d’altitude, contre 750 et 1 100 mètres sur la côte sous le vent.

Cet étage de la végétation présente une très grande diversité d’arbres, dont certains peuvent exceptionnellement dépasser les 30 mètres de haut. La strate arborée très dense contribue au maintien de conditions microclimatiques particulières (humidité importante, températures moyennes basses) dont les effets peuvent être accentués par une pluviométrie importante variant de 1 500 à 6 000 mm par an.

### **La forêt humide de montagne**

Cette formation végétale, la mieux conservée de toutes, se rencontre à partir de 800 m sur la côte au vent et à partir de 1 100 mètres sur la côte sous le vent. Elle est bornée à sa





limite supérieure par la végétation éricoïde qui commence à partir de 1 900 mètres et 2 000 mètres dans les secteurs Nord Ouest et Nord Est de l'île respectivement.

La canopée est moins dense que celle des forêts de moyenne et basse altitude permettant le développement d'une strate arbustive et herbacée bien fournie, composées notamment d'un grand nombre d'espèces de fougères.

Les conditions climatiques se caractérisent par des températures moyennes relativement basses (température moyenne annuelle : 17°C), des précipitations abondantes (2 000 à 10 000 mm/an), et la présence fréquente de brouillards.

Ces forêts humides de montagne incluent des communautés végétales atypiques, dominées chacune par une espèce particulière : la forêt à *Acacia heterophylla* (Tamarin des Hauts), les fourrés à *Philippia montana* et les fourrés hygrophiles à *Pandanus montanus*. Ces deux dernières communautés constituent sans doute les habitats les plus originaux : tandis que le sol des fourrés à *Philippia* est surmonté de façon continue d'une épaisse couche de matière organique (parfois de plus d'1 mètre d'épaisseur), celui des fourrés à *Pandanus* est constamment gorgées d'eau donnant au paysage des allures de zone marécageuse.

### **Les formations éricoïdes**

Cette formation végétale, caractéristique des sommets de l'île, se retrouve au dessus de 2 000 mètres d'altitude. Elle se caractérise par des fourrés plus ou moins denses composés d'arbustes, dont la taille n'excède pas les 5 mètres. Avec l'altitude, cette strate arbustive devient de plus en plus éparse et rabougrie laissant une place prépondérante à la roche volcanique nue.

A cette altitude, les températures sont les plus basses de l'île : les températures annuelles sont inférieures à 12°C et les gelées sont courantes durant les périodes les plus froides. De plus, en raison du fort degré d'ensoleillement, les écarts de températures durant la journée sont parfois très importants.

## **2. La myrmécofaune de l'île**

A ce jour, la myrmécofaune de la Réunion compte 35 espèces, réparties en 19 genres et quatre sous-familles. Depuis le dernier inventaire réalisé en 2003 (Blard *et al.* 2003), huit nouvelles espèces ont été récoltées (Tableau 2). Parmi celles-ci, plusieurs ont été observés dans des habitats remarquables

- *Serrastruma (ludovici ?)*. Cette espèce a été trouvée dans la forêt des Makes (Réserve biologique des Makes, alt. : 900-950 m). La colonie, peu peuplée, était présente dans un tronc d’arbre mort.

- *Monomorium* sp. 2. Cette espèce a été échantillonnée dans le milieu très humide que constitue les fourrés à *Pandanus* (Plaine des Palmistes, alt. : 838m). Les individus ont été récoltés sur des appâts, placés entre autres endroits au pied de *Pandanus montanus*. Le milieu dans lequel cette espèce a été trouvée et dans lequel elle semble constituer l’espèce dominante, lui confère un intérêt tout particulier.

- *Paratrechina* sp. 2. Cette espèce a été échantillonnée en grand nombre sur des appâts posés en pleine savane (Plateau Caillou, alt. : 151m).

Les autres espèces ont été trouvées en milieux anthropisés (zones urbaines ou terrains cultivés). Les premières observations laissent penser que la majorité d’entre elles, pour ne pas dire toutes, sont des espèces introduites. Ces espèces sont actuellement en cours de détermination.

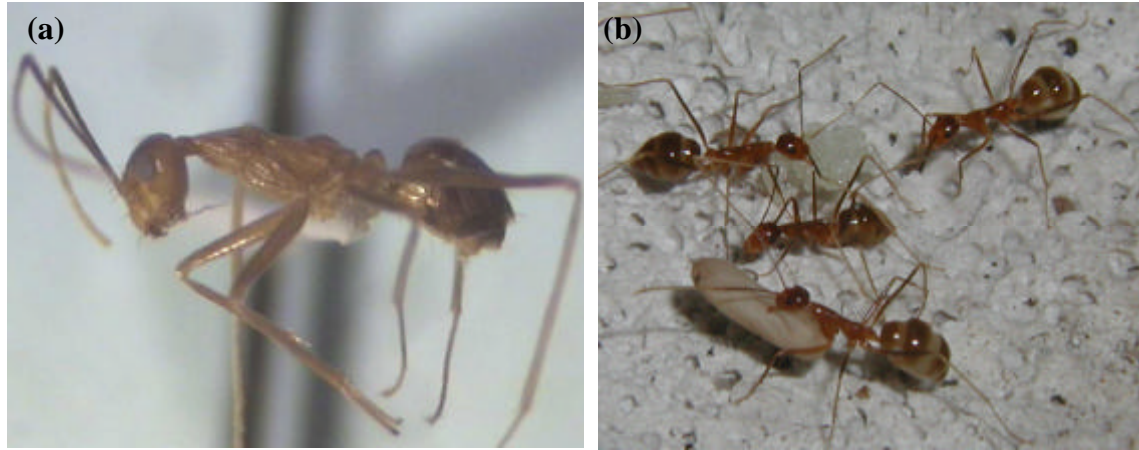
La Réunion ne compte qu’une espèce de fourmi endémique des Mascareignes, *Camponotus aurosus*, qui est également présente à l’île Maurice. Peu d’éléments sont connus sur la biologie de cette espèce qui semble être cantonnée aux habitats forestiers du Sud Est de l’île. Une autre espèce, *Solenopsis mameti*, voit sa distribution limitée à la zone Océan Indien. Récemment signalée à Madagascar où elle semble se répandre rapidement (Fisher *et al.* 1998), elle est également présente à l’île Maurice. Très commune sur l’île, cette espèce domine très largement les habitats forestiers de basse altitude.

La myrmécofaune de l’île se caractérise donc par une forte proportion d’espèces introduites, plus de la moitié d’entre elles appartenant au groupe des fourmis vagabondes. Bien que présentes essentiellement dans les milieux anthropisés, certaines de ces fourmis se retrouvent dans les milieux naturels. Il semble cependant que leur présence dans ces habitats soit principalement la conséquence de niches laissées vacantes (« opportunité de niche », Sea & Chesson 2002), la myrmécofaune caractérisant ces milieux étant relativement peu diversifiée.

Sur les six espèces considérées par Holway *et al.* (2002a) comme les plus dangereuses du fait leur impact sur les écosystèmes envahis, trois sont présentes à La Réunion : *Anoplolepis gracilipes*, *Pheidole megacephala* et *Solenopsis geminata*.

### 3. Les trois espèces envahissantes

#### 3.1. La « fourmi folle jaune », *Anoplolepis gracilipes*



**Figure 3.** *Anoplolepis gracilipes* : (a) ouvrière (spécimen en collection) (Photo : F. Blard) (b) ouvrières transportant du couvain (Photo : J. Rochat).

L'espèce est monomorphe (un seul type d'ouvrière). Les ouvrières mesurent environ quatre à cinq millimètres. Elles sont de couleur jaune avec l'abdomen un peu plus sombre, et sont aisément identifiables à leurs longues pattes, ainsi qu'à leurs longues antennes.

La présence de cette espèce sur l'île est signalée depuis 1895 où Forel (1895) indique qu'à cette date elle a entièrement infesté l'île et est directement responsable de nombreux dégâts sur la faune locale. A l'heure actuelle, elle est essentiellement observée dans les milieux anthropisés, où elle ne semble toutefois jamais atteindre de fortes densités.

Les colonies d'*A. gracilipes* sont typiquement polygynes, de huit à plus de 50 reines pouvant coexister dans un même nid (Rao & Veeresh 1991); Haines & Haines (1978) rapporte même le cas de nids abritant plus de 300 reines. Le nombre d'ouvrières peut varier quant à lui de 2 000 à plus 13 000 dans une même colonie (Haines & Haines 1978, Rao & Veeresh 1991). Bien que des vols de sexués ait pu être observé, cette espèce semble essentiellement se disperser par bourgeonnement (Haines & Haines 1978, Haines et al. 1994). Cette production de sexués est généralement liée à la saison des pluies (Baker 1976, Haines & Haines 1978).

Cette espèce peut atteindre de très forte densité dans les zones qu'elle envahit : sur l'île Christmas, les super colonies qu'elle a établie peuvent s'étendre sur plus de 500 hectares (Abbott 2006), avec par endroit des densité de plus de 20 millions d'ouvrières par hectare

(Abbott 2005). Elle niche principalement dans le sol ou encore dans la litière (Baker 1976), mais elle semble pouvoir également établir des colonies dans les arbres, en particulier au niveau de la couronne des palmiers (Haines & Haines 1978, Haines *et al.* 1994).

Une reine d’*A. gracilipes* peut pondre en moyenne 16 œufs par jour (Rao & Veeresh 1991). La durée totale du cycle de développement, de l’œuf à l’adulte, est d’environ 60 jours (Rao & Veeresh 1991). Tandis que la durée de vie moyenne d’une ouvrière est de 85 jours, celle d’une reine ne semble pas excéder les 138 jours (Rao & Veeresh 1991).

### **Impact**

*A. gracilipes* est capable d’envahir les milieux naturels et d’y atteindre de très fortes densités. Elle est responsable de la disparition de nombreuses espèces d’invertébrés aux Seychelles (Haines & Haines 1978, Feare 1999, Gerlach 2004), à Hawaii (Gillespie & Reimer 1993), sur l’île Christmas (O’Dowd *et al.* 2003) et dans d’autres îles du Pacifique (Lester & Tavite 2004). Aux Seychelles, son abondance et son agressivité, ont conduit à la disparition dans les zones envahies du scinque endémique *Mabuya seychellensis* (Feare 1999). Sur l’île de Bird (Seychelles), Feare (1999) rapporte qu’en plus de s’attaquer directement aux oisillons, *A. gracilipes* empêche la nidification de plusieurs espèces d’oiseaux.

Enfin, les populations d’homoptères peuvent être multipliées par cent dans les milieux envahis par *A. gracilipes* (Haines & Haines 1978), infligeant des dommages parfois irrémediables à la communauté végétale.

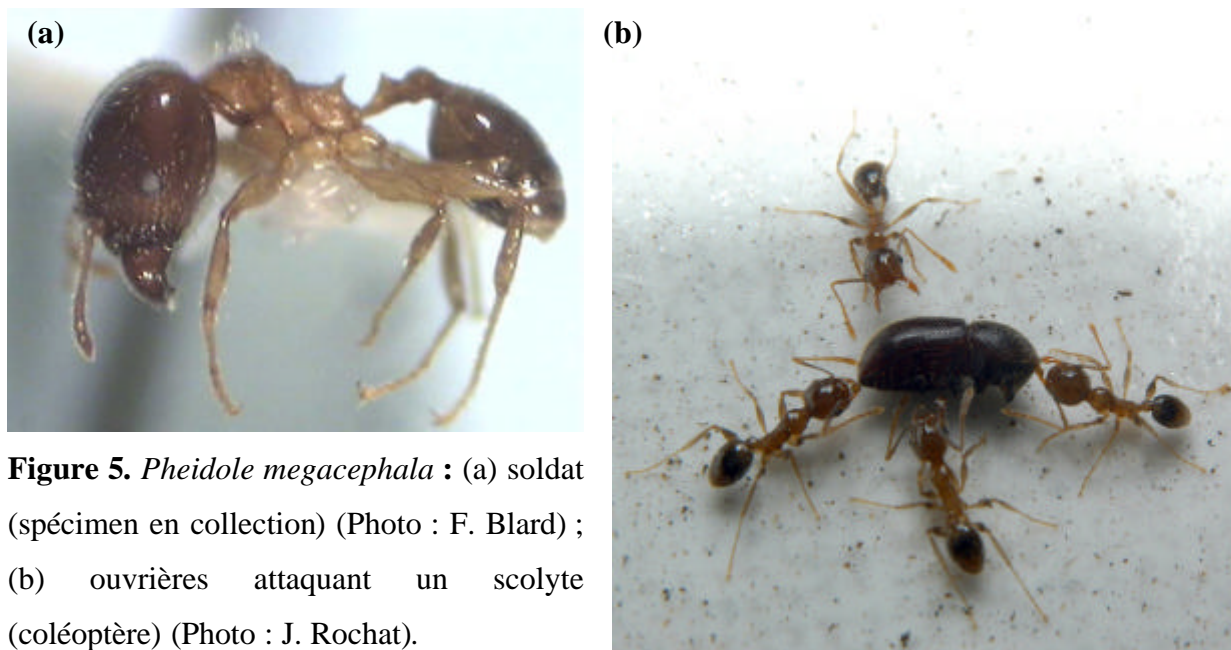
### **Distribution**

L’aire d’origine d’*A. gracilipes* fait débat : tandis que certains auteurs la considèrent comme provenant du continent Africain (Wilson & Taylor 1967) d’autres la voient originaire de la région asiatique (Wheeler 1910). Son expansion à l’échelle du globe semble très ancienne : sa distribution actuelle n’est pas très différente de celle qu’elle avait avant le début du siècle dernier (Wetterer 2005).



**Figure 4.** Répartition géographique d’*Anoplolepis gracilipes*.

### 3.2. La « fourmi à grosse tête », *Pheidole megacephala*



**Figure 5.** *Pheidole megacephala* : (a) soldat (spécimen en collection) (Photo : F. Blard) ; (b) ouvrières attaquant un scolyte (coléoptère) (Photo : J. Rochat).

L’espèce est dimorphique (présence de soldats) : la taille varie de deux millimètres pour les ouvrières au sens strict, à quatre millimètres pour les soldats. Ces derniers sont aisément identifiables à leur tête disproportionnée par rapport au reste du corps. Ces fourmis sont de couleur uniformément brune.

L’introduction de cette espèce sur l’île semble relativement récente, sa présence n’étant pas mentionnée avant la seconde moitié du XX<sup>ème</sup> siècle (tableau 2). Elle est largement répandue sur l’île et constitue avec *S. geminata* l’espèce dominante dans les milieux anthropisés, où elle peut atteindre de fortes densités.

Malgré son statut d’espèce envahissante, très peu d’éléments sont connus sur la biologie de cette espèce. Elle ne semble se reproduire qu’exclusivement par bourgeonnement (Passera 1994) et forme typiquement des super colonies pouvant s’étendre sur plusieurs dizaines d’hectares (Hoffman *et al.* 1999).

Une reine pond en moyenne 6 œufs par jour ; la durée totale du cycle de développement variant de 22 à 43 jours environ (Chang 1985).

Bien que semblant favoriser les habitats humides et ombragés (Hoffmann *et al.* 1999), elle semble capable de pouvoir s’installer dans tous types de milieux perturbés par les activités humaines. Cette espèce utilise une large variété de nids.

### **Impact**

Cette espèce est connue pour sa grande agressivité et son impact dramatique sur la faune d’invertébrés des milieux qu’elle occupe. Tandis qu’à Hawaii, de nombreuses espèces d’araignées ont complètement disparues des zones envahies (Gillespie & Reimer 1993), en Australie, c’est l’arthropofaune toute entière qui, en fonction des zones infestées, a vu son abondance réduite de 40 à 80 % (Heterick 1997, Hoffmann *et al.* 1999). Dans les milieux où elle est particulièrement abondante elle peut également réduire les populations de certains vertébrés (Wetterer & O’Hara 2002). Enfin son impact sur les communautés végétales peut être direct de part son goût pour la consommation de certaines graines, ou indirect par l’intermédiaire des populations d’homoptères qu’elle favorise (Bach 1991, Campbell 1994)

### **Distribution**

Originnaire d’Afrique (Wilson & Taylor 1967), cette espèce est maintenant largement répandue dans la plupart des régions tropicales du globe.





Figure 6. Répartition géographique de *Pheidole megacephala*.

### 3.3. la « fourmi de feu », *Solenopsis geminata*

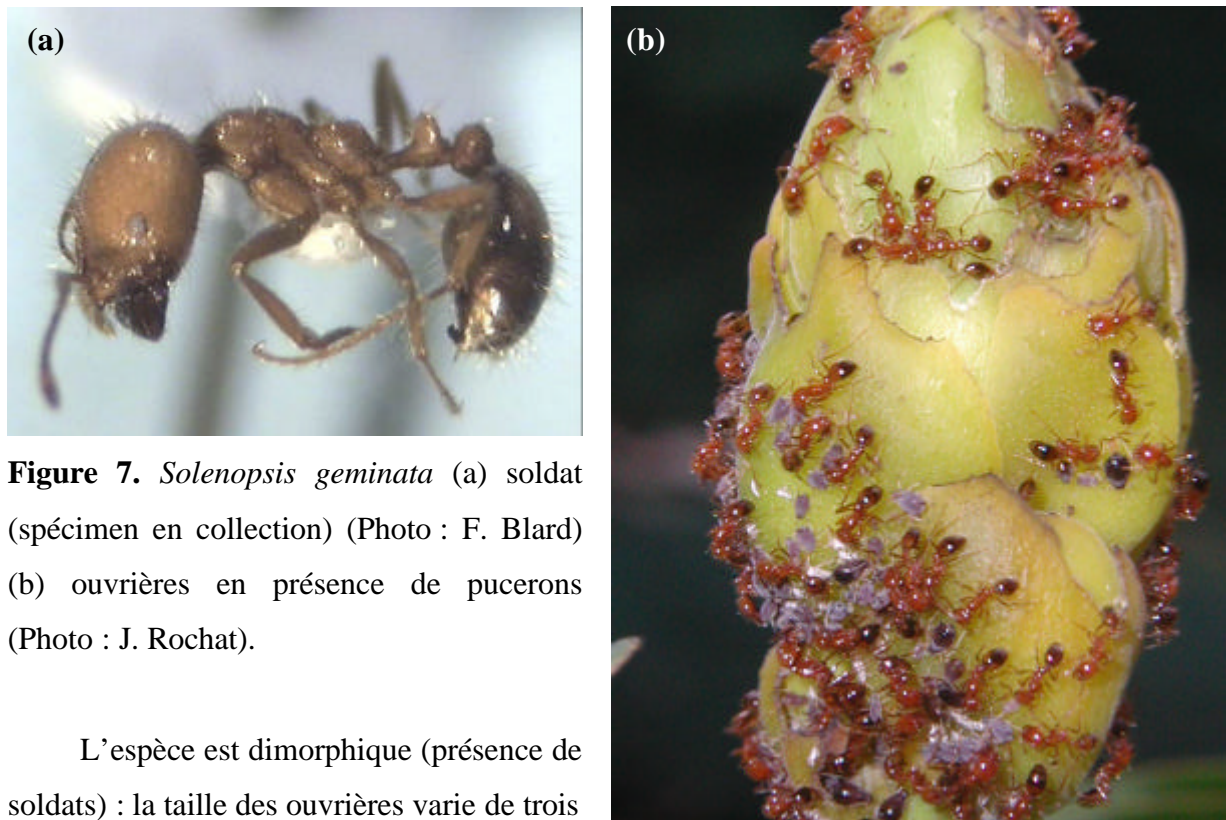


Figure 7. *Solenopsis geminata* (a) soldat (spécimen en collection) (Photo : F. Blard) (b) ouvrières en présence de pucerons (Photo : J. Rochat).

L’espèce est dimorphique (présence de soldats) : la taille des ouvrières varie de trois à huit millimètres environ. A La Réunion, l’espèce se présente sous deux formes : l’une rouge avec l’abdomen sombre, et l’autre entièrement noire. Comme pour *P. megacephala*, l’introduction de cette espèce à La Réunion semble relativement récente (tableau 2). L’absence d’écrits historiques relatant la présence de cette espèce pourtant très agressive et à la piqûre douloureuse, semble confirmer ce fait.



Chez cette espèce, les deux formes sociales, monogyne ou polygyne, peuvent exister dans une même zone géographique (Adams *et al.* 1976, MacKay *et al.* 1990). Alors que les colonies monogynes sont généralement indépendantes et défendent un territoire limité aux abords de la fourmilière (McInnes & Tschinkel 1995), les colonies polygynes ont davantage tendance à l’unicolonialité (Way *et al.* 1998). C’est dans ce dernier cas qu’elles atteignent leurs densités les plus fortes, pouvant aller de 4 à 20 nids par hectare (McInnes & Tschinkel 1995). Une colonie polygyne peut compter de 16 à 31 reines dans un même nid (Adams *et al.* 1976, MacKay *et al.* 1990) ; le nombre d’ouvrières est très variable mais peut dépasser la centaine de milliers pour les nids les plus imposants (Way *et al.* 1998). *S. geminata* se reproduit aussi bien par bourgeonnement que par essaimage, ce qui, par rapport aux autres espèces, lui confère un plus grand pouvoir de dispersion.

*S. geminata* est une espèce qui niche typiquement dans le sol, affectionnant plus particulièrement les milieux ouverts et bien ensoleillés (Perfecto & Vandermeer 1996) : dans les champs de canne à sucre, ses colonies migrent à la périphérie du champs lorsque la végétation devenue trop dense, ombrage une grande partie du sol (Chang & Ota 1990). Dans la plupart des cas, les colonies sont aisément identifiables par la présence de petits monticules de terre à l’entrée du nid.

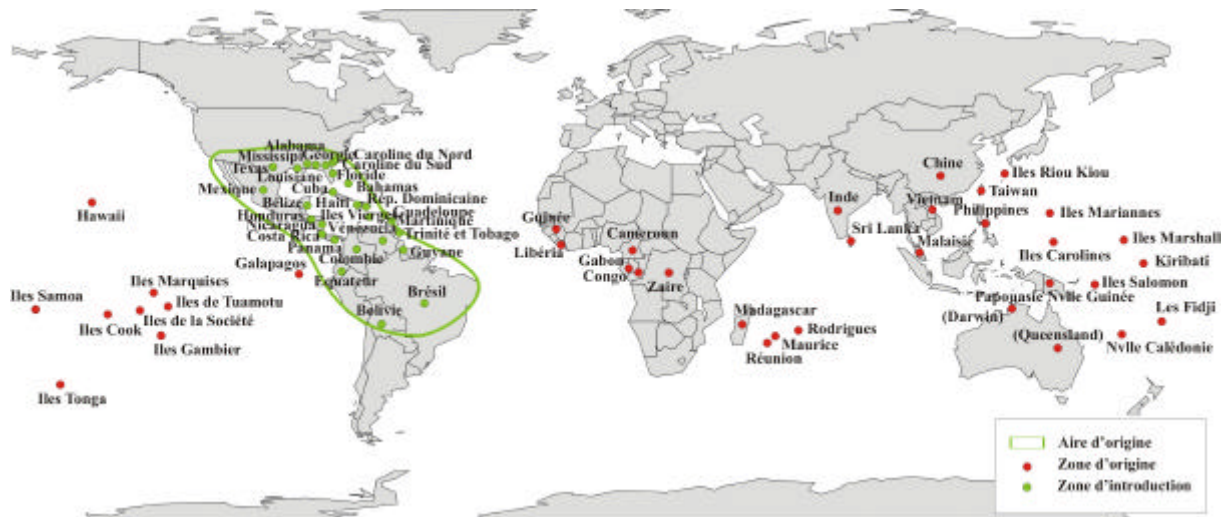
## **Impact**

Peu de données existent sur l’impact de cette espèce sur les populations d’invertébrés dans les milieux naturels. Cependant, son agressivité et son rôle de prédateur mis en évidence dans un grand nombre d’écosystèmes agricoles (Sivapragasam & Chua 1997, Way *et al.* 1998, Canas & O’Neil 1998), ne laisse aucun doute sur un tel impact. Elle est également connue pour s’attaquer à certaines espèces de reptiles (Williams & Whelan 1991), notamment aux jeunes tortues de mer (Wetterer & O’Hara 2002), ainsi qu’à plusieurs espèces d’oiseaux dont elle diminue considérablement le succès reproducteur (Kroll *et al.* 1973, Wetterer & O’Hara 2002). Sa présence s’accompagne souvent de l’explosion des populations d’homoptères (Risch & Carroll 1982) qu’elle défend contre les parasitoïdes (Carroll & Risch 1983). Sa présence sur les fleurs pourrait également diminuer leur fréquentation par les pollinisateurs (Carroll & Risch 1983). Enfin, en plus d’être granivore, elle consomme parfois directement certaines parties des plantes (Tennant & Porter 1991).

Il est important de noter que la piqûre de cette espèce est douloureuse et peut, dans certains cas, provoquer des réactions allergiques. Cependant, aucun choc anaphylactique résultant de ces piqûres n’a été rapporté à ce jour (Hoffman 1997).

## Distribution

Son aire d’origine semble s’étendre depuis le Sud Est des Etats-Unis jusque vers la partie Nord de l’Amérique du Sud (Trager 1991). Comme *A. gracilipes*, l’historique de son introduction dans d’autres régions du globe est assez ancien et semble se poursuivre encore de nos jours : arrivée à Hawaii en 1870 (Reimer *et al.* 1990), elle a été tout récemment signalé en Australie (Andersen *et al.* 2004).



**Figure 8.** Répartition géographique de *Solenopsis geminata*.

## CHAPITRE 2

---

**Les facteurs environnementaux comme condition de dominance des espèces exotiques.**

Article 1 - How environmental factors govern invasion success and competitive hierarchy among exotic ants: a case study on Reunion Island.

Ce chapitre fait l'objet d'un article soumis à *Austral Ecology* et dont nous présentons ici les principaux résultats.

## Introduction

De tous les organismes exotiques envahissants, les fourmis sont sans doute les plus destructrices. La Réunion compte un grand nombre d'espèces introduites dont *Pheidole megacephala*, *Solenopsis geminata* et *Anoplolepis gracilipes* sont particulièrement connues pour leur impact écologique sur les milieux qu'elles envahissent.

A l'heure actuelle, peu de choses sont connues sur ces espèces à La Réunion, notamment concernant la menace qu'elles peuvent présenter pour les différents habitats de l'île. Ces espèces ne posent de problèmes pour les milieux qu'elles envahissent que lorsqu'elles deviennent suffisamment abondantes. Nous avons donc étudié leur degré de dominance dans les communautés de fourmis de différents milieux (urbains, agricoles et naturels). Au travers de cette étude, nous avons cherché à savoir (1) si les espèces envahissantes sont présentes dans tous les milieux, (2) si leur dominance varie en fonction du type de milieu, et si oui, (3) est ce que les facteurs environnementaux qui caractérisent ces milieux peuvent expliquer ces différences ?

## Méthode

Cette étude a été menée sur 31 stations réparties sur l'ensemble de l'île : dix dans la région Ouest, sept dans la région Nord, sept dans la région Est et huit dans la région Sud. Dans chacune de ces quatre régions, les stations ont été choisies le long d'un gradient altitudinal.

La myrmécofaune a été échantillonnée à partir d'appâts (thon en boîte) posés en début de matinée et relevés deux heures après. Sur chacune des stations, plusieurs paramètres environnementaux ont été mesurés (pourcentage de couverture de la végétation, ...).

## Résultats – Conclusions

Les résultats présentés dans cette partie montrent que la dominance des espèces de fourmis des différentes communautés échantillonnées varie énormément en fonction du type de milieu et de l'altitude. Sur 31 stations prospectées, 21 ont révélé la présence de fourmis : tous les appâts posés dans les formations naturelles situées au dessus de 1 000 m sont restés vides. A ces altitudes, les fourmis ne semblent présentes que dans les zones proches des habitations.

Tous les milieux réunionnais ne sont pas envahis : les formations naturelles échantillonnées n'ont révélé la présence d'aucune espèce envahissante. Les espèces *P. megacephala* et

*S. geminata* ne sont en effet dominantes que dans les milieux anthropisés. Dans ces habitats, leurs abondances respectives varient cependant en fonction des précipitations annuelles: *S. geminata* est dominante dans les zones les plus arrosées de l'île, tandis que *P. megacephala* est plus abondante dans les zones sèches.

Nos résultats montrent que la structure de la végétation est un facteur clé dans la dominance du milieu par ces espèces invasives. L'influence de la structure de la végétation sur les conditions de température et d'humidité est bien connue. Ainsi, la température diminuant avec l'augmentation de la couverture végétale, l'absence d'espèces invasives dans les milieux naturels échantillonnés pourrait traduire leurs limites physiologiques aux conditions de températures. En effet, le grand nombre d'appâts restés inoccupés, et la présence de fourmis vagabondes comme *Technomyrmex albipes*, suggèrent que ces milieux ne sont pas écologiquement saturés. Il est donc probable que les conditions microclimatiques particulières qui caractérisent les milieux naturels réunionnais, situés en altitude ou dans les secteurs les plus arrosés de l'île, aient jusqu'à maintenant contribué à les protéger de toute invasion par les fourmis envahissantes.

Enfin, nous avons montré que les trois espèces envahissantes ont des aptitudes très différentes à la compétition: sur l'ensemble des milieux échantillonnés, *A. gracilipes* n'a jamais été observée sur les appâts. Ce résultat suggère que cette espèce est d'une part, rare à l'échelle de l'île, et que, d'autre part, elle est moins compétitive que *P. megacephala* et *S. geminata*.

## Article n°1

### **How environmental factors govern invasion success and competitive hierarchy among exotic ants: a case study on Reunion Island.**

*Blard F. (soumis à Austral Ecology)*

#### **Abstract**

Management of invasive species is a major stake for the conservation of natural areas. As invasive species can dominate the communities they invade, I have examined how environmental conditions affected competitive performances of invasive and other ground foraging ant species present in Reunion Island. Using baits experiments, I have analysed the changes in the competitive hierarchy within ant communities in three different habitat types (urban, agricultural and natural). Among the three invasive species known in Reunion Island, only two were observed on baits. The expected dominance of these two invasive species was observed only in anthropogenic habitats. In natural habitats, ants were observed only in lowlands, with no invasive species in closed canopy stations. Our results show that habitat use by ant species, and especially invasive ones, strongly depends on both the climate and the “degree of openness” of the habitat. The vegetation structure, in regulating temperature through its effect on microclimate, seems to be the main factor explaining the low penetration of invasive species into the shaded natural habitats. This study emphasizes the key role of abiotic factors in the invasion processes and in the variation in the extent to which communities are invaded.

#### **Introduction**

Biological invasions are now recognised as one of the most important threats to biodiversity, particularly in insular ecosystems (D'Antonio & Dudley 1995, Simberloff 1995, Sax *et al.* 2005). Among invading organisms, invasive ants are the most destructive, with negative effects on native ant communities (Porter & Savignano 1990, Holway 1998b, Sanders *et al.* 2003), arthropod faunas (Lubin 1984, Porter & Savignano 1990, Jourdan 1997) and vertebrates (Feare 1999, Meek 2000, Jourdan *et al.* 2001), as well as an influence on the entire ecosystem. Invasive ants are characterised by the intrinsic ability that a species can achieve unicoloniality (i.e., the absence of colony boundaries within populations resulting in the lack of intraspecific territoriality over extended areas), a high rate of activity, a rapid recruitment of food resources and an aggressive behaviour that allow them to dominate, and

also structure, most of the communities they invade (Porter & Savignano 1990, Holway 1998, Holway *et al.* 2002a, Hoffmann *et al.* 1999, Morrison 2000). Because of this competitive dominance, the abundance and distribution of these species is often more limited by abiotic factors than by interspecific competition. Understanding how environmental conditions influence habitat use appears to be important to evaluate the vulnerability of habitats to the invasion processes. While the competitive advantage of invasive ants is well documented, relatively few studies have investigated the role of abiotic factors in the invasion success (Holway 1998a, Holway *et al.* 2002b, Thomas & Holway 2005).

Among the 27 known ant species on Reunion Island, more than 50% are tramp species (Blard *et al.* 2003), of which three are considered the most widespread and damaging invasive ants (Holway *et al.* 2002a): *Pheidole megacephala* (the big-headed ant), *Anoplolepis gracilipes* (the yellow crazy ant) and *Solenopsis geminata* (the tropical fire ant); the impact of *P. megacephala* and *A. gracilipes* are known to be the most severe. The abundance and richness of native ant species and other invertebrates are dramatically reduced where *P. megacephala* is present (Vanderwoude *et al.* 2000): this species can eliminate from 42 to 85 % of invertebrate fauna (Hoffmann *et al.* 1999). In Hawaii (Gillespie & Reimer 1993) and in Seychelles (Haines & Haines 1978, Haines *et al.* 1994, Gerlach 2004), *A. gracilipes* was responsible for the loss of a large part of the arthropod fauna; it is also known to prey on newborn pigs, dogs, cats and chickens (Haines *et al.* 1994) and to cause nest failure in some bird species (Feare 1999).

Our knowledge of these species is the result of systematic collections. However information is sparse on their ecological preferences and the potential threat that these ant species could represent for Reunion's habitats.

This study examines the structure of ant communities in relationship to features of the physical environment. Using baits, we analysed interspecific differences in resource monopolisation ability between ant species in different habitat types and we asked the following questions. (1) Are invasive species present in all main habitat types in Reunion Island? (2) Are there differences in the competitive abilities of the ants among habitat types? and (3) Which environmental factors are the best predictors to explain the observed differences in ant abundance?

**Table 1** - Environmental data of each study sites (note: bait in stations 24 to 31 had no ants). Natural habitats abbreviations are: MT= mountain thicket, RF= rainforest, S= savanna, SF= secondary forest, W= wet vegetation.

n° station	Regions	Altitude (m)	Habitat type	Ground features (% of ground cover)					Vegetation structure (% cover)				Climate	
				Vegetation	Concrete	Bare soil	Litter	Rock	Herbaceous	Shrub	Trees	Crop	rainfall (mm.year-1)	temperature (°C.year-1)
1	south	42	Urban	20	80	0	0	0	45	50	5	0	3093	23.9
2	east	51	Urban	20	80	0	0	0	78	20	2	0	3409	23.3
3	east	53	Agricultural	78	0	5	15	2	0	0	0	100	3409	23.3
4	north	71	Urban	20	80	0	0	0	75	23	2	0	1203	23.6
5	west	74	Urban	50	47	2	1	0	75	20	5	0	514	25.1
6	south	150	Natural (RF)	60	0	0	35	5	20	0	80	0	3093	23.9
7	west	151	Natural (S)	65	0	0	0	35	95	4	1	0	617	21
8	south	180	Agricultural	70	0	0	30	0	0	0	0	100	3093	23.9
9	west	242	Urban	25	75	0	0	0	80	15	5	0	617	21
10	north	293	Agricultural	65	0	5	30	0	0	0	0	100	1203	23.6
11	east	440	Natural (SF)	55	0	5	40	0	2	5	93	0	4836	21
12	west	500	Agricultural	60	0	0	40	0	0	0	0	100	617	21
13	north	557	Urban	20	80	0	0	0	95	4	1	0	1567	22.3
14	north	580	Agricultural	68	0	2	30	0	0	0	0	100	1567	22.3
15	west	742	Urban	45	50	0	5	0	83	15	2	0	617	21
16	east	748	Natural (SF)	75	0	0	25	0	30	10	60	0	4078	16.4
17	east	838	Natural (W)	99	0	0	1	0	35	65	0	0	4078	16.4
18	south	839	Urban	25	75	0	0	0	60	35	5	0	1232	18.3
19	west	886	Agricultural	55	0	0	45	0	0	0	0	100	1080	14.9
20	east	1139	Urban	45	55	0	0	0	80	15	5	0	4078	16.4
21	south	1258	Urban	24	50	25	0	1	64	35	1	0	2363	13.8
22	west	1430	Urban	50	50	0	0	0	83	15	2	0	1080	14.9
23	south	1582	Urban	20	80	0	0	0	79	20	1	0	2363	12
25	west	1788	Natural (SF)	94	0	1	5	0	35	15	50	0	1400	11.2
26	west	2038	Natural (MT)	40	0	0	0	60	5	95	0	0	1400	11.2
27	north	1398	Natural (RF)	85	0	0	15	0	10	25	65	0	3794	18
28	north	1844	Natural (SF)	88	0	1	1	10	20	25	55	0	2583	12.7
29	north	1921	Natural (MT)	94	0	3	3	0	5	95	0	0	2583	12.7
30	east	1376	Natural (RF)	80	0	0	2	0	5	25	70	0	3117	14
31	south	1125	Natural (RF)	50	0	5	45	0	5	20	75	0	1639	17.8



## Methods

### *Study area and study sites*

Reunion is a small oceanic island (2512 km<sup>2</sup>) situated in the Indian Ocean (21°06S 55°36E). This volcanic island is characterised by a tropical climate subject to markedly regional contrasts because of reliefs. The mean annual rainfall varies from 500 mm/year in the western part (leeward coast) to more than 7.000 mm/year in the eastern part of the island (windward coast). On the coast, the mean temperatures vary from 21°C in winter to 26°C in summer, whereas in altitude mean temperatures are cooler (from 12°C in winter to 17°C in summer). The urban and cultivated areas cover almost half of the island. This anthropogenic pressure is more severe in the lowlands (<1 000 m) and in the western part of the island (Strasberg *et al.* 2005). Only one third of the island contains intact habitats, whereas the remaining part is affected in a variable manner by the invasion of introduced species (Strasberg *et al.* 2005).

The study was conducted in 31 stations spread out over the island. To account for climatic variability, ten, seven, seven and height stations were selected in the western, the northern, the eastern and the southern part of the island respectively. All stations were located along an altitudinal gradient. In each region, three habitat types were sampled: urban stations (defined by the presence of dwelling homes); agricultural stations (characterized by sugar-cane which is the main crop in Reunion Island); and natural stations (defined by the lack of built structures and the presence of an important vegetation cover). The number of stations in each habitat type was approximately proportional to the area occupied by each habitat type in the landscape of each region.

At each station, a variety of environmental parameters were measured. The percent horizontal ground cover of vegetation, buildings, concrete, soil, rocks and litter were estimated visually (Table 1). The importance of herbaceous, shrub, and tree cover was also evaluated according the same method (Table 1). Temperature and rainfall data were provided by meteorological stations (Météo France or CIRAD Réunion) located near the studied stations (Table 1).

### *Sampling*

Tuna baits were used to sample ant communities and estimate the interspecific dominance. A baiting session consisted of placing at each station, 10 baits (spaced 25m apart) along two linear transects. Pilot trials showed that 70 to 90 % of ground-foraging ant fauna is sampled using this method. Baits were set out during the morning when temperatures were mild and it was not raining. After two hours, ants were collected, placed in a plastic bag and taken to the

**Table 2** – Percents of baits occupied by each sampled species at the different habitat types. Numbers in brackets indicate the number of stations where the species occurred

	Urban areas			Agricultural areas			Natural areas		
	0 - 500m n=5 stations	500 - 1000m n=3 stations	> 1000m n=4 stations	0 - 500m n=4 stations	500 - 1000m n=2 stations	0-500m n=3 stations	500 - 1000m n=2 stations	> 1000m n=9 stations	
<b>Invasive species</b>									
<i>Pheidole megacephala</i>	49 <sup>a</sup> (5)	51.7 <sup>a</sup> (3)	18.7 <sup>b</sup> (4)	59.2 <sup>a</sup> (3)	36.3 <sup>a</sup> (2)	17.5 <sup>b</sup> (1)	0	0	
<i>Solenopsis geminata</i>	38 <sup>a</sup> (5)	37.5 <sup>a</sup> (3)	0	52.5 <sup>b</sup> (3)	0	0	0	0	
<b>Tramp species</b>									
<i>Paratrechina bourbonica</i>	5 <sup>a</sup> (1)	3.8 <sup>a</sup> (2)	32.5 <sup>b</sup> (2)	11.3 <sup>a</sup> (2)	0	15 <sup>a</sup> (2)	7.5 <sup>a</sup> (1)	0	
<i>Paratrechina longicornis</i>	12.5 (1)	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Monomorium pharaonis</i>	2.5 <sup>a</sup> (1)	0	0	0	0	40 <sup>b</sup> (1)	12.5 <sup>a</sup> (1)	0	
<i>Monomorium floricola</i>	5.8 <sup>a</sup> (3)	2.5 <sup>a</sup> (1)	0	5 <sup>a</sup> (1)	0	0	0	0	
<i>Tetramorium simillimum</i>	2.5 <sup>a</sup> (2)	0	0	2.5 <sup>a</sup> (2)	0	0	0	0	
<i>Tetramorium insolens</i>	0	0	0	8.8 (2)	0	0	0	0	
<i>Technomyrmex albipes</i>	6.3 <sup>a</sup> (2)	2.5 <sup>a</sup> (1)	0	5 <sup>a</sup> (2)	7.5 <sup>a</sup> (1)	35 <sup>b</sup> (1)	0	0	
<b>Others</b>									
<i>Brachymyrmex cordemoyi</i>	14.5 <sup>a</sup> (5)	7.5 <sup>a</sup> (2)	10 <sup>a</sup> (1)	11.3 <sup>a</sup> (4)	27.5 <sup>b</sup> (2)	27.5 <sup>b</sup> (1)	13.8 <sup>a</sup> (2)	0	
<i>Brachymyrmex</i> sp.	0	0	0	0	0	5 (1)	0	0	
<i>Camponotus aurosus</i>	0	0	0	0	0	17.5 (1)	0	0	
<i>Cardiocondyla</i> sp.	6.3 <sup>a</sup> (4)	0	0	2.5 <sup>a</sup> (1)	0	0	0	0	
<i>Monomorium</i> sp.	0	0	0	0	0	0	16.7 (1)	0	
<i>Paratrechina</i> sp.	0	0	0	2.5 <sup>a</sup> (1)	0	13.8 <sup>b</sup> (2)	0	0	
<i>Solenopsis mameti</i>	0	12.5 <sup>a</sup> (2)	0	5 <sup>b</sup> (2)	22.5 <sup>a</sup> (1)	71.3 <sup>c</sup> (2)	0	0	
<i>Tetramorium</i> sp.	0	0	10 <sup>a</sup> (1)	0	0	2.5 <sup>b</sup> (1)	0	0	
<b>No ants</b>	1.5 <sup>a</sup>	6.7 <sup>b</sup>	59.4 <sup>c</sup>	1.9 <sup>a</sup>	33.8 <sup>d</sup>	10 <sup>b</sup>	60 <sup>c</sup>	100 <sup>e</sup>	

Numbers on horizontal lines with the same letters are not significantly different at  $p < 0.05$  two species

laboratory for enumeration and species identification. Baiting sessions were conducted twice from February to April 2004 (hot wet season) and twice from August to October 2004 (cool dry season).

### *Data analysis*

Ecological dominance, expressed as the proportion of baits occupied, was used to assess competitive dominance among ant species between habitats. I defined a dominant species as one that occurs at the largest proportion of baits, thus monopolising the majority of the available food resource in the studied station. A log-likelihood ratio test was performed to compare proportions of baits occupied by each species at different habitat types and altitudes. A multiple comparison test was performed to separate differences between habitat types and altitudes.

Relationships between ant species abundance and variables that may influence their distribution were investigated with Canonical Correspondence Analysis (CCA) (Ter Braak 1986). This statistical method combines correspondence analysis with a multiple regression technique such that axes are linear combinations of habitat variables that maximize the dispersion of species in relation to these variables. CCA determines predictors that best account for the variance of species assemblage and identifies species that tended to occur at the same location. Species present at only one site were not included in the analysis. Cluster analysis was performed on CCA results by the UPGMA method (Unweighted Pair-Group Method with Arithmetic mean), allowing to group species in relation to environmental variables. All tests were performed using SYSTAT 9 (1999), except CCA analysis that was computed with R, in vegan package (R Development Core Team 2004).

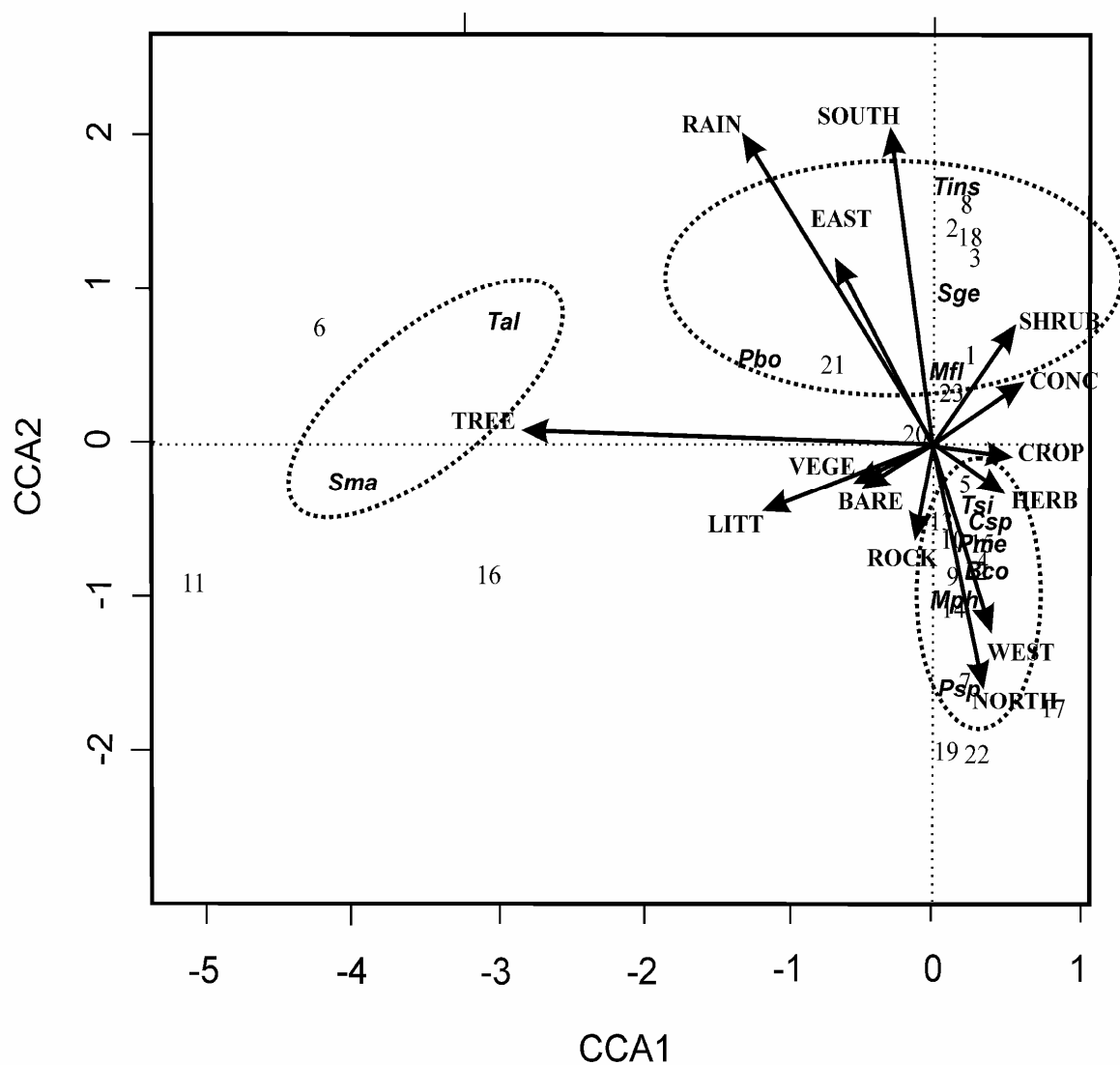
## **Results**

### *Habitat use and dominance status of ant species*

A total of 18 different ant species were observed on baits, representing the most common ground foraging omnivorous ants occurring on Reunion Island (Blard et al. 2003). The density and diversity of the species varied dramatically among different habitat types and altitude (Table 2). Ants were found at 23 of the 31 bait stations. In all natural habitat stations situated above 1.000m, ants were not observed on baits, but their presence was noted around habitations.

The two invasive ant species, *P. megacephala* and *S. geminata* were the dominant species in urban and agricultural habitats. In these habitat types where they generally coexist, they

**Fig. 1** - CCA ordination diagram for ant species as related to environmental variables. Species abbreviations are: Bco= *Brachymyrmex cordemoyi*, Csp= *Cardiocondyla* sp., Mfl= *Monomorium floricola*, Mph= *Monomorium pharaonis*, Pbo= *Paratrechina bourbonica*, Psp= *Paratrechina* sp., Pme= *Pheidole megacephala*, Sge= *Solenopsis geminata*, Sma= *Solenopsis mameti*, Tal= *Technomyrmex albipes*, Tins= *Tetramorium insolens*, Tsi= *Tetramorium simillimum*. Arrows indicate environmental variables : West, North, South and East = Regions, Rain= annual rainfall, Temp= mean annual temperature, Litt= % litter, Vege= % vegetation, Bare= % bare soil, Rock= % rock, Conc= % concrete, Herb= % herbaceous cover, Tree= % tree cover, Shrub= % shrub cover, Crop= % crop cover. Numbers correspond to station numbers (see table 1).



occupied 80 to 90 % of baits (Table 2). In contrast, *A. gracilipes* was not observed on baits in the three habitat types sampled. Among these invasive species, only *P. megacephala* was found above 1.000m (1.582m maximum elevation) but at significantly lower densities than in lowland stations ( $\text{Chi}^2= 73.97$ ,  $\text{df}=5$ ,  $p<0.05$ ).

Among the non invasive ant species, *Brachymyrmex cordemoyi* and *Paratrechina bourbonica*, were the most widespread and were present in all habitat types at different altitudes (Table 2). The number of baits occupied by *P. bourbonica*, a cold tolerant tramp species (Wetterer 1998), varied significantly with altitude and habitat type ( $\text{Chi}^2= 32.74$ ,  $\text{df}=5$ ,  $p<0.05$ ), occupying more baits above 1.000m around habitations than in other sampled stations (Table 2).

The dominant species changed with habitat type. Subordinate species in anthropogenic habitat, such as *Solenopsis mameti*, *Technomyrmex albipes* or *Monomorium pharaonis*, became dominant in natural habitats where they occurred at the majority of the baits (Table 2). However, many baits remained empty in all natural habitats (Table 2). Among the invasive species, only *P. megacephala* was observed in natural habitats, but at a single station (station 7, savanna). In this particular habitat, which was very dry and characterised by a low tree cover (Table 1), the big-headed ant was observed to monopolise significantly less baits than in anthropogenic habitats ( $\text{Chi}^2=73.97$ ,  $\text{df}=5$ ,  $p<0.05$ ).

#### *Influence of environmental conditions*

The environmental factors and their relative contribution to the CCA are given in Table 3. The first three axes are accounted for 78.69 % of the total inertia (Table 3). The percentages of tree cover and litter cover were the main factors that contributed to the formation of axis 1. Regions and annual rainfall contributed to the formation of axis 2 on the CCA diagram, with the west and north regions strongly correlated and opposed to the south and east regions (Fig. 1). This illustrates the important contrast in climatic conditions between leeward and windward coasts, especially marked by differences in precipitations.

Cluster analysis performed on CCA results revealed that ant communities were strongly influenced by environmental factor and could be organised into three groups of species (Fig. 1) : *S. mameti* and *T. albipes* were more abundant in habitats characterised by a continuous layer of tree canopies (stations 6, 11, 16); *P. bourbonica*, *Tetramorium insolens*, *Monomorium floricola* and *S. geminata* were present mainly in open anthropogenic stations where mean annual rainfall is high (stations 1,2,3,8,18,20,21,23), whereas the species of the

**Table 3** – Summary statistics for Canonical Correspondence Analysis.

	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	Axis 5
<b>Eigenvalues</b>	0.7766	0.5822	0.3242	0.2841	0.0735
<b>Cumulative variance (%)</b>	36.3134	63.5368	78.6962	91.9805	95.4173
<b>Canonical coefficients</b>					
WEST	0.1428	-0.4278	0.0848	-0.3213	-0.0897
NORTH	0.1267	-0.5602	-0.0426	0.3592	0.1299
EAST	-0.2043	0.3574	-0.0743	-0.0230	-0.3913
SOUTH	-0.1046	0.6958	0.0892	-0.0654	0.2451
Annual rainfall (RAIN)	-0.3969	0.6117	-0.0216	0.0619	0.0502
Mean annual temperature (TEMP)	-0.0327	0.0131	0.3311	0.0875	0.0949
Vegetation (VEGE)	-0.1202	-0.0704	-0.1517	-0.2593	0.6783
Concrete (CONC)	0.2208	0.1355	-0.1006	0.2321	-0.6585
Bare soil (BARE)	-0.1394	-0.0675	0.7136	-0.0257	0.1029
Litter (LITT)	-0.3256	-0.1291	-0.0896	0.1680	0.6381
Rock (ROCK)	-0.0337	-0.2246	-0.1321	-0.9276	-0.0735
Herbaceous (HERB)	0.1691	-0.0982	-0.0611	-0.2011	-0.6090
Shrub (SHRU)	0.1792	0.2722	0.1289	0.0423	-0.4744
Tree (TREE)	-0.9868	0.0302	-0.0896	0.0130	-0.0673
Crop (CROP)	0.1609	-0.0268	-0.0588	0.1364	0.6549

third group (*Tetramorium simillimum*, *Cardiocondyla* sp., *B. cordemoyi*, *M. pharaonis*, *Paratrechina* sp. and *P. megacephala*) were more abundant at the driest open habitat stations (stations 4,5,7,9,10,12,13,14,15,17,19,22). Furthermore, although *P. megacephala* and *S. geminata* coexisted in urban and agricultural areas, their abundances were related to precipitations: *P. megacephala* was the dominant species in the western coast region, whereas it was *S. geminata* in the much more humid eastern coast region.

## Discussion

### *Effect of environmental conditions on community composition*

Using CCA analysis, our data showed that changes in ant species composition and abundance are strongly linked to modifications of the habitat structure. The vegetation structure, through its effect on microclimate as regulator of temperature, could play a key role on ant community structure. In the studied communities, the two aggressive species, *P. megacephala* and *S. geminata*, were clearly dominant only in open anthropogenic habitats. In these habitats, temperatures are more elevated compared to others habitats because of the warming effect of buildings and large areas of concrete, called the “Urban Heat Island” effect (Landsberg 1981). Our results suggest that *S. geminata* is a typical “open habitat” species; it requires high temperatures for the development of its larvae and pupae (Cokendolpher & Francke 1985), which could explain why this species is generally absent from forests (Jeanne

1979, Buren 1982), or occurs at very low densities (Andersen & Reichel 1994, Vasconcelos 1999, Barberena-Arias & Aide 2003). Also, the absence of *S. geminata* or *P. megacephala* from the cool and shaded natural habitats may be interpreted as the representation of the limit of their physiological thermal tolerance. Indeed, many studies have shown that ecologically dominant species have a limited thermal tolerance (Cerda *et al.* 1998, Bestelmeyer 2000, Cerda 2001), as confirmed by the presence of *P. megacephala* in savanna, but at a fewer number of baits than in other habitats. In this open habitat type, at the sunniest and warmest places, the drought conditions are severe (mean temperature of the coldest month is  $>18^{\circ}\text{C}$  and annual rainfall  $<1\ 000$  mm). Under such extreme conditions, as our results show, subordinate species are known to have better performances (Cerda *et al.* 1998, Cerda 2001). These results suggest that the distribution of *P. megacephala* and *S. geminata* was strongly influenced and limited by temperature stress. Moreover, the changes in the competitive hierarchy of species such as *S. mameti* or *T. albipes*, which constitute subordinate species in anthropogenic habitats and dominant species elsewhere, confirm the central role of vegetation structure in influencing the composition of ant communities. Because the dominance of invasive species also acts as a structuring force of communities (Porter & Savignano 1990, Hoffmann *et al.* 1999, Morrison 2000), it is difficult to determine for these species if this change in the competitive hierarchy is mainly due to the absence of invasive species or due to particular abiotic conditions that favour them.

The abundance of ant species on baits appeared to be clearly correlated with variations in precipitation; however, the patterns differed among species. *S. geminata* and the associated species (*P. bourbonica*, *M. floricola*, *T. insolens*) were most abundant in wet regions. Conversely, *P. megacephala*, *T. simillimum*, *Cardiocondyla* sp., *Brachymyrmex cordemoyi*, *M. pharaonis*, and *Paratrechina* sp. seemed to prefer dry areas. These results suggest that, in Reunion Island, habitat use by ant species strongly depends on climate, especially rainfall, at the regional scale, and on the “degree of openness” of the habitat at the local scale.

#### *Implications for conservation of Reunion Island's natural areas*

In Reunion Island, our observations support the idea that invasive ants invade preferentially disturbed habitats such as urban areas or agricultural fields (Ness & Bronstein 2004). However, the limited penetration of natural habitats by some species, such as *P. megacephala* or *A. gracilipes*, contrasts with studies in other parts of the world (Hoffmann 1998, Hoffmann *et al.* 1999, O'Dowd *et al.* 2003, Gerlach 2004). The great number of baits remained empty in the natural habitats and the presence of opportunist tramp species, such as

*T. albipes*, illustrate that these habitats do not seem ecologically saturated, creating favourable niche opportunities conditions (Lebreton *et al.* 2005). Also, the main factors limiting the establishment of invasive species in these habitats appeared to be caused by environmental conditions. Many studies have demonstrated the importance of abiotic factors in the variation in the extent to which communities are invaded (Holway *et al.* 2002b, Krushelnycky *et al.* 2005, Thomas & Holway 2005). In Reunion Island, a large part of untransformed natural habitats are either at high altitudes or at low elevation, especially on the windward coast (Strasberg *et al.* 2005). At high altitude, the climate is characterised by constant low temperatures (due in part to permanent cloud cover) and high rainfall (3 000 to 11 000 mm/year) that seems to be suitable for a limited number of ant species, such as several Ponerinae (Rochat *et al.* 2004). In lowlands, because of a particular geographical situation (windward coast), the cooling effect of tree cover on microclimate is enhanced by annually high rainfalls (>4 000 mm/year) which contribute to decreasing soil temperatures. These particular climatic conditions may explain in part why these habitats have not already been invaded and until now appeared to be protected against invasion. Thresholds may exist for temperature and humidity for which each invasive species is susceptible to invade such cool and shaded habitats. From an ant's perspective, minor changes in these conditions can explain why in other tropical insular systems these particular ant species can become established and spread over such habitats. Field experiments as ours should be conducted in different insular regions aiming to compare and to define more precisely the importance of microclimate conditions on the vulnerability of natural habitats to invasion.

#### *Competition among invasive species*

Our study emphasizes the key role of abiotic factors in the invasion processes. However, the absence of *A. gracilipes* on baits indicates that interspecific competition also plays an important role in invasion success. Our results show that a competitive hierarchy exists among invasive species. Though *A. gracilipes* is known to be a dominant and aggressive species (Flucker & Beardsley 1970, Reimer 1994, O'Dowd *et al.* 2003, Gerlach 2004), it was rare and appeared to be a lesser effective competitor than the other invasive species, *P. megacephala* and *S. geminata*: *A. gracilipes* was never abundant enough or aggressive enough to control the baits (Blard, *in prep.*). Morrison (1996) observed the same pattern in Polynesian islands where *S. geminata* and two species of *Pheidole* were dominant. Though the dominance of *P. megacephala* and *S. geminata* can to a lesser extent constitute a barrier to further introduction of exotic ant species, the arrival of an additional invasive ant, such as the



little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, or the Argentine ant, *Linepithema humile*, would likely break the fragile equilibrium in place and could radically transform the present communities. As the conservation of native areas requires the ecological management of invasive organisms, manipulative studies should be performed to investigate the competitive relations between the six most widespread, abundant and damaging invasive ants (Holway *et al.* 2002a) and also to predict which combination of species can coexist. Abiotic conditions of the environment should be considered when interpreting observations from these studies.

## CHAPITRE 3

---

### **Compétition entre espèces envahissantes : l'avantage du nombre.**

Article 2 - Interactions between two invasive species: the role of competition on invasiveness.

Article 3 - A “real-false” invasive species: the case of the yellow crazy ant on Reunion Island.

Ce chapitre fait l'objet de deux articles présentés ici dont le premier sera prochainement soumis à *Ecological Entomology* (article n°2) et le second est en préparation (article n°3).

## Introduction

La présence d'espèces envahissantes notamment dans les milieux insulaires, peut être considérée comme le résultat de colonisations successives. En ce sens, les interactions compétitives entre les espèces déjà établies et les nouveaux envahisseurs (potentiels) constituent un élément clé dans l'issue du processus d'invasion. Bien que de nombreuses études aient clairement démontré la supériorité compétitive des espèces envahissantes vis-à-vis des espèces indigènes, peu d'attention a été donnée aux interactions entre espèces invasives. Pourtant, la plupart des zones géographiques compte déjà une ou plusieurs espèces envahissantes qui, en dominant les communautés, représentent une première « barrière écologique » à toute nouvelle invasion. Mieux comprendre les interactions compétitives entre espèces invasives devrait permettre de mieux appréhender la succession d'espèces lors de nouveaux épisodes d'invasion et d'évaluer ainsi le succès d'établissement et d'expansion de nouveaux envahisseurs en fonction des espèces déjà présentes.

La Réunion compte trois des six espèces les plus dangereuses pour les milieux qu'elles envahissent : *A. gracilipes*, *P. megacephala* et *S. geminata*. Bien que leurs dates d'introduction ne soient pas connues, la présence d'*A. gracilipes* est signalée dès 1895, date à laquelle elle était déjà très abondante. L'introduction de *P. megacephala* et *S. geminata* semble postérieure à l'arrivée d'*A. gracilipes* (elles sont toutes les deux signalées avant 1954) sans que l'on parvienne toutefois à définir leur ordre d'arrivée.

A l'heure actuelle, ces trois espèces coexistent dans les milieux anthropiques de basse altitude : *P. megacephala* et *S. geminata* représentent les deux espèces dominantes, leurs densités respectives variant en fonction des endroits ; tandis qu'*A. gracilipes* est devenue plus rare, ses populations semblant avoir déclinées depuis un siècle.

La théorie de l'écologie des communautés prédit que des espèces écologiquement proches, comme c'est le cas ici, ne peuvent coexister que si leurs niches écologiques sont suffisamment différentes. Ainsi, les interactions compétitives entre deux espèces peuvent conduire soit à une différenciation de niche afin qu'elles puissent coexister, soit à l'exclusion d'une des deux espèces.

Dans une première partie (article n°2), nous avons cherché à déterminer la part liée aux préférences climatiques et celle liée à la compétition dans la distribution de *P. megacephala* et *S. geminata*.

Dans une seconde partie (article n°3), au travers de l'étude du succès de prospection d'*A. gracilipes* (c'est-à-dire le nombre d'ouvrières recrutées sur les appâts), nous avons voulu déterminer si la compétition avec *P. megacephala* et *S. geminata*, arrivées postérieurement sur l'île, pouvait être une explication à la diminution des niveaux de populations d'*A. gracilipes*.

## Méthode

### Article n°2

L'étude a été menée sur 14 stations de basse altitude (< 1 000 m) parmi lesquelles huit sont situées dans des zones urbaines et six dans des champs de canne à sucre. La myrmécofaune a été échantillonnée à partir d'appâts (thon en boîte) posés en début de matinée et relevés deux heures après. Les données climatiques ont été obtenues à partir de stations météorologiques situées à proximité des stations échantillonnées (CIRAD ou Météo France).

### Article n°3

L'étude a été menées sur deux sites : l'un situé en zone urbaine et où *A. gracilipes* coexiste avec *S. geminata* et *P. megacephala*, et l'autre situé dans un milieu « naturel perturbé » où *A. gracilipes* est la seule espèce envahissante. Sur chacun de ces sites, le succès de prospection d'*A. gracilipes* a été estimé en observant le nombre d'ouvrières présentes sur les appâts posés. Les observations ont eu lieu sur deux périodes de la journée : le matin (8h00-10h00) et l'après midi (14h00-16h00).

## Résultats – Conclusions

Les résultats présentés dans cette partie montrent que l'issue de la compétition entre espèces envahissantes va dépendre essentiellement du nombre d'ouvrières que chacune des colonies va pouvoir mobiliser pour contrôler les ressources.

Dans la première partie, nous avons montré que *S. geminata* est plus compétitive que *P. megacephala* et qu'elle a une préférence marquée pour les milieux humides (précipitations <1500 mm/an). Dans ces milieux, le nombre maximum d'ouvrières recrutées par *S. geminata* est significativement plus important que dans les zones sèches. Ce résultat pourrait s'expliquer par le fait que, nichant spécifiquement dans le sol, les conditions d'humidité du sol dans les habitats les plus secs, ne lui permettent pas d'établir des colonies aussi populeuses que dans les zones humides.

La niche écologique de *P. megacephala* semble plus large que celle de *S. geminata* : sa distribution est davantage limitée par la présence de *S. geminata* que par les conditions

climatiques. En effet, dans les zones humides, le nombre moins important d'ouvrières de *S. geminata* sur les appâts durant la saison hivernale permet à *P. megacephala* de mieux accéder aux ressources disponibles.

Bien que moins compétitive, *P. megacephala* parvient à se maintenir sur les zones dominées par *S. geminata* grâce à une vitesse de recrutement supérieure. Le nombre d'ouvrières de *P. megacephala* présentes durant les 20 premières minutes qui suivent la pose de l'appât, est deux fois plus important dans les zones dominées par *S. geminata* que dans les zones où *P. megacephala* est dominante. Ce résultat montre que *P. megacephala* a la capacité d'adapter son comportement de fourragement en fonction de la densité de *S. geminata*, atteignant très rapidement le nombre minimum d'ouvrières nécessaires à la défense d'une ressource dans les zones dominées par celle-ci.

Dans la seconde partie, nos résultats montrent que l'arrivée d'espèces envahissantes plus compétitives constitue une explication possible à la diminution des populations d'une espèce invasive déjà établie. En effet, de tous les facteurs pris en compte pour expliquer le succès de prospection d'*A. gracilipes*, le premier en importance est la présence d'un compétiteur sur l'appât. Comme attendu, *P. megacephala* et *S. geminata*, sont les deux espèces à avoir la plus forte influence limitante sur la présence d'*A. gracilipes* sur les appâts. Cependant il apparaît également que la proportion d'appâts occupés par cette dernière n'est pas significativement différente entre les milieux où *P. megacephala* et *S. geminata* sont présentes et ceux où elle est la seule espèce envahissante : des espèces comme *S. mameti*, espèce endémique des Mascareignes, et *P. bourbonica*, originaire de la Réunion, sont elles aussi capables de réduire l'efficacité de prospection d'*A. gracilipes*. Finalement, à La Réunion, cette espèce n'est jamais suffisamment abondante ou suffisamment agressive pour contrôler une ressource et devenir dominante. A la lumière de ces résultats il est probable que les zones géographiques où cette espèce pose des problèmes correspondent à des situations particulières où la myrmécofaune est pauvre et naïve.

## Article n°2

### **Interactions between two invasive species: the role of competition on invasiveness.**

*Blard F. and Rochat J. (soumis prochainement à Ecological Entomology)*

#### **Abstract.**

1. A lot of areas shelter coexisting invasives species. Hence interspecific relations between a new introduced species and the invaded community play a key role in its invasion success: presence of a superior competitor can limit the establishment and the spread of the invader.
2. In Reunion Island the dominance of the two invasive species *P. megacephala* and *S. geminata* varies among sites. In this study, we investigated if this pattern is due to interspecific competition rather than environmental factors such as climatic conditions.
3. *S. geminata* dominated areas with high rainfall whereas *P. megacephala* was the dominant species in drier areas. However, although *S. geminata* really prefers humid conditions, our results indicate that *P. megacephala* was tolerant to both humid and dry conditions.
4. The results showed an asymmetric competition between *S. geminata* and *P. megacephala*. Hence *S. geminata* which is the competitively dominant species limits the expansion of *P. megacephala* to dry areas. Climatic niche partitioning due to competition promote coexistence between the two invasive species.
5. In humid areas, the competitive exclusion of *P. megacephala* did not occur because of an adaptative behaviour: *P. megacephala* recruited workers more rapidly in areas where *S. geminata* was the dominant species than in areas where it was not.
6. Heterogeneity of climatic conditions in invaded areas promote coexistence of competing invasive species.

#### **Introduction**

Invasion of ecosystems by exotic species has increased for the last decades (Lodge 1993) and is now recognised as one of the most important threats to biodiversity, particularly in insular ecosystems (D'Antonio & Dudley 1995, Simberloff 1995, Sax *et al.* 2005). Insular communities can be considered as the result of successive colonisations including invasive species. Therefore the interactions between the incomers and the target community appear clearly important in the outcome of the invasion process. Though numerous studies were focused on the superior competitive ability of invasive species against the native fauna they

invade (Petren & Case 1999, Juliano *et al.* 2002, Holway & Suarez 1999), less attention has been given to competitive interactions among invasive species themselves. Yet, a lot of islands shelters a large amount of invasive species (Duyck *et al.* 2006, LeBreton 2003, Von Aesh 2006). To understand how invasive species interact and coexist will provide useful informations to predict future invasions, as success or failure of establishment and spread of a new incomer may depend on invasive species established already.

Ants are among the most successful invaders (Moller 1996). They outcompete local fauna causing important damages in abundance and diversity of a large part of indigeneous invertebrates (Human & Gordon 1996, Porter & Savignano 1990). Invasive ants share numerous ecological characteristics such as the intrinsic possibility that a species can achieve unicoloniality (i.e. having no colony boundaries within populations resulting in the absence of intraspecific territoriality over extended areas), a high rate of activity, a rapid recruitment to food resources and an aggressive behaviour that allow them to dominate, and also to structure, most of the communities they invade (Porter & Savignano 1990, Hoffmann *et al.* 1999, Morrison 2000, Holway *et al.* 2002). The high similarities of their life traits make these species likely to compete directly and aggressively, the competitive interactions being more intense when the species are ecologically closed (Reitz & Trumble 2002). When several dominant species coexist, Mosaic patterns illustrate how competition is a structuring force in ant communities: many authors describe the competitive exclusion of invasive species in islands (Wheeler 1908, Fluker & Bearsley 1970, Wetterer & O'Hara 2002). Such situations are interesting to evaluate the role of niche differentiation in community assembly.

Among the 27 known ant species on Reunion Island, more than 50% are introduced species (Blard *et al.* 2003), of which three are considered the most widespread and damaging invasive ants (Holway *et al.* 2002): *Anoplolepis gracilipes* (the yellow crazy ant), *Pheidole megacephala* (the big-headed ant) and *Solenopsis geminata* (the tropical fire ant). Though the dates of introduction of these invasive ants in Reunion Island are unknown, *A. gracilipes* has been recorded since at least 1895 (Forel 1895) and the arrival of *P. megacephala* and *S. geminata* seems to be more recent, probably before 1954 (Mamet 1954). These three species coexist in lowland anthropogenically modified habitats. In these areas, *P. megacephala* and *S. geminata* dominate ant communities, their densities varying according to the sites.

Reunion Island is characterised by important climatic contrasts between regions. As the geographic pattern of distribution of *P. megacephala* and *S. geminata* may be explain by different preferences to climatic conditions, this study was focussed on the climatic component of their niche. Dominance patterns of *P. megacephala* and *S. geminata* was used

to analyse their field distribution addressing two questions : (1) does field distribution of these two invasive species illustrate climatic niche partitioning ? and if yes, (2) is that niche partitioning due to competition ?

## **Materials and Methods**

### *Study area and study sites*

Reunion Island is an oceanic island (2 512 km<sup>2</sup>) situated in the Indian Ocean (21°06S 55°36E). This volcanic island is characterised by a tropical climate subject to markedly regional contrast because of relief. The mean annual rainfalls vary from 500 mm/year on the western part (leeward coast) to more than 7 000 mm/year in the eastern part of the island (windward coast). On the coast, the mean monthly temperatures are warm, varying to 21°C in July from 29°C in January (Soler 1997). The urban and cultivated areas cover almost the half of the island. The anthropogenic pressure is more severe in the lowlands and in the western part of the island (Strasberg *et al.* 2005).

The study was conducted at 14 lowland stations (<1 000 m altitude): eight urban stations and six agricultural stations, located around the island. The urban stations were defined by the presence of dwelling homes and the agricultural stations were characterized by sugar-cane fields which is the main crop in Reunion Island. Temperature and rainfall data were provided by meteorological stations (Météo France or CIRAD Réunion) located near the studied stations.

### *Sampling*

Tinned tuna baits were used to sample the ant species and to determine the pattern of interspecific dominance. A baiting session consisted in putting at each station, 10 baits placed at a distance of 25m each other and arranged along two parallel transects. Baits were set out during the morning and once being placed were observed every 20 minutes during 120 minutes. At each observation the ant species and the number of individuals per species present at each bait were recorded. Baiting sessions were conducted twice during February to April 2004 (hot wet season) and twice during August to October 2004 (cool dry season).

### *Data analysis*

Ecological dominance, expressed as the proportion of baits occupied, was used to assess competitive dominance among ant species among the studied stations. The dominant species



was defined as the one that occurs at the largest proportion of baits, thus that was monopolising the most part of the available food resource at the station.

The presence of *P. megacephala* and *S. geminata* at baits was analysed using a logistic binomial model as a function of the climatic parameters (mean annual rainfall and mean annual temperatures), the season (hot wet season and cool dry season), the presence/absence of the other species (*P. megacephala* for *S. geminata* and *S. geminata* for *P. megacephala*) and their second order interactions. We used standard stepwise model simplification procedures to eliminate non-significant terms from the model. We started from the most complex model including all variables and factors and the second order interactions, testing interactions first and then simple order effects. The significance of each term was assessed through the change in deviance between models with and without the term using a Chi-square test. The less significant terms were removed successively, ending with a minimum adequate model in which all remaining terms are significant ( $p < 0.05$ ).

The rapidity of food discovery was estimated in comparing the time when the first workers were observed at the baits occupied by *S. geminata* and by *P. megacephala* according to their dominance status at the studied station. A log-likelihood ratio test was performed to compare proportions of baits occupied at each time for the two species.

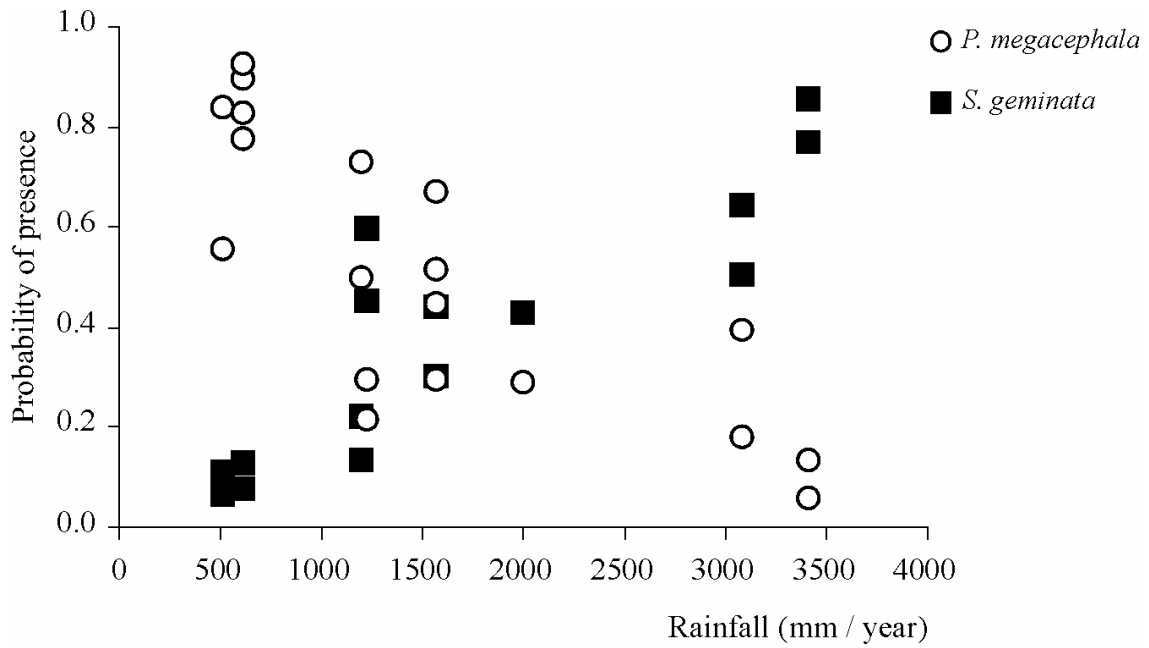
The variation of the number of workers at baits (i.e the recruitment) was also analysed for *S. geminata* and *P. megacephala* when one or the other is the dominant species at the studied station. The recruitment was considered to begin at  $t_0$  when the first workers was observed at baits ; starting from this time, the mean number of workers per baits observed every 20 minutes are evaluated. Every 20 minutes since  $t_0$ , the number of workers was compared applying a Kruskal-Wallis one way analysis of variance.

Finally, the maximum of workers observed at baits was compared using a non parametric Mann-Whitney U test for *S. geminata* and *P. megacephala* according to their dominance status at the studied station.

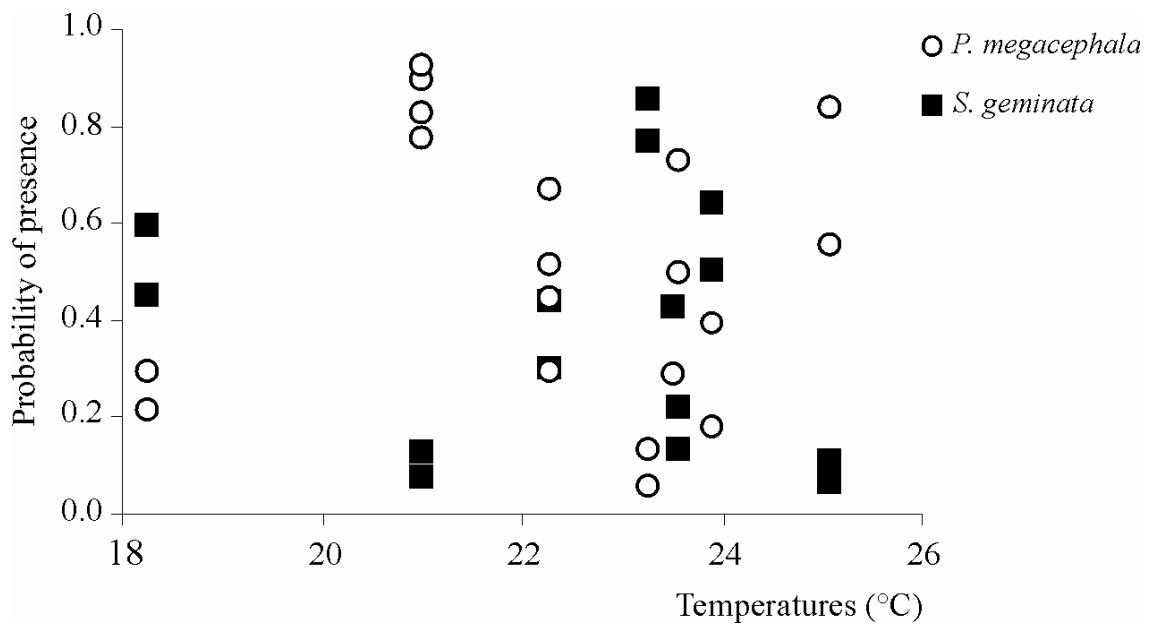
## Results

The studied stations were all dominated by *P. megacephala* and *S. geminata*. At the stations where *S. geminata* is the dominant species, it occupied 74% of the baits and *P. megacephala* 18% of the baits, whereas at the stations where *P. megacephala* is the dominant species, it occupied 69% of the baits and *S. geminata* 16% of the baits.

**Fig 1-** Relationship between mean annual rainfalls at studied sites and the probability of presence of the two invasive species *P. megacephala* and *S. geminata* at baits.



**Fig 2-** Relationship between mean annual temperatures at studied sites and the probability of presence of the two invasive species *P. megacephala* and *S. geminata* at baits.



**Table 1**– Logistic regression testing relationship of presence of *P. megacephala* and *S. geminata* to climatic parameters (mean annual rainfall and mean annual temperatures), the season (hot wet season and cool dry season) and the presence/absence of the other species (*P. megacephala* for *S. geminata* and *S. geminata* for *P. megacephala*). The final adequate model is presented for the two species.

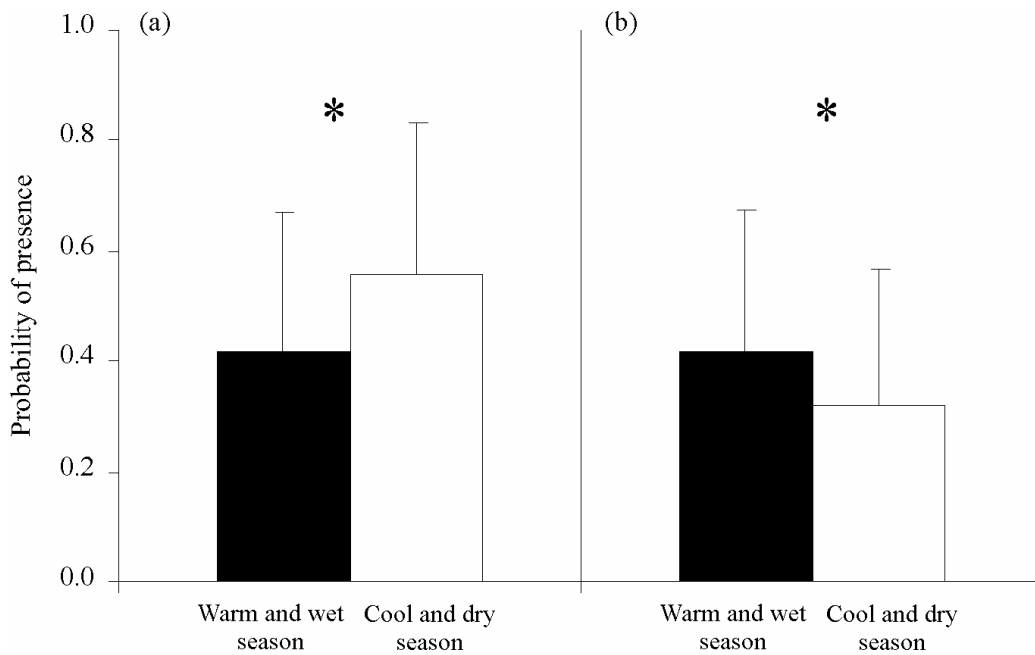
Variables, factors and Interactions	<i>Pheidole megacephala</i>				<i>Solenopsis geminata</i>			
	df	Coefficients (SE)	Deviance Chi2	p	df	Coefficients (SE)	Deviance Chi2	p
Intercept		14.40 (3.78)				- 9.19 (4.38)		
Rainfall	1	- 0.016 (3.3x10 <sup>-3</sup> )	114.08	0	1	0.012 (0.0035)	149.42	0
Temperature	1	- 0.52 (0.16)	8.19	<0.001	1	0.26 (0.19)	17.33	<0.001
Season	1	- 2.68 (1.37)	13.21	<0.001	1	- 0.29 (0.11)	7.97	<0.001
<i>S. geminata</i>	1	- 0.46 (0.15)	9.78	<0.001				
<i>P. megacephala</i>						ns	ns	ns
Rainfall x Temperature	1	6.6e-4 (1.4x10 <sup>-4</sup> )	23.35	<0.001	1	- 4.6x10 <sup>-4</sup> (1.5x10 <sup>-4</sup> )	15.66	<0.001
Season x Temperatures	1	0.13 (0.060)	5.09	<0.05		ns	ns	ns

### Effect of climatic conditions

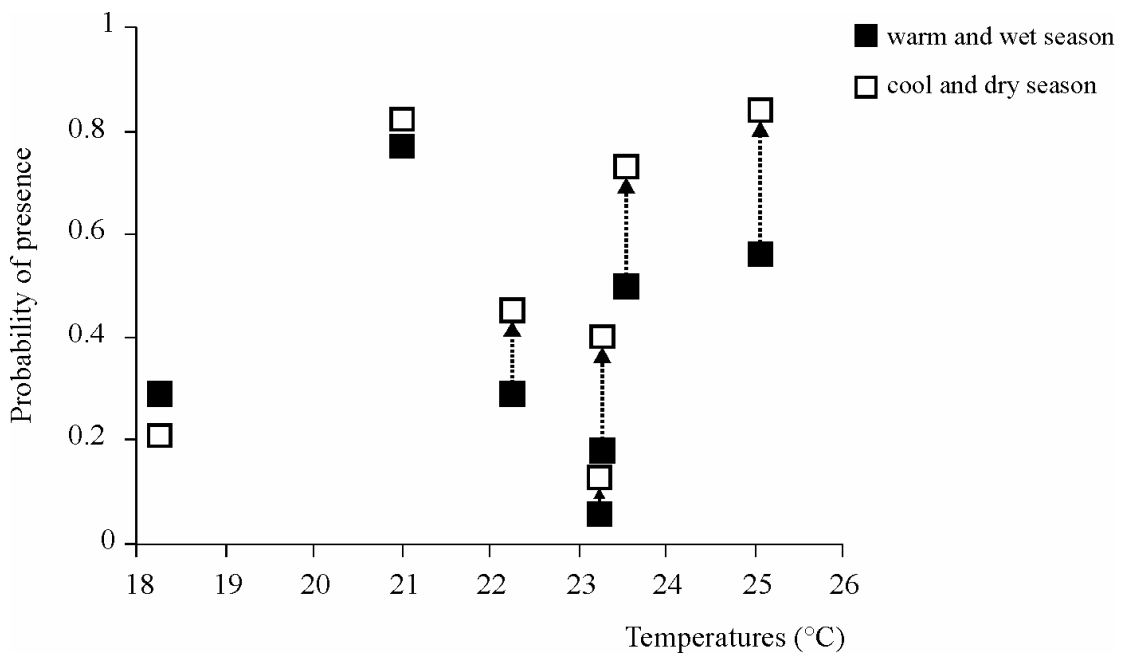
Temperatures, rainfall and the interactions had a significant effect on the probability of presence of the two species (Table 1). However results showed markedly differences in responses of the two species to these factors (Table 1). The probability of presence of *S. geminata* workers at baits increased significantly with annual rainfalls and mean temperatures (Fig 1; Fig 2). By contrast, the probability of presence of *P. megacephala* workers at baits decreased significantly with annual rainfalls and mean annual temperatures.

The season had a significant effect on the probability of presence of ants of the both species (Table 1). However this effect is opposite depending on the species: the probability of presence of *P. megacephala* was significantly lower at the hot and wet season than at the cool and dry season (Fig 3a), whereas it is the reverse for *S. geminata* (Fig 3b). For *P. megacephala* the significant interaction of season and mean annual temperatures (Table 1)

**Fig 3-** Relationship between the season and the probability of presence of (a) *P. megacephala* and (b) *S. geminata* at baits.



**Fig 4-** Interaction between the season and the mean annual temperatures at the studied sites for *P. megacephala* (arrows indicate the changes in the probability of presence of *P. megacephala* with the change of the season at a station)



indicates that the season effect is particularly marked in the stations where the mean annual temperatures are highest (Fig 4).

#### *Effect of presence of the other species*

The two species were never observed together on a bait. The probability of presence of *P. megacephala* is significantly greater (Table 1) at the stations where *S. geminata* is absent than at the stations where *S. geminata* is present (Fig 5a), whereas the presence of colonies of *P. megacephala* at the station did not affect significantly the probability of presence of *S. geminata* of the same station (Table 1).

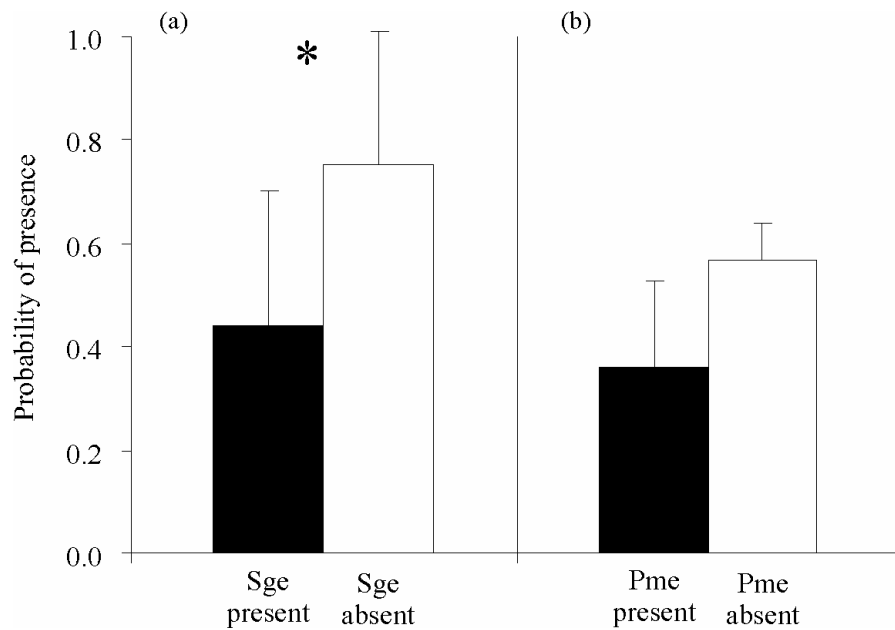
#### *Differences in recruitment*

The two species discovered baits very quickly. In both species, the first workers were still present at 20 minutes on 2/3 of the baits. Moreover the proportion of bait occupied by *P. megacephala* at 20 minutes was significantly greater at the stations where it was not the dominant species than at stations where it was (Chi-square test:  $\chi^2=7.431$ ,  $df=1$ ,  $p<0.01$ ; Fig 6a). Such a difference was not observed for *S. geminata* (Fig 6b).

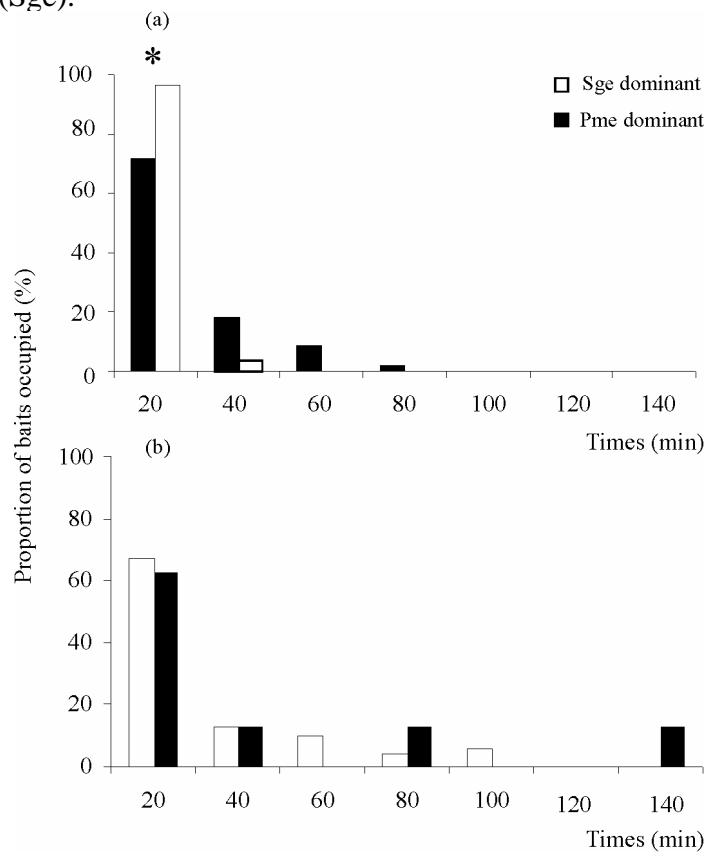
For the two species the differences in recruitment were particularly marked regarding they were the dominant species or not. As soon as the first workers were observed ( $t_0$ ) and 20 minutes after ( $t_0+20$ ), the number of workers at baits differed between the two species according to their dominance status (Kruskal-Wallis:  $H=12.014$ ,  $df=3$ ,  $p<0.01$ ). At these two observation times, there were no significant differences between the number of workers of *P. megacephala* and the number of workers of *S. geminata* when each of them was the dominant species (Fig 7). However *P. megacephala* recruited almost twice more workers at stations where it was not the dominant species than at stations where it was dominant (Fig 7). The number of workers also differed at  $t_0+80$  minutes (Kruskal-Wallis:  $H=10.960$ ,  $df=3$ ,  $p<0.05$ ) and  $t_0+100$  minutes (Kruskal-Wallis:  $H=9.315$ ,  $df=3$ ,  $p<0.05$ ). At these observation times, the number of *P. megacephala* workers is always greater than the number of *S. geminata*, although at  $t_0+100$ , at stations where *S. geminata* was the dominant species, the number of workers at baits of the two species was not different (Fig 7).

The maximum number of *S. geminata* workers observed at baits was significantly greater when it was the dominant species than when it was not (Mann-Whitney:  $U=281$ ,  $df=1$ ,  $p<0.05$ ; Fig 8a). By contrast, for *P. megacephala* there were no significant differences regarding it was the dominant species or not (Mann-Whitney:  $U=212$ ,  $df=1$ ,  $p>0.05$ ; Fig 8b).

**Fig 5-** Results of the logistic regression model illustrating the asymmetric competition between (a) *P. megacephala* (Pme) and (b) *S. geminata* (Sge).



**Fig 6-** Proportions baits occupied at the time when the first workers are observed at baits according to the dominance status of the two species (a) *P. megacephala* (Pme) and (b) *S. geminata* (Sge).



## Discussion

### *A niche-dependant competition pattern*

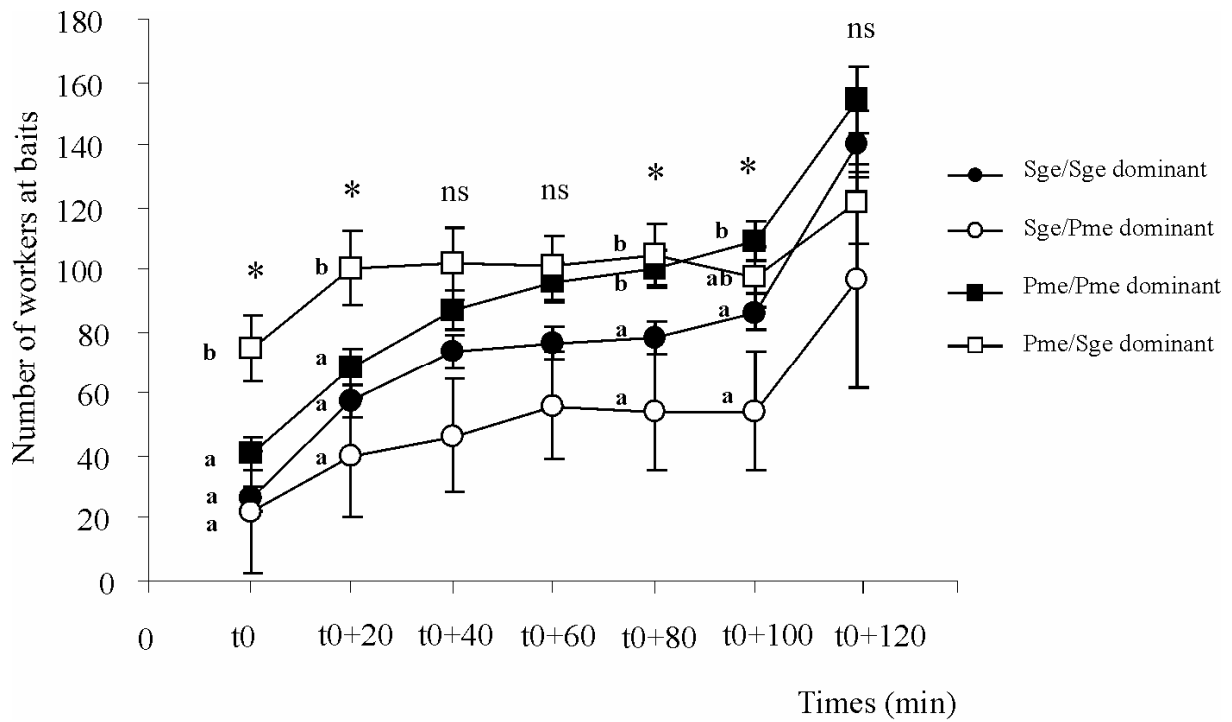
Our results show that *S. geminata*, in Reunion Island, prefers climates with high rainfall. In these humid areas, not only it reached high densities, but it also can mobilized a greater number of workers at food resources than it can in dry areas. Colony level history traits are known to be influenced by moisture conditions (Levings & Traniello 1981) and ground nesting ants such as *S. geminata* needs probably wet conditions to grow correctly. Moreover, Von Aesh (2006) demonstrated that arid conditions in Galapagos is a limiting factor of *S. geminata* distribution.

*P. megacephala* shows an opposite pattern and seems to be adapted to dry climates. However Hoffmann *et al.* (1999) in Australia indicate that *P. megacephala* has a clear preference for humid habitat. In agreement with these findings, the non significant difference between the maximum number of workers at baits when it is the dominant species (dry areas) and when it is not (humid areas), suggest that this species is tolerant to both humid and dry conditions. Moreover, as showed by the significant interaction of season and temperature, the diminution of the number of *S. geminata* workers at baits during the cool and dry season increases the number of *P. megacephala* workers, particularly at the stations where *S. geminata* is the dominant species: *P. megacephala* has a larger potential distribution than observed, indicating that the niche of *P. megacephala* overlaps that of *S. geminata*.

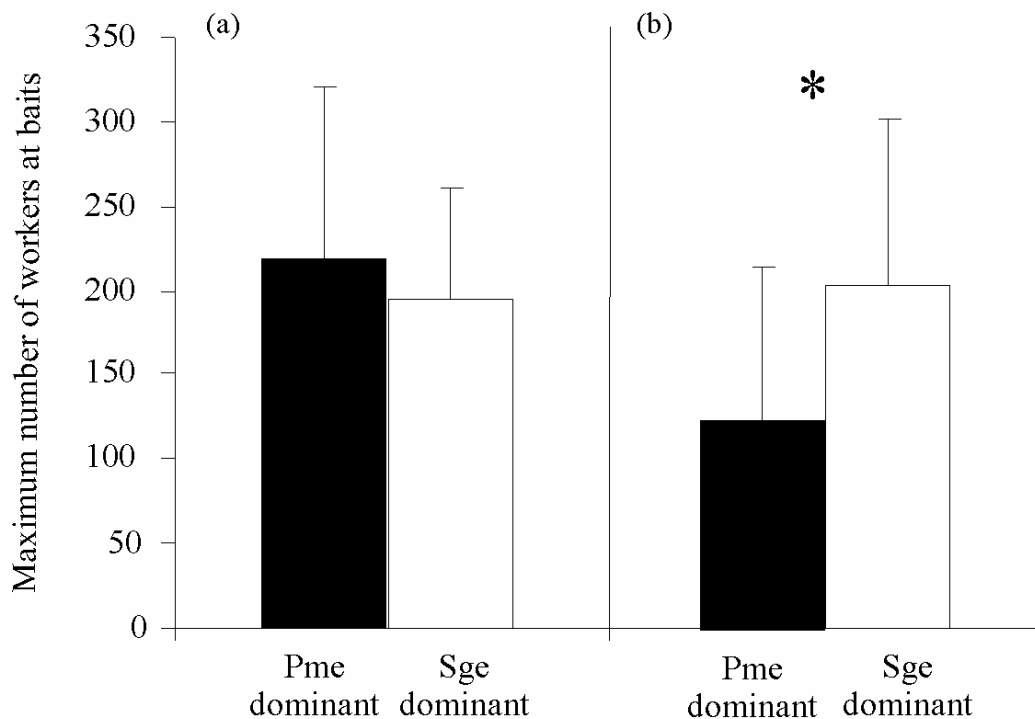
In addition, our results show an asymmetry in the competitive relationship between *S.geminata* and *P. megacephala*. The fire ant *S. geminata* is the competitively dominant species, explaining why the densities of *P. megcephala* is limited in humid areas. We can therefore argue that competition has led to niche segregation of these two invasive species. Climatic niche differentiation can explain coexistence of *P. megacephala* and *S. geminata* and their geographical distribution in Reunion Island: in lowlands, *S. geminata* is the dominant species in the eastern part of the island, where rainfalls are high, whereas *P. megacephala* is mainly found on the western part, which is driest.

Asymmetric competition can lead to the competitive displacement of the inferior competitor (Denno *et al.* 2005, Reitz & Trumble 2002). If we supposed that the two species arrived a long time ago so that their populations are now at equilibrium, how can we explain that a competitive exclusion of *P. megacephala* by *S. geminata* didn't occurred in humid areas ? Our results suggest that the both species discovered food resources very quickly, with a discovery time largely inferior to 20 minutes. However, Perfecto (1994) demonstrated that foragers of *S. geminata* are generally slow to find food. In areas dominated by *S. geminata*, the great

**Fig 7-** Variation of the number of workers of the two species *P. megacephala* (Pme) and *S. geminata* (Sge) at baits according to their dominance status at the studied stations.



**Fig 8-** Maximum number of workers observed at baits according to the dominance status of the two species (a) *P. megacephala* (Pme) and (b) *S. geminata*(Sge) at the studied stations.





number of workers should compensate for this slowness. Hence in these areas, the only way for *P. megacephala* to monopolise food resources is to discover and recruit on them more quickly than in areas where the abundance of *S. geminata* is low. In areas dominated by *S. geminata*, the percentage of baits occupied by *P. megacephala* and the number of workers recruited at baits in the first 20 minutes were both significantly greater than these measured in areas where *S. geminata* was not the dominant species. These results indicate that *P. megacephala* has a superior ability of recruitment in areas dominated by *S. geminata*. The behaviour of *P. megacephala* corresponds to an adjustment to the high abundance of the aggressive dominant *S. geminata* and can be interpreted as an enemy specification reaction (Hölldobler and Wilson 1990). Fire ants constitute potentially the most dangerous competitor of species of the genus *Pheidole* and many studies have demonstrated that workers of *Pheidole* respond strongly to the presence of only one or two workers of *Solenopsis* (Wilson 1975, 1976). *P. megacephala* has been observed to express the same behaviour with others species different from fire ants (Dejean *et al.* 2005). This behaviour enables *P. megacephala* to coexist with *S. geminata*. Our results shows that coexistence of *P. megacephala* and *S. geminata* occurs at regional scale (Reunion Island) because of climatic niche partitioning, and at local scale (studied stations) because of an adapted behaviour of *P. megacephala*.

#### *Scenario for the invasion process*

Communities can be considered as the result of successive colonisations for which the “observed state” depend on the invasion order (Drake 1991, Lodge 1993, Chase 2003), especially on islands (Robinson & Edgemon 1988). In Reunion Island, because the order of arrival of *S. geminata* and *P. megacephala* is unknown, three scenarios can be considered: (1) *P. megacephala* arrives before *S. geminata* or (2) *S. geminata* arrives before *P. megacephala*, enabling to the first species arrived to spread and to grow to high enough densities to dominate suitable habitats; and (3) the time of arrival of the two species are very close to each other. *S. geminata* differs from other introduced species in that it can disperse by nuptial flight (McInnes and Tschinkel 1995). A combination of dispersion ability by budding and by nuptial flight may constitute a superior ability of colonization of new areas in comparison with species such as *P. megacephala* which disperse only by budding (Passera 1994). So, the scenarios (2) and (3) are unlikely because of the superior competitive abilities of *S. geminata* and its quick dispersing capacities (Ito 1942) don't permit the establishment of *P. megacephala* after the arrival of *S. geminata*. That was observed by Torres and Snelling (1997) in Puerto Rico, where *P. megacephala* was unable to establish on islands occupied by

*S. geminata* already. Our results illustrate conditions of niche-dependent competition and the current distribution pattern of the two species co-existing in lowlands, with *P. megacephala* dominant in the dry west coast and *S. geminata* dominant in the wet east coast, may be only explain by the invasion of *S. geminata* succeeding the invasion by *P. megacephala*.

This study confirms and extends observations made on other insects (Juliano *et al.* 2002, Duyck *et al.* 2006) that climatic factors can promote coexistence following an invasion and, more largely, determine the effect of invaders on the community (Juliano & Lounibos 2005). Field experiments should be conducted in different insular regions to investigate influence of climatic conditions on competitive interactions among invasive ants, primarily among the six most widespread and damaging ones (*Anoplolepis gracilipes*, *Linepithema humile*, *P. megacephala*, *Solenopsis invicta*, *S. geminata* and *Wasmannia auropunctata*) (Holway *et al.* 2002a) and to determine the patterns of coexistence or exclusion of these invasive species: such results should be useful to predict successful establishment of new invaders regarding invasive species present already. Futhermother such studies should provide a valuable help for invasive ants management. In fact, as in Reunion Island eradication of *S. geminata* should conduce to the expansion of *P. megacephala*, exclusion of a dominant species always favour an ecologically similar species (Gibb & Hochuli 2004) which then, can have a greater impact than the excluded species on the community:an invasive ant will be probably always replaced by another invasive ant.

## Article n°3

### A “real-false” invasive species: the case of the yellow crazy ant on Reunion Island.

Blard F. (en préparation)

#### Summary.

*Anoplolepis gracilipes* is one of the most widespread and damaging invasive ant, having the capacity to reach high densities and negatively impact invertebrate and vertebrate populations where it is dominant. Although this species has been recorded in Reunion Island since 1895 and was very abundant at this time, it is now rare. Baits experiments reveal that *A. gracilipes* was never dominant, even though the absence of any other invasive ant species at the site. Results suggest that competition with dominant species, such as *Pheidole megacephala* and *Solenopsis geminata* in lowland anthropogenic areas or *Paratrechina bourbonica* and *Solenopsis mameti* elsewhere, could explain the reduction of its foraging efficiency and furthermore its population abundance. The great number of species having a negative impact on its foraging success indicates that the dominance of this species in an area probably occurs when the ant fauna is poor and naïve. Though *A. gracilipes* seems to be the less competitive species of the “invasive group”, its wide range of distribution in other insular systems may be the expression of a superior capacity of colonisation.

#### Introduction

Invasion of ecosystems by exotic species has increased (Lodge, 1993), particularly on islands (D'Antonio & Dudley 1995, Simberloff 1995, Sax *et al.* 2005), ranking biological invasions among the greatest threats to biodiversity (Vitousek *et al.* 1996). Of every insects, ants are one of the most devastating groups of invaders (Passera 1994, Moller 1996, Samways 2005). Their increasing geographic range and the threat they represent for native ecosystems explain the important place this group occupy in research conservation's themes. Displacements of native arthropod fauna or decreases in vertebrates' populations have been attributed to most invasive ant species (Human & Gordon, 1996, Holway 1999, Porter & Savignano 1990). But, a great disparity exists with respect to how much is known about invasive ants: for exemple, *A. gracilipes* remains poorly studied (Holway *et al.* 2002). Yet, on some tropical islands, including the Seychelles and Christmas Island, it has reached so high

densities that native invertebrate and vertebrate populations (Haines & Haines 1978, O'Dowd *et al.* 2003, Gerlach 2004), especially threatened birds (Feare 1999), have been devastated.

Among the 27 known ant species on Reunion Island, more than 50% are introduced species (Blard *et al.* 2003), of which three are considered the most widespread and damaging invasive ants (Holway *et al.* 2002): *Anoplolepis gracilipes* (the yellow crazy ant), *Pheidole megacephala* (the big-headed ant) and *Solenopsis geminata* (the tropical fire ant). Although the date of introduction of these invasive ants in Reunion Island are unknown, *A. gracilipes* is recorded since 1895 (Forel 1895) whereas the arrival of *P. megacephala* and *S. geminata* seems to be more recent, probably before 1954 (Mamet 1954). At present, these three species coexist in lowland anthropogenically modified habitats. In 1895, Forel reported the presence of *A. gracilipes* on Reunion Island and noted that it was «widespread on the island, resulting in severe impact on native fauna », suggesting that, at this time, it was abundant and probably dominant in a large majority of the habitats. However a recent study has showed that this species became rare, the two invasive ants *Pheidole megacephala* and *Solenopsis geminata*, dominating all lowland habitats (Blard, in prep.).

Competition remains an important structuring factor of ant communities (Hölldobler and Wilson, 1990), ant species being grouped into transitive hierarchies of interacting species with superior competitor behaviourally excluding subordinate species (Savolainen and Vepsäläinen, 1988). Competition from dominant species is thought to regulate the size (Andersen, 1988), timing (Vepsäläinen and Savolainen, 1990) or success (Vepsäläinen and Savolainen, 1990; Andersen, 1992) of foraging populations of other species. Then, although other factors may have contributed to the diminution of *A. gracilipes* population, competition for food may be important in the decline of this species. This study specifically tests the hypothesis (1) that the limited success of *A. gracilipes* in Reunion Island may be due to interspecific competition with the two dominant invasive ant species, *P. megacephala* and *S. geminata* and (2) that competition from these dominant ant species have contributed to regulate the timing or the size of the yellow crazy ant's foraging populations.

## Materials and Methods

### *Study sites*

Two study sites, where the foraging activity of *A. gracilipes* has been clearly observed, were selected. One was located in the north part of the island at a residential area (St Denis: 310 m elevation). At this urban site, the mean annual temperature and the mean annual rainfall were 23.5°C and 2 000 mm respectively; the vegetation varies from grass to

ornamental shrubs and fruit trees, such as *Manguifera* sp. or *Musa* sp., with a large part of concreting soil. The second site was located in the south region of the island (Mare-Longue: 150 m elevation) and characterized as an “open” natural area adjacent to a tropical rainforest classified as a natural reserve. In comparison with the urban site, the tree cover is more important with young trees species typical of the lowland rainforest. This site has been especially chosen because of the absence of invasive ant species except *A. gracilipes*. The mean annual temperature was 23.9°C and the mean annual rainfall was 3 500 mm.

### *Sampling*

Baits were used to assess the foraging success of *A. gracilipes* workers and factors influencing it. A baiting session consisted in putting at the two studied sites, 10 baits placed at a distance of 25m each other and arranged along two parallel transects.

To test differences in foraging times, we conducted bait surveys during two time intervals at the two sites: 8h00-10h00 (morning) and 14h00-16h00 (afternoon). Within each site we conducted six morning and six afternoon baiting surveys: three with tinned tuna baits and three with honeyed water baits for each time interval. Once baits being placed, they were observed every 20 minutes during 120 minutes. During each observation the ant species and the numbers of individuals per species present at bait were recorded. Baiting sessions were conducted during November 2004 to February 2005.

### *Data analysis*

Ecological dominance, expressed as the proportion of baits occupied, was used to assess competitive dominance among ant species between sites. We defined a dominant species as one that occurs at the largest proportion of baits, thus monopolising the majority of the available food resource in the studied station.

To evaluate the effect of *P. megacephala* and *S. geminata* on the success of foraging workers of *A. gracilipes*, we compared the number of baits they occupied at St Denis, where the two invasive ants are present and the number of baits they occupied at Mare-Longue, where no invasive ant except *A. gracilipes* is present using a log-likelihood ratio test.

The number of *A. gracilipes* workers observed at bait was also analyzed using a Poisson log-linear model as a function of the time of the day (morning/afternoon), time of observation (from 20 to 120 minutes after that bait was placed), type of bait (tinned tuna/honeyed water), absence/presence of another species at bait, and interactions. We used standard model simplification procedures to eliminate non-significant terms of the model. The significance of

each term was assessed through the change in deviance between models with and without the term using a Chi-square test. The less significant terms were removed successively, ending with a minimum adequate model in which all remaining terms are significant ( $p < 0.05$ ). At the two sites, species occupying  $<12\%$  baits were grouped as the “subordinate species group”, except *B. cordemoyi* at Mare-Longue to enable a comparison of the effect of this species at the two sites.

All models were fitted using SPLUS 6 software (2001).

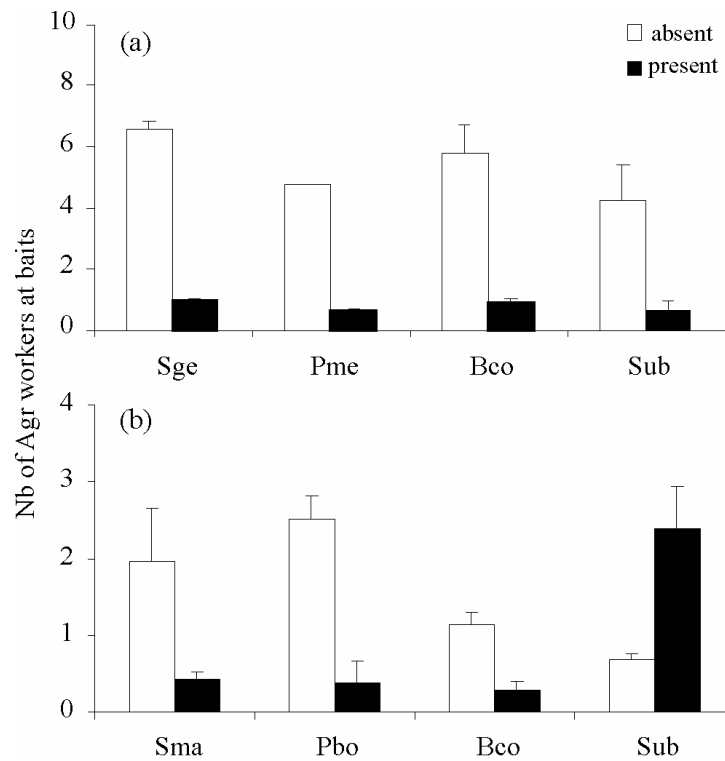
## Results

**Table 1-** Results for baits surveys showing ant species recorded. Overall percentages are calculated using the 120 baits per site. Species occupying  $<12\%$  of baits have been grouped in the same “subordinate species” group (Sub), except *B. cordemoyi* in Mare-Longue (see text for details).

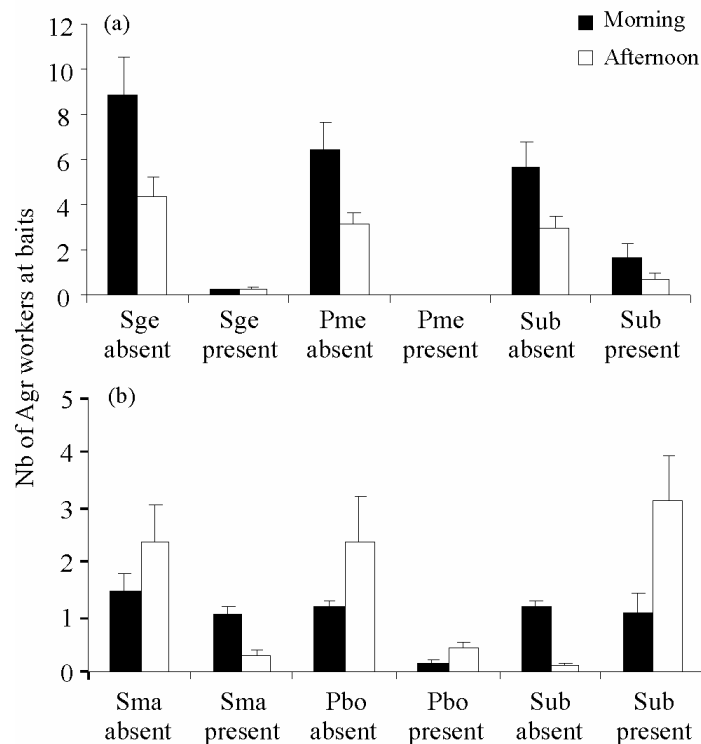
Sites	Species	Abbrev.	% of baits occupied
St Denis	<i>Solenopsis geminata</i>	Sge	42
	<i>Brachymyrmex cordemoyi</i>	Bco	38
	<i>Pheidole megacephala</i>	Pme	22
	<i>Anoplolepis gracilipes</i>	Agr	16
	<i>Paratrechina longicornis</i>	Sub	8
	<i>Tapinoma melanocephalum</i>	Sub	6
	<i>Cardiocondyla</i> sp.	Sub	3
	<i>Monomorium floricola</i>	Sub	2
Mare-Longue	<i>Solenopsis mameti</i>	Sma	80
	<i>Paratrechina bourbonica</i>	Pbo	56
	<i>Anoplolepis gracilipes</i>	Agr	13
	<i>Brachymyrmex cordemoyi</i>	Bco	7
	<i>Camponotus aurosus</i>	Sub	11
	<i>Brachymyrmex</i> sp.	Sub	12

A total of 13 different ant species was observed at the two sites, with *S. geminata* being the dominant species in St Denis and *S. mameti* in Mare-Longue (Table 1). In spite of the absence

**Fig. 1-** The mean ( $\pm$  SE) number of *A. gracilipes* workers according to the presence or the absence of another species at baits, (a) at St Denis and (b) at Mare-Longue. For the species abbreviations see Table 1.



**Fig. 2-** Relationship between the mean ( $\pm$ SE) number of *A. gracilipes* workers and the “time of the day” when another species is present or absent at baits, (a) at St Denis and (b) at Mare-Longue. For the species abbreviations see Table 1.



of other invasive ants in Mare-Longue, the percentage of baits occupied by *A. gracilipes* was not significantly different between the two sites (Chi-square test:  $\text{Chi}^2=0.301$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p>0.05$ ), occupying only 16% (19/120) of the baits in St Denis and 13% (16/120) in Mare-Longue.

Results of the fitted model showed that the number of *A. gracilipes* foraging at baits was mainly linked with the presence/absence of another ant species foraging at the same time. All significant effects are presented (final adequate model).

#### *Interactions with other species*

Workers of *A. gracilipes* has been observed on the same baits with all species, except *P. mecephala*. In the two sites, all species affected significantly the number of *A. gracilipes* workers foraging at baits (Figs 1a, b). The statistical differences between the models indicate that, in St Denis, the invasive ants *S. geminata* ( $\text{Chi}^2=5033$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ) and *P. megacephala* ( $\text{Chi}^2=4711$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ) were the two species having the strongest negative effect on the number of *A. gracilipes* present at baits, whereas it was the case of *P. bourbonica* ( $\text{Chi}^2=659$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ) and *S. mameti* ( $\text{Chi}^2=327$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ) in Mare-Longue.

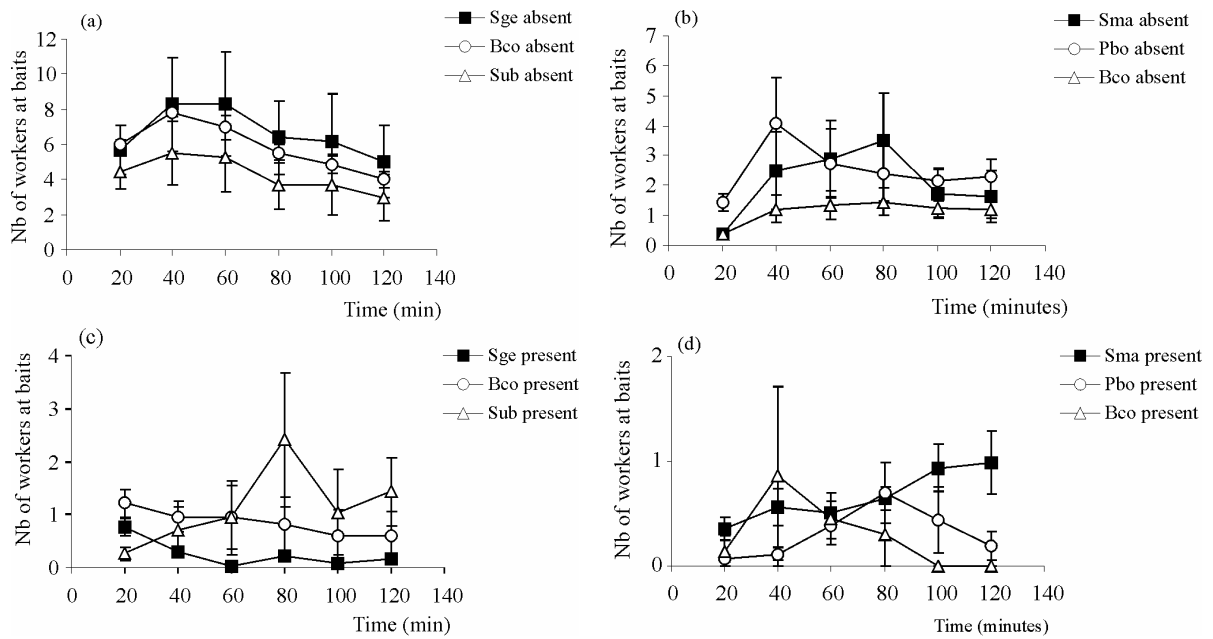
Species such as *B. cordemoyi* also reduced significantly the number of workers of *A. gracilipes* in the two sites (St Denis:  $\text{Chi}^2=1597$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ; Mare-longue:  $\text{chi}^2=124$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ). However the effect of the subordinate species varied with the site: in St Denis, the subordinate species (*M. floricola*, *P. longicornis*, *T. melanocephalum* or *Cardiocondyla* sp.) reduced significantly the number of *A. gracilipes* at bait ( $\text{Chi}^2=230$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ), whereas in Mare-Longue the number of *A. gracilipes* foraging at bait was significantly higher ( $\text{Chi}^2=160$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ) in the presence of *C. aurosus* or *Brachymyrmex* sp. than in their absence (Fig 1b).

#### *Time effect*

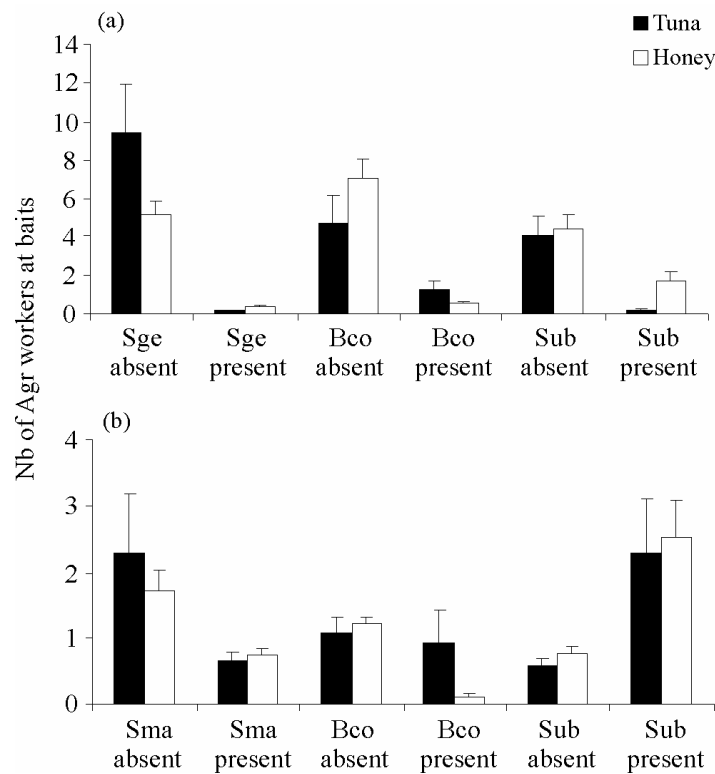
The significant interaction between species and the time of the day indicates that in St Denis, the number of workers of *A. gracilipes* was significantly greater in the morning than in the afternoon when no species are present on baits at the same time (*S. geminata*:  $\text{chi}^2=17$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ; *P. megacephala*:  $\text{Chi}^2=18$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ; subordinate species:  $\text{Chi}^2=$ ,  $\text{ddl}=3$ ,  $p<0.05$ ; Fig. 2a); whereas it was the reverse in Mare-Longue: the number of workers was significantly greater in the afternoon than in the morning when no other species is present on baits at the same time (*S. mameti*:  $\text{Chi}^2=4$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.05$ ; *P. bourbonica*: ( $\text{Chi}^2=114$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ; subordinate species:  $\text{Chi}^2=232$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ; Fig. 2b).



**Fig. 3-** Relationship between the mean ( $\pm$ SE) number of *A. gracilipes* workers and the ‘time of observation’ (20-120 minutes) in the presence of another species at bait (a) at St Denis and (b) at Mare-Longue; or in its absence at bait (c) at St Denis and (d) at Mare-Longue. For the species abbreviations see Table 1.



**Fig. 4-** Relationship between the mean ( $\pm$  SE) number of *A. gracilipes* workers and the presence/absence of another species present at tuna or honey baits, (a) at St Denis and (b) at Mare-Longue. For the species abbreviations see Table 1.



The fitted model shows that the evolution of the number of workers of *A. gracilipes* observed at bait strongly varied according to the presence or the absence of another species (in St Denis: *S. geminata*:  $\text{Chi}^2=89$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ; *B. cordemoyi*:  $\text{chi}^2=133$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ; subordinate species:  $\text{Chi}^2=20$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ; in Mare Longue: *S. mameti*:  $\text{Chi}^2=120$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ; *B. cordemoyi*:  $\text{Chi}^2=20$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ; *P. bourbonica*:  $\text{chi}^2=119$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ; subordinate species: ( $\text{Chi}^2=128$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ): when *A. gracilipes* had the opportunity to exploit the bait, the pattern of recruitment was similar on the two sites, with the number of workers increasing during the first 40-60 minutes and then decreasing (Fig. 3a, b), whereas this pattern varied with the species present at bait (Fig. 3c, d).

The interactions between factors “time of the day” and “time of observation” was significant (in St Denis:  $\text{Chi}^2=110$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ; in Mare-Longue:  $\text{Chi}^2=15$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.05$ ) but will be not discuss here because it was too confuse to interpret.

#### *Resource type effect*

The significative interactions between species and resource type in St Denis (*S. geminata*:  $\text{Chi}^2=34$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ; *B. cordemoyi*:  $\text{chi}^2=70$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ; subordinate species:  $\text{Chi}^2=9$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ) and in Mare Longue (*S. mameti*:  $\text{Chi}^2=95$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ; *B. cordemoyi*:  $\text{Chi}^2=4$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.05$ ; subordinate species:  $\text{Chi}^2=41$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ) indicate that the response to bait type vary with the species present at bait.

When the dominant species, *S. geminata* at St Denis and *S. mameti* at Mare-Longue, are absent at baits the number of *A. gracilipes* is significantly greater at tuna baits than at honey baits, whereas there is no significant differences when they are present (Fig 4a, b).

At St Denis, in presence of *B. cordemoyi* the number of workers was significantly greater at tuna baits than at honey baits, whereas it was the reverse when no *B. cordemoyi* workers were observed (Fig 4a). When subordinate species were present at baits, the number of *A. gracilipes* workers was significantly greater at honey baits than at tuna baits, whereas no significant difference was observed in their absence (Fig 4a).

At Mare-Longue, in presence of *B. cordemoyi* the number of workers of *A. gracilipes* was significantly greater at tuna baits than at honey baits, whereas no significant difference was observed in its absence (Fig 4b). When subordinate species were present at baits, the number of *A. gracilipes* workers was not significantly different at two types of baits, whereas in their absence the number of workers was significantly greater at honey baits than at tuna baits (Fig 4b).

Foraging workers of *A. gracilipes* were significantly more numerous at proteinous baits at the morning in St Denis ( $\text{Chi}^2=30$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ) and at the afternoon in Mare-Longue ( $\text{Chi}^2=72$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ).

The interaction between factors “resource type” and “time of observation” was significant (in St Denis:  $\text{Chi}^2=71$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ; in Mare-Longue:  $\text{Chi}^2=70$ ,  $\text{ddl}=1$ ,  $p<0.001$ ) but will be not discuss here because it was too confuse to interpret.

## Discussion

Although *A. gracilipes* is the dominant species in many insular systems (Gerlach 2004, results showed that, in Reunion Island, it always behaved as a subordinate species. Despite the absence of other invasive ants in Mare-Longue, there was no significant difference between the proportion of baits occupied by *A. gracilipes* in Mare-Longue and that in St Denis: at the two sites, it was present at less than 20% of the baits. However the significant interactions between all explanatory factors and species suggest that *A. gracilipes* has the capacity to adapt its behaviour to the species present at baits. Its variable behavioural responses, as per the sites and as per the interacting species, indicate that *A. gracilipes* has a high ecological and behavioural flexibility, explaining probably in part its great invasion success all around the world.

Our results show that the dominant species at the two sites influence the timing and the size of foraging workers of *A. gracilipes*: *S. geminata* and *P. megacephala* in St Denis, and *P. bourbonica* and *S. mameti* in Mare-Longue, were the species having the strongest negative impact on the number of *A. gracilipes* workers at baits. Competition by dominant species can lead to the reduction of the colony size (Savolainen 1990) and densities (Davidson 1985), because of reduced food intake (Savolainen 1990). It is probably the case for carbohydrate-rich resources, such as homopteran exudates, which allow ecologically dominant ants to keep high dynamic densities, the defence of absolute territories and then monopolization of resources (Davidson 1998). So, the competition with *P. megacephala* and *S. geminata* in anthropogenically modified habitats, and with *S. mameti* and *P. bourbonica* elsewhere, could explain the diminution of *A. gracilipes* population in these two habitats in Reunion Island.

The diminution of invasive ant species population, a long time after their introduction, has been observed in many regions: in Texas, for *S. invicta* (Morrison 2002) or in Seychelles for *A. gracilipes* (Haines & Haines 1978). Le Breton (2003) demonstrated that ants workers which are in contact with an invasive species for a long time are more effective in resource monopolisation than these which have never encounter this invasive species. It could be the

case for species such as *P. bourbonica* which is recorded in Reunion Island since 1886 (Forel 1886) and then is in contact with *A. gracilipes* for a long time. Adaptive behaviours could have been selected to resist to the invader and what we observed in Mare-Longue could correspond to the situation in natural habitats before the arrival of *A. gracilipes*. In fact, *P. bourbonica* is at present very abundant in these habitats. Another explanation of the diminution of invasive ants populations comes from Gerlach (2005) which reports that over time the supercolonies fragments and forms a number of smaller colonies. Continued isolation of these colonies reduces the cooperation between them and therefore their numerical dominance (Oliveras *et al.* 2005). Then, if this hypothesis was confirmed for *A. gracilipes* in Reunion Island, the competition with recently introduced species such as *P. megacephala* and *S. geminata* would appear just as an accelerating factor of the low density of colonies of this invasive species established for a long time.

Results of this study also suggest that the expression of the “invasive potential” of *A. gracilipes* strongly depends on the species composing the invaded ant community. A lot of cases of invasion success by *A. gracilipes* in other insular systems, with dramatic impact on the native fauna, concern small islands (Seychelles islands: <200 km<sup>2</sup> (Haines & Haines 1978, Feare 1999, Gerlach 2004); Christmas island: 134 km<sup>2</sup> (O’Dowd *et al.* 2003); Tokelau atolls <10 km<sup>2</sup> (Lester & Tavite 2004)) which are characterized by a “poor and naive” ant fauna. In agreement with this idea, at the time when *A. gracilipes* was considered as an invasive pest in Reunion Island (Forel 1895), the ant fauna was low diversified. Then, invasions by this species are probably specific cases of poor ant communities, such as Wetterer *et al.* (1999) described in Biosphere 2 with *Paratrechina longicornis*. But, among the six most common and damaging invasive species (Holway *et al.* 2002), *A. gracilipes* is also the one which is the most widespread on insular systems (IUCN/SSC 2000). Then, even though being probably the least competitive of the “invasive ant group”, we can hypothesize that the yellow crazy ant is the most effective in the dispersion phase of the invasion process, either being more resistant during transport, or needing a low propagule size for its establishment, or the both. It would be interesting to compare these characters among this group of invasive species to have a better understanding to the differential invasion success rate existing between them.

## CHAPITRE 4

---

### **Importance des conditions environnementales dans le succès d'invasion.**

Article 4 - Successional changes in invasiveness:  
the role of the vegetation structure in invasive  
ant success.

*Ce chapitre fait l'objet d'un article en préparation pour publication et dont nous présentons ici les principaux résultats.*

## **Introduction**

Un des objectifs principaux de l'étude des phénomènes d'invasion est de pouvoir prédire l'établissement et l'expansion d'une espèce envahissante dans un nouveau milieu. Cet objectif passe notamment par la compréhension des facteurs qui déterminent la sensibilité d'un milieu aux invasions. Bien qu'ayant été moins étudié que les interactions biotiques, de récents travaux ont montré l'importance jouée par les facteurs environnementaux dans le succès des espèces envahissantes.

A La Réunion, l'absence d'espèces invasives dans les milieux naturels qui ne sont pourtant pas écologiquement saturés, contraste fortement avec ce qui est observé dans d'autres systèmes insulaires.

Les résultats du second chapitre ont montré que la dominance des espèces envahissantes était liée à la structure de la végétation. On peut donc s'attendre à ce que la sensibilité des milieux aux invasions varie avec leur « degré d'ouverture ».

Dans cette partie, nous avons donc mesuré le niveau d'invasion des communautés de fourmis à différentes étapes de la dynamique forestière, du sol nu jusqu'à la forêt dense. Les différences dans la composition de la myrmécofaune à ces différents stades ont été analysés afin d'évaluer dans quelle mesure la structure de la végétation peut favoriser ou limiter l'établissement des espèces envahissantes dans les milieux naturels.

## **Méthode**

L'étude a été réalisée sur six sites, représentant six phases successives de la végétation depuis le sol nu jusqu'au stade forestier. Sur chacun de ces sites, deux stations ont été échantillonnées : l'une proche de la route (10-100 m), l'autre plus éloignée (> 150 m).

La myrmécofaune a été échantillonnée à partir de pièges, d'appâts et de prélèvements de litière.

## **Résultats – Conclusions**

Les résultats de cette partie montrent que la sensibilité d'un milieu aux invasions change avec la structure de la végétation. Les fourmis envahissantes sont peu abondantes durant les premières étapes de la dynamique forestière. Par la suite, cette abondance augmente avec la couverture végétale pour décroître progressivement avec la fermeture de la canopée.

L'influence de la structure de la végétation sur les conditions microclimatiques et la faible tolérance des espèces envahissantes pour les conditions « extrêmes » de température et d'humidité pourrait expliquer leur diminution progressive à mesure que le milieu se ferme.

Une autre hypothèse explicative pourrait venir du changement dans les quantités de ressources disponibles. Nos résultats indiquent en effet que l'abondance des espèces invasives est corrélée à la quantité de litière présente sur le site. Le grand nombre d'invertébrés échantillonnés dans la litière confirme les résultats de nombreuses études qui présentent la litière comme un habitat riche en ressources pour la faune du sol. Ainsi, nos résultats suggèrent que, parallèlement aux changements de la structure de la végétation, la sensibilité d'un milieu aux invasions augmente avec la quantité de ressources disponibles.

Enfin, les perturbations liées aux activités humaines pourraient également expliquer le changement du niveau d'invasion des milieux échantillonnés. Nos résultats montrent que des espèces comme *A. gracilipes* ou *S. geminata* seront d'autant plus abondantes que le milieu sera fréquenté par l'homme et situé à proximité d'une route.

La sensibilité d'un milieu aux invasions apparaît alors comme la combinaison complexe de trois facteurs : la disponibilité des ressources, les perturbations et la structure de la végétation (pouvant jouer notamment sur les conditions microclimatiques). Des études complémentaires devraient permettre de mesurer l'importance relative de chacun d'eux dans le succès d'invasion d'un milieu.

Cette étude souligne le fait que la sensibilité d'un milieu aux invasions n'est pas un caractère figé, mais qu'elle peut changer au cours du temps.

## Article n°4

### **Successional changes in invasiveness: the role of vegetation structure in invasive ant success.**

*Blard F. (en préparation)*

#### **Abstract.**

One of goals of invasion biology studies is to enable predictions on the spatial extent, rates and directions of an invader spread. This goal can be in partly reached by a better understanding of factors determining why communities differ in their susceptibility to invasion. Although being little studied in comparison with biotic interactions, environmental conditions are key factors in the invasion success of an introduced species in a new environment. In this study, we investigated how the vegetation structure can favour or limit the establishment of invasive ant species in natural habitats. The changes in ant communities and in the abundance of invasive ant species have been analysed across different stages of the vegetation dynamic, from the bare ground to the close canopy forest. Results show that community vulnerability to invasive ant species changed over the time with variations of the vegetation structure. At the earliest phases of the vegetation dynamic invasive ants were present but in a few number. Then, their abundance increased with the vegetation cover until the apparition of the first trees. At this time, the abundance and baits monopolisation by invasive ants decrease significantly with the increasing of the canopy cover. Several factors can explain such changes in the invasibility pattern of ant communities : variations in microclimatic conditions, modifications in resources availability or changes in the level of disturbance. Invasibility appeared then as a complex combination of all these tree environmental factors.

#### **Introduction**

Biological invasion of exotic species constitute a serious threat to native species and ecosystems (Vitousek *et al.* 1996). Invasive species are ranked to the second cause of biodiversity loss (Wilcove *et al.* 1998). So, the understanding of mechanisms leading to the successful establishment of these species in a particular community has become a major task for the conservation of biodiversity.



The invasion of a new environment can be influenced by tree factors: the number of introduced propagules (propagule pressure), the characteristics of the invader (invasiveness) and the vulnerability of the environment to invasion (invasibility) (Lonsdale 1999). Although invasibility is an inherent property of an ecosystem, from which the issue depends on several factors, the two main models explaining why some communities are more vulnerable to invasion than others are the diversity-resistance hypothesis (Case 1990, Stachowicz *et al.* 2002) and the resource availability hypothesis (Tilman 1999, Davis *et al.* 2000). However much less attention has been given to the environmental factors. Yet climatic conditions are the main factors controlling establishment of introduced species in a new region (Blackburn & Duncan 2001, Morrison *et al.* 2004); and a recent study has even demonstrate how discrete variations in microclimatic conditions can explain the extend to which an invasive species can spread in a natural community (Menke & Holway 2006)

Although invasive ants invade preferentially disturbed habitats such as urban areas or agricultural fields (Ness & Bronstein 2004), many species can establish in natural habitats and negatively impact invertebrate and vertebrate populations (Hoffmann 1998, Hoffmann *et al.* 1999, O'Dowd *et al.* 2003, Gerlach 2004). However, in Reunion Island, the three invasive ant species, *Anoplolepis gracilipes*, *Solenopsis geminata* and *Pheidole megacephala* although being among the most widespread and damaging invasive ants (Holway *et al.* 2002a) are absent from the native forests. This findings strongly contrast with what is observed in other regions with the same species (Hoffmann *et al.* 1999, Haines *et al.* 1994).

A recent study has revealed that, in Reunion Island, the dominance of invasive ant depends on the vegetation structure. Hence, we hypothesise that the “degree of openness” determine the extent to which a community is invaded. In this study ant communities and their level of invasion has been compared across different stages of the vegetation dynamic, from the bare ground to the close canopy forest, to evaluate how the vegetation structure can limit or favour the establishment of invasive species in natural habitats.

## **Materials and Methods**

### *Study sites*

The study sites were located in the south east of the island, in the region of “Le Grand Brûlé”, on the slopes of the active volcano “Piton de la Fournaise”. In this region, the mean annual temperature was 21°C and the mean annual precipitation varies from 4 to 6 meters (Soler 1997). The study sites represented six distinct stages in the vegetation succession,

changing progressively from young-naked lava flows to close-canopy forests systems. The chosen sites were as follows (elevation of the sites varied from 150 to 300 m):

*Site 2002 (3 years)*

The lava flow was bare without any vegetation. The bryolichenological stratum ranged between 0 to 5 %, mainly represented by young dispersed shoots of bryophytes (Ah-Peng, pers. com.).

*Site 1998 (7 years)*

Not much vegetation which was principally formed by lichen (5-10 %). At this site we noted the presence of litter here and there, coming from the decomposition of the stumps of dead wood and from leaves of one young endemic pioneer tree *Agauria salicifolia*.

*Site 1976 (29 years)*

The lava flow was completely covered by lichens (90 %) and bryophytes (10%). Few young trees of *Agauria salicifolia* (< 2m) were present and associated with few specimen of *Boehmeria penduliflora* (< 2m).

*Site 1943 (62 years)*

Vegetation became dense but in places ground lava was always distinguishable; the ground was carpeted with the fern, *Nephrolepis abrupta* and the few trees present were taller (2-8 m).

*Site 1900 (105 years)*

No more bare ground lava, the fern *Nephrolepis abrupta* was replaced by another *Dicranopteris linearis* and the first “real” trees (> 8m) appeared.

*Mare-Longue (>500 years)*

This site represents the climax stage: the close canopy native forest.

Two stations per site were selected: one near the road (10-100 m from the road) and the second more distant (> 150 m from the road). For the 62 years old lava flow (site 1943), a second site was sampled; but because of its small size, only one station at this site was sampled, near the road. These two sites are several kilometres apart.

### *Sampling*

Presence and abundance of ants were estimated using three different methods: ground baiting, pitfall trapping and litter sampling. For each technique, collecting sessions were spaced out at least two days. On each lava flow, the ant fauna was collected at two stations, each forming a plot of 25 m x 100 m, subdivided into two 25 m x 25 m squares. The corners of these squares were marked, forming six sample points.

Pitfall traps were placed at each of these six sample points and left for two days. The traps were made from plastic cups (120 ml volume, 6 cm diameter) and filled with water saturated of salt. They were placed so that the lip of the cup made flush with the lava surface, often being obliged to use fissure in lava. A plastic plate was suspended over each trap to prevent rain from falling directly into the cup. At the same six sample points, leaf litter was collected inside 1 m<sup>2</sup> plot and sifted through a sieve of 1 cm grid size. Then, ants were extracted from the sifted litter during a 48h period in mini-Winkler bags.

Ants and other invertebrates captured in pitfall traps and sifted litter were sorted in the lab, identified to species rank, and their abundance recorded.

Ground foraging ants were sampled using baits. Two parallel transects, one with three tuna baits and one with three sugar water baits (spaced 1m apart), were placed at each of the 6 sample points. A group of two baits (one with tuna, one sugar water) were collected after 20 minutes, another after 60 minutes and the last group after 120 minutes. Baits were placed in plastic bags and taken to the laboratory for enumeration and species identification.

At each study sites, the covering percentage for each vegetation stratum has been estimated visually. The percentage of vegetation cover, representing the projection of the foliage on the ground, has been also recorded.

Each sites were visited twice; one collecting session was conducted from July to September 2004 and another from July to September 2005.

### *Data analysis*

The number and percentage of baits occupied by the ant species were performed using a Kruskal-Wallis test and a chi-square test respectively. Relationships between ant species abundance and variables that may influence their distribution across the environmental gradient were investigated with Canonical Correspondence Analysis (CCA) (Ter Braak 1986). This statistical method combines correspondence analysis with a multiple regression technique such that axes are linear combinations of habitat variables that maximize the dispersion of species in relation to these variables. CCA determines predictors that best

**Table 1.** Ants recorded in litter, pitfall traps and at baits across study sites (the 2002 sites are not represented because no ant was found).

	1998			1976			1943			1900			ML			% Abundance		
	litter	pitfalls	baits	litter	pitfalls	baits	litter	pitfalls	baits	litter	pitfalls	baits	litter	pitfalls	baits	litter	pitfalls	baits
<b>Formicinae</b>																		
<i>Anoplolepis gracilipes</i>		6	69			3	1	10								<1	2	<1
<i>Brachymyrmex cordemoyi</i>				20	1	72	55	33	288	29	5	283		2	7	4	6	5
<i>Brachymyrmex</i> sp.		2					2		18							<1	<1	<1
<i>Camponotus aurosus</i>													4			<1		
<i>Paratrechina bourbonica</i>	13	66	370	54	67	517	26	118	342	27	55	289			16	5	47	12
<i>Paratrechina</i> sp.		7								1		1				<1	1	<1
<b>Myrmicinae</b>																		
<i>Pheidole megacephala</i>	27	7	434				761	140	6016	6	21	518				31	26	54
<i>Solenopsis geminata</i>	16		13				103	9	317							5	1	3
<i>Solenopsis mameti</i>	17			96	2	249	126	22	175	270	40	667	713	22	1999	47	13	24
<i>Strumigenys rogeri</i>	4		4				64			86			27			7		
<i>Tetramorium</i> sp.							1			1						<1		
<b>Dolichoderinae</b>																		
<i>Tapinoma melanocephalum</i>						6	4		19			6				<1		<1
<i>Technomyrmex albipes</i>	2	1		5	4	187	14	2		1	1					<1	1	2
<b>Ponerinae</b>																		
<i>Ponera</i> sp.							1	1		3	2		5			<1	<1	
<i>Hypoponera</i> sp.	1			1			7			4						<1		
<b>Total ants</b>	80	89	886	180	74	1034	1165	335	7175	428	124	1764	749	24	2022			
<b>Nb species</b>	7	6	4	6	4	6	13	8	7	10	6	6	4	2	3	18	10	10

account for the variance of species assemblage and identifies species that tended to occur at the same location. This analysis was performed using the abundance of ants in pitfall traps and leaf litter samples. Species for which the abundance was <10 across all the sites were not included in the analysis. The environmental variables tested were: the ant and the non-ant invertebrate abundance (on pitfall traps and leaf litter samples), the percentage of the vegetation cover, the covering percentage of each vegetation stratum, the leaf litter quantity and the age of the lava flow.

Cluster analysis was performed on CCA results by the UPGMA method (Unweighted Pair-Group Method with Arithmetic mean), allowing to group species in relation to environmental variables. All tests were performed using SYSTAT 9 (1999), except CCA analysis that was computed with R, in the ade-4 package (R Development Core Team 2004).

## Results

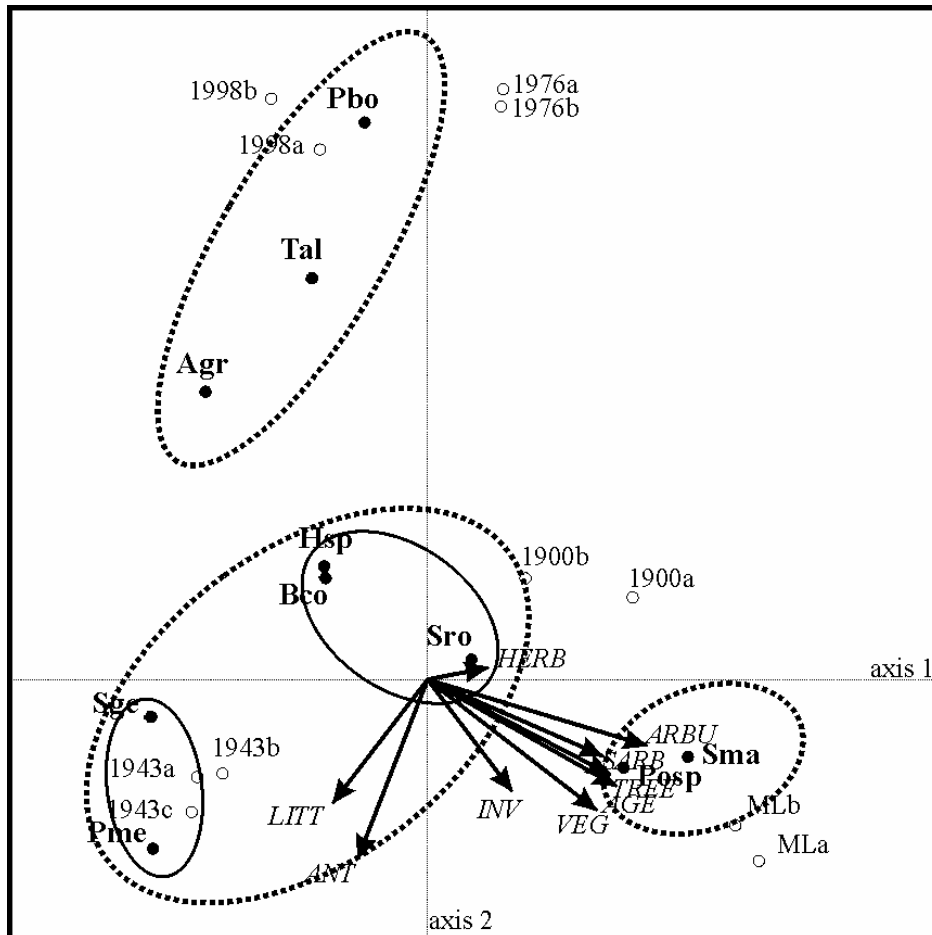
### *The arthropod fauna*

A total of 15 ant species was sampled (all methods combined) at the study sites, with no ants observed at the 2002 site (the more recent lava flow) probably because of the absence of a vegetation cover (Table 1). The species turn over across sites appeared low with 60% (9/15) of the species recorded from at least 3 of the 5 sites where ants were found. But the abundance of these species strongly changed with across the study sites. The three most abundant species were *Pheidole megacephala*, *Paratrechina bourbonica* and *Solenopsis mameti* (Table 1). Associated with ants, a total of 11 taxa of invertebrates was recorded in litter and pitfall traps, with the most abundant taxa being spiders and beetles (Table 2). The species richness of the invertebrate fauna (non including ants) varied from 8 to 25 species and increased with the age of the lava flow, though the abundance and richness were exceptionally high at the 1998 site (Table 2).

CCA results revealed that ant species were strongly influenced by changes in environmental factors across the study sites. The first two axes account for 80% of the total inertia (Table 3). The percentages of vegetation, shrub and tree covers as well as the age of the lava flows were the main factors that contributed to the formation of axis 1; all of these factors being strongly correlated (Fig 1). The quantity of litter, the abundance of ants and the abundance of other invertebrates contributed to the formation of axis 2.

Cluster analysis on CCA results revealed that ant species could be organised in three groups on the CCA diagram (Fig 1): (1) *Paratrechina bourbonica*, *Technomyrmex albipes* and *Anoplolepis gracilipes*; (2) the second group formed by two subgroups: *Solenopsis*

**Fig 1.** CCA ordination diagram for ant species collected in litter and in pitfall traps as related to environmental variables. Species abbreviations are: Agr: *Anoplolepis gracilipes*; Bco: *Brachymyrmex cordemoyi*; Hsp: *Hypoponera* sp.; Pbo: *Paratrechina bourbonica*; Pme: *Pheidole megacephala*; Sge: *Solenopsis geminata*; Sma: *Solenopsis mameti*; Tal: *Technomyrmex albipes*. Arrows indicate environmental variables (see table 3 for abbreviations). The letters associated to the sites indicate the stations which are near the road (a,c) and the stations which are far from the road (b).

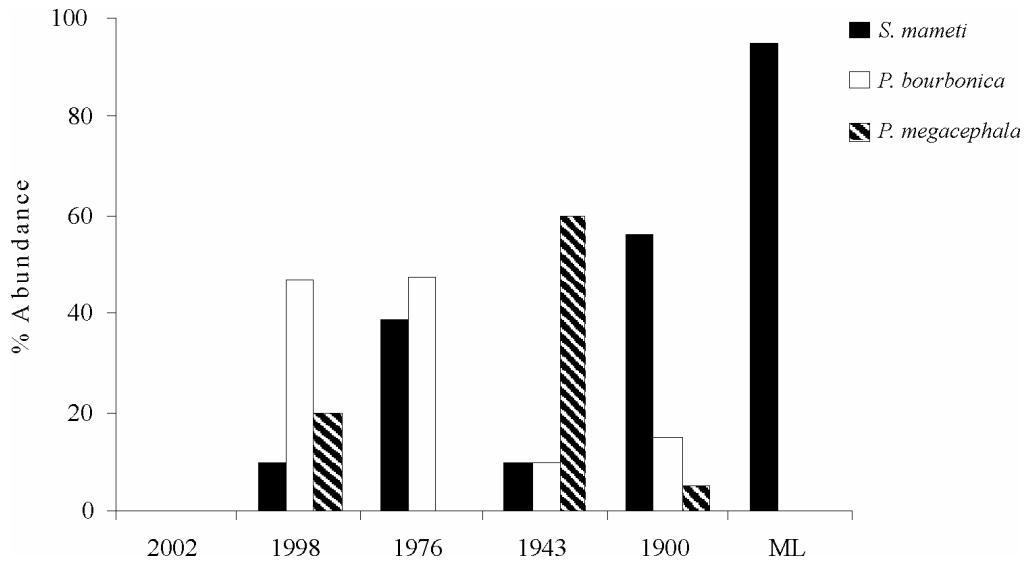


**Table 2.** Invertebrate taxa recorded in litter and in pitfall traps across study sites. Data are total abundance and numbers in brackets represent the number of species (the 2002 site is not represented because no invertebrate was found).

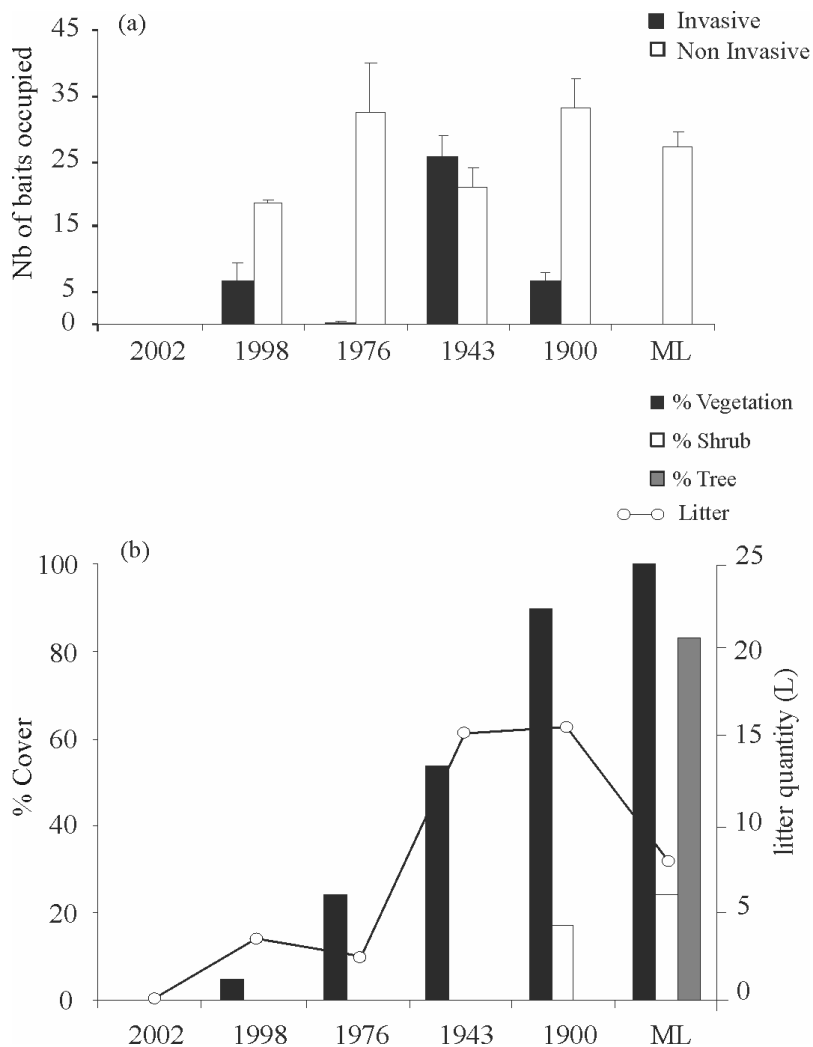
	1998	1976	1943	1900	ML	Total	
						Abundance	% Abundance
<b>Arachnida</b>							
Araneae	12 (5)	7 (6)	11 (6)	17 (9)	14 (8)	61	34
Schizomida	1 (1)		2 (1)	1 (1)	1 (1)	5	3
<b>Insecta</b>							
Coleoptera	2 (2)		1 (1)	9 (6)	15 (8)	27	15
Blattodea	2 (1)	3 (1)	4 (1)		2 (1)	11	6
Heteroptera	1 (1)		8 (3)	6 (3)	1 (1)	16	9
Homoptera			15 (1)			15	8
Lepidoptera		1 (1)	1 (1)	1 (1)	2 (2)	5	3
Orthoptera	1 (1)	1 (1)	2 (1)	1 (1)		5	3
Psocoptera	2 (1)			3 (1)		5	3
<b>Myriapoda</b>							
Diplopoda	11 (2)		8 (3)		3 (1)	22	12
Chilopoda					1 (1)	1	1
<b>Crustacea</b>							
Isopoda	3 (2)				6 (2)	9	5
<b>Total invertebrates</b>	<b>35 (16)</b>	<b>12 (8)</b>	<b>52 (18)</b>	<b>38 (22)</b>	<b>45 (25)</b>	<b>182</b>	<b>100</b>

*geminata* and *Pheidole megacephala* in the first hand, and *Brachymyrmex cordemoyi*, *Hypoponera* sp. and *Strumigenys rogeri* in the second hand; and (3) *Solenopsis mameti* and *Ponera* sp. The species of the first group were more abundant at the first stages of the vegetation succession (the 1998 and 1976 sites) where the vegetation cover was low and the abundance of ants and other invertebrates was the lowest. The second group, which is also the more diverse, included species that were more abundant where the quantity of litter was the highest and the tree cover low (the 1943 and 1900 sites). Finally, the species of the third group were more abundant in the last stage of the vegetation succession (the Mare-Longue site) which were characterised a dense canopy cover. These three groups illustrate the changes in ant communities in relation to changes in the vegetation structure, each of these being represented by one of the most abundant species across the sites (Fig 2): *P. bourbonica* for the first group, *P. megacephala* and *S. mameti* for the second and third group respectively.

**Fig 2.** Percentage of abundance of the tree most abundant species in litter samples and in pitfall traps across the study sites.



**Fig 3.** (a) Changes in the number of baits occupied by invasive and non invasive ant species according to the changes (b) in the environmental conditions across study sites.





**Table 3.** Summary for Canonical Correspondence Analysis.

	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4
<b>Eigenvalues</b>	0.600	0.199	0.079	0.058
<b>Cumulative variance (%)</b>	60	79.9	87.8	93.6
<b>Canonical coefficients</b>				
Litter (LITT)	-0.409	-0.527	-0.045	0.401
Vegetation (VEGE)	0.722	-0.56	-0.125	0.361
Herbaceous (HERB)	0.26	0.052	-0.242	0.8
Sub-arbutive (SARB)	0.749	-0.327	0.122	-0.419
Arbustive (ARBU)	0.936	-0.283	-0.079	0.111
Trees (TREE)	0.775	-0.403	0.07	-0.361
Age (AGE)	0.804	-0.455	0.044	-0.269
Inv (INVE)	0.362	-0.48	0.004	-0.053
Ant (ANT)	-0.297	-0.76	-0.341	-0.274

*Invasive ant species*

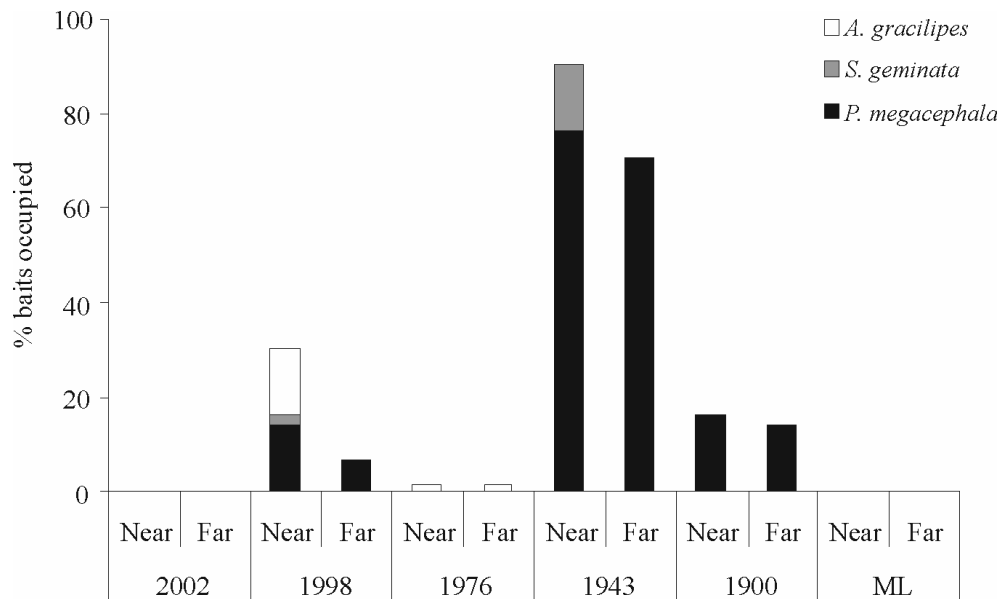
Among the three invasive species present at the study sites, *P. megacephala* was the most abundant followed by *S. geminata* and then *A. gracilipes*. The number of baits occupied by these species varied significantly across the study sites (Kruskal-Wallis:  $Z=18.86$ ,  $df=4$ ,  $p<0.001$ ), being highest at the 1943 site and then significantly decreased with the increasing of the vegetation cover, as with the increasing of the shrub and trees covers (Fig 3).

At the more recent lava flow, characterised by a low vegetation cover, invasive ants were also present. At the 1976 site, their presence was anecdotal being represented only by *Anoplolepis gracilipes* which was observed on a single bait. The more surprising result was the non significant difference between the number of baits occupied by invasive species at the 1998 and at 1900 sites (Fig 3). However *P. megacephala* was less abundant in litter samples and in pitfall traps at the 1900 site than at the 1998 site (Fig 2).

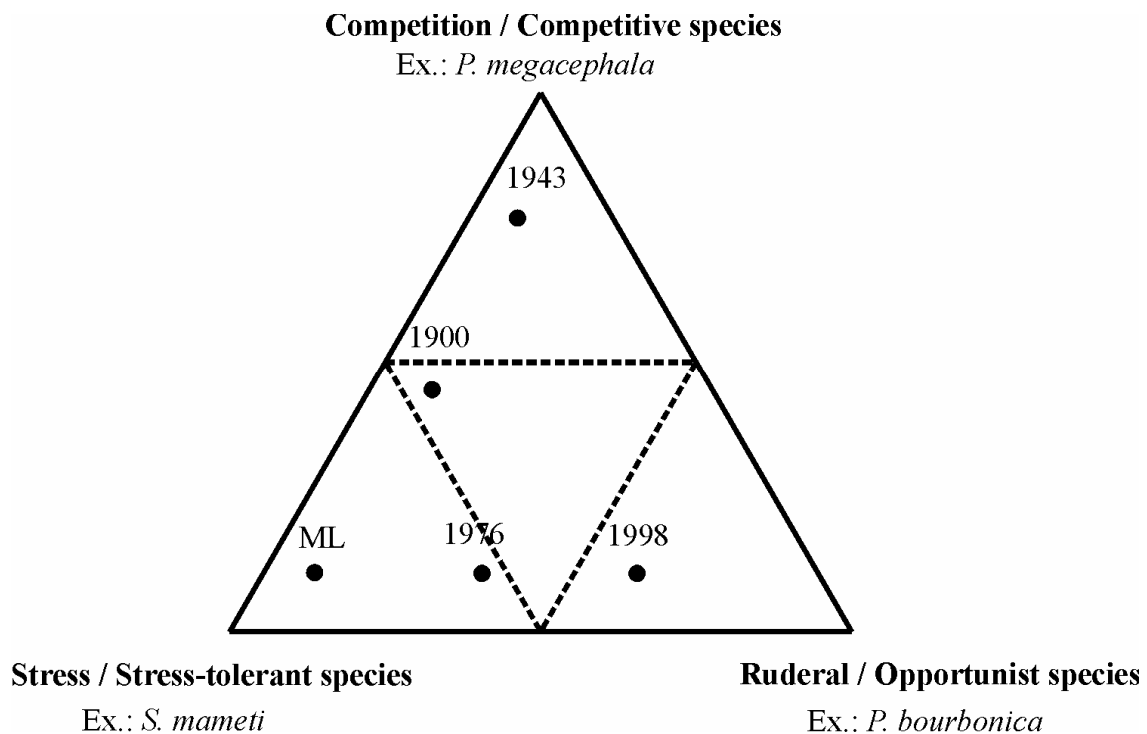
In the 1998 site, invasive ant species occupied significantly more baits at the station which is near the road than at the station which is far from the road (Chi-square test:  $Chi^2=13.17$ ,  $df=1$ ,  $p<0.001$ ). This pattern was also observed at the 1943 site (Chi-square test:  $Chi^2=8.69$ ,  $df=1$ ,  $p<0.001$ ). In these two sites, only *P. megacephala* monopolised baits at the two sampling stations, whereas *S. geminata* and *A. gracilipes* appeared to be confined to the stations which are near the road (Fig 4).

CCA results show that invasive species were more abundant at the earlier phases of the vegetation succession, when the vegetation cover was low. CCA diagram also show a strong relation with the quantity of litter: the highest was the quantity of litter, the more abundant were the invasive species.

**Fig 4.** Percentages of baits occupied by the three invasive ants *A. gracilipes*, *S. geminata* and *P. megacephala* at each study sites, according to the distance of the sampling station from the road: near (10-100 m) or far from the road (> 150 m).



**Fig 5.** Ant community classification in relation to stress and disturbance. Each study sites are mapped onto a Grimean triangle (Grime, 1974) according to the relative importance of stress and disturbance. The three community types are represented by the three most abundant species across sites.



Concerning the relation of invasive ants and the invertebrate fauna, results showed that they were more abundant when the abundance and the species richness of ants were the highest. Similarly, the spiders, mainly constituted by hunter species, were also particularly abundant and diverse at the sites where invasive ant species were found (Table 2). Another interesting result was the presence of a cochineal species living on roots at a single site (the 1943 site), where the abundance of invasive ants was highest (Table 2).

## Discussion

The analysis on ant communities associated to the different stages of the vegetation dynamic reveals a temporal change in species composition. Our results show three different phases in ant succession. The first phase corresponds to the first stage of the vegetation succession, few years after the disturbance (lava flow) when the vegetation cover is low and mainly composed by lichens and bryophytes (the 1998 and 1976 sites). This phase was characterized by a great abundance of the ant species *P. bourbonica*. The second phase marks the transition towards the final stage of the vegetation dynamic with a constant increasing in the vegetation cover and a gradual change in the covering percentage of each vegetation stratum (the 1943 and 1900 sites). The invasive ant species, *P. megacephala* was particularly abundant at this phase. Finally, the third phase which corresponds to the final stage of the vegetation succession characterized by a dense canopy forest (the Mare-Longue site) and where the ant species *S. mameti* almost solely composed the ant fauna.

Based on the ant species functional groups established by Andersen (1995) and the Grime's triangular model of plant strategies (Grime 1974), these three phases in ant succession, corresponding to the three groups of ant species obtained by CCA results (Fig 1), can be classified and named in relation to environmental stress and disturbance (Fig 5): (1) the first group forms the "Opportunists group" with species characteristics of disturbed sites or habitats supporting low ant diversity; (2) the second group forms the "Competitive species group" with on the one hand, the "Dominant species group" which are abundant, highly active and aggressive, exerting a strong competitive influence on other ants; and on the other hand the "Subordinate species group" formed by species co-occurring with, and submissive to the dominant species; and finally, (3) the third group constituting the "Stress-tolerant species group", with species physiologically more tolerant to extreme microclimatic conditions than species of the competitive group.

These changes in community-level pattern of ant communities show that community vulnerability to invasive ant species change over the time with variations of the vegetation

structure. In fact, at the earliest phases of the vegetation dynamic (the 1998 and 1976 sites), invasive ant species were present but in a few number, monopolising few baits. Then, their abundance increased with the increasing of the vegetation cover being highest at the 1943 site. The apparition of the first “real” trees (> 8m) at the 1900 site, probably in marking the transition towards the dense canopy forest stage, resulted in a significant diminution of the abundance and the number of baits occupied by invasive species. Finally, no invasive ant species were collected in the Mare-Longue site which is characterized by a dense canopy cover.

Several hypothesis could explain such changes in the invasion pattern of ant communities. First, site-to-site variability in the abundance and the ability to monopolise baits of invasive ant species may be explained by the microclimatic conditions. Studies have demonstrated that invasive ants, compared to native species, are less tolerant of extreme microclimatic conditions (Holway *et al.* 2002b, Shilman *et al.* 2006). The earliest stages probably constitute severe conditions of temperatures and humidity for a large majority of ant species: with few vegetation, the ground lava does not retain the water during rainfalls and is directly exposed to light rays, storing the warm. Then the increase in the vegetation cover in reducing surface temperatures and in increasing relative humidity (Salati 1987, Lewis 1998) provides better conditions for invasive species (the 1943 site) until an optimum after which low temperatures and high humidity created by the dense canopy cover become a limiting factor (the 1900 and the Mare-Longue site), explaining their absence in the Mare-Longue site.

Another interesting point is to consider the litter as a factor influencing ant invasion success. CCA diagram shows a strong correlation between the abundance of invasive species and the litter quantity. The litter in reducing temperatures and in contributing to the soil water retention (Facelli & Pickett 1991) probably constitutes a key factor at the earliest stages of the vegetation dynamic; but can also be consider as a a favourable habitat providing rich food resources for the soil fauna (Bengtsson *et al.* 1998). Resource availability has been suggested to be determinant in invasion success, a community becoming more vulnerable to invasion according to the increase in the resource availability (Tilman 1999, Davis *et al.* 2000). Hence the changes in abundance and baits monopolisation of the invasive species in relation with litter quantity could reflect the changes in resource availability across the study sites. In agreement with this hypothesis, our results indicate a correlation between the hunt spiders and invasive ant abundances. Moreover, the only homoptera species found was at the site where abundance of invasive ants was the highest (the 1943 site). The strong relation between ants and homoptera, from which they exploit exudates, is known for several invasive species

(Holway *et al.* 2002a). Numerous studies have demonstrated that their ecological dominance is strongly correlated with the presence of homoptera populations (Campbell 1994, Addison & Samways 2000, Helms & Vinson 2002).

Finally, anthropogenic disturbances can also reflect the changes in invasion success. By increasing resource availability they can facilitate invasions (Hobbs 1989, D'Antonio 1993). In comparison with the other sites, the 1998 site is the only which is frequented by tourists. The unexpected presence of invasive species at this site, characterized by stressful environmental conditions, could be explain by the increasing of resources resulting in human activities; these resources being more easily exploited by invasive species because of their closely association with humans. This results suggest that anthropogenic disturbance takes precedence over stressful microclimatic conditions in determining the extent to which a community can be invade. This dependence on humans is particularly marked for some invasive species through their dispersion ability into new habitat. As it has been demonstrated for *Solenopsis invicta* (Stiles & Jones 1998, Forsy *et al.* 2002), our results show that roadsides of disturbed habitats were more suitable for *Solenopsis geminata* and *A. gracilipes* establishment than distant ones. The low dispersion of *S. geminata* at the study sites may be also related to the nature of the ground (lava flow) which is unfavourable for this species. *P.megacephala* appeared the more threatening species for open natural habitats, being always the most abundant and the most widespread of the three invasive ants across the study sites.

A potential limitation of this study is that ant communities of the adjacent habitats have not been explored. Site-to-site differences in ant communities could also depend on site history and the species constituting communities of the adjacent habitats. However similarities of our results between the two distant 1943 sites reveal that these differences are rather due to intrinsic factors linked to the site than the surrounding habitats. Further studies will be needed to measure precisely the influence of this factor in the invasion/colonisation process.

To conclude, this study provides demonstration that community vulnerability to invasion is strongly influenced by environmental factors. However the strong interactions existing among them may explain in part the difficulties to establish a simple predictive model for ant community invasion. Invasibility appeared then as a complex combination of all these tree environmental parameters: disturbances, resources availability and microclimatic conditions. This study also provides demonstration of the transitional character of the invasion process, from which ecological effect can greatly vary through time (Morrison 2002), and emphasizes the importance to conduce long term studies.

## DISCUSSION GENERALE

---

## Discussion générale

### L'avantage du nombre

Bien que toutes trois considérées parmi les espèces de fourmis les plus dangereuses pour les milieux qu'elles envahissent, *P. megacephala*, *S. geminata* et *A. gracilipes* montrent des différences importantes dans leurs aptitudes à la compétition. Nos résultats indiquent que la capacité d'une espèce envahissante à en déplacer une autre, ou au moins à en limiter l'expansion dépend du nombre d'ouvrières qu'elle est capable de mobiliser, c'est-à-dire notamment de la taille de ses colonies. De nombreuses études ont en effet montré que, chez les fourmis, la taille de la colonie influence directement l'issue de la compétition (Morrison 2000, Holway & Case 2001, Palmer 2004).

Des trois espèces envahissantes, *S. geminata* est la plus compétitive. Son expansion est davantage limitée par les conditions environnementales que par la compétition avec les autres espèces. Cette espèce montre une préférence pour les milieux chauds et humides où elle atteint de fortes densités. Chez *S. geminata* les deux formes sociales, monogyne et polygyne, peuvent exister dans une même zone géographique (Adams *et al.* 1976, MacKay *et al.* 1990). De nombreuses études ont montré que sous certaines conditions une colonie peut « adopter » des reines récemment accouplées provenant d'autres colonies (McInnes & Tschinkel 1995, Tschinkel 1996). La saturation écologique de l'habitat favoriserait l'apparition d'un tel comportement (Herber 1986, Keller 1995, Ross & Keller 1995). Il est probable que les conditions favorables à l'espèce dans les secteurs humides de l'Ile aient conduit à terme à cette situation. La capacité de *S. geminata* à mobiliser un plus grand nombre d'ouvrières dans les secteurs humides de l'Ile pourrait donc être lié au caractère polygyne de ses colonies dans ces milieux ; les colonies polygynes ayant notamment davantage tendance à l'unicolonialité (Way *et al.* 1998). La comparaison de la structure de quelques nids sur les parties Est et Ouest de l'Ile semble en effet indiquer que la forme polygyne de *S. geminata* est plus fréquente dans la région Est, plus arrosée (Blard, unpublished data). Aux Galapagos, Von Aesh (2006) a également démontré que la dominance de *S. geminata* était liée à sa supériorité numérique.

L'importance des conditions climatiques sur les populations de *S. geminata* laisse suggérer des fluctuations possibles de ses densités, dont les effets sur les communautés s'observent, au moins en partie, avec le changement de saison. En effet, l'expansion de *P. megacephala* étant limitée par la présence de *S. geminata*, la diminution en hiver de l'abondance de cette dernière permet à *P. megacephala* de mieux accéder aux ressources

disponibles : le déplacement d'une espèce dominante se fait toujours au bénéfice de l'espèce qui lui est écologiquement la plus proche (Gibb & Hochuli 2004).

Chez les fourmis, la coexistence entre espèces est rendue possible notamment grâce à l'existence d'une relation inverse entre le temps nécessaire à une espèce pour découvrir une ressource et sa capacité à la « contrôler », c'est-à-dire à en empêcher son exploitation par d'autres espèces (Davidson 1998). Les espèces envahissantes n'obéissent pas à cette règle : elles arrivent très vite, recrutent en masse et défendent de manière agressive l'accès de la ressource à tout autre espèce (Holway 1999, Hoffman *et al.* 1999, Delsine *et al.* 2001). Nos résultats indiquent en effet que le temps de découverte des appâts par *S. geminata* et *P. megacephala* est très rapide : en moins de 20 minutes plusieurs dizaines d'ouvrières sont présentes sur les appâts ! Cependant, si les deux espèces ont probablement la même capacité à défendre de façon agressive leurs ressources, il est possible qu'il existe une différence dans le nombre minimal d'ouvrières nécessaire pour les contrôler. Dans les zones dominées par *S. geminata*, *P. megacephala* arrive plus rapidement sur les appâts que dans les zones où elle est dominante. Ainsi, il semble que *P. megacephala* ait la capacité d'atteindre ce nombre minimal d'ouvrières plus rapidement que *S. geminata* grâce à une vitesse de recrutement supérieure. Il est probable que ce comportement découle directement d'un système de reconnaissance spécifique des ennemis (« enemy specification ») qui permet à certaines espèces de réagir de la manière la plus adaptée à leurs plus dangereux adversaires (Hölldobler & Wilson 1990).

L'avantage numérique apparaissant comme un facteur décisif dans la compétition entre espèces envahissantes, il est probable que le contrôle des ressources glucidiques, telles que les populations d'homoptères, constitue un véritable « enjeu stratégique » pour ces espèces. En effet ce type de ressource va leur permettre de maintenir en permanence une grande densité d'ouvrières (Davidson 1998), le statut de dominance de certaines espèces étant même directement sous la dépendance de la présence d'homoptères (Campbell 1994). Le contrôle de cette ressource sera réalisé par l'espèce la plus agressive, ou du moins celle la plus apte à la défendre (compétition par interférence) puisque les populations d'homoptères constituent une ressource stable et fixe. Des trois espèces envahissantes présentes sur l'île, *A. gracilipes* est la moins compétitive. L'arrivée de *P. megacephala* et de *S. geminata* a probablement contribué à réduire l'accès des populations d'*A. gracilipes* à ces ressources, conduisant à une diminution de ses effectifs, et du même coup à une réduction de son pouvoir compétitif.



### Le caractère « transitoire » du processus d'invasion

Pourtant présente sur l'île en grand nombre à la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle (Forel 1895), l'absence d'*A. gracilipes* de la plupart des stations échantillonnées, ainsi que les très faibles effectifs sur les sites où elle est présente, laissent penser que ses populations ont décliné avec le temps. Cependant, si la compétition avec les espèces dominantes est une cause probable à la raréfaction d'*A. gracilipes* à La Réunion, il est possible que ce déclin ait précédé l'arrivée de *P. megacephala* et *S. geminata*. En effet, de nombreux auteurs citent le cas d'espèces envahissantes dont les populations diminuent plusieurs années après le début de l'invasion. Au Texas, Morrison (2002) mesure l'abondance de *S. invicta* et constate qu'après 12 ans, bien que restant l'espèce dominante, ses effectifs ont diminué pour revenir à un niveau proche de celui du début de l'invasion. Aux Seychelles, Haines & Haines (1978) et Gerlach (2005) notent le même phénomène pour *A. gracilipes*. La réduction des ressources disponibles est souvent une hypothèse avancée pour expliquer cette diminution. A La Réunion, les fortes densités de *P. megacephala* et de *S. geminata* en lieu et place des populations d'*A. gracilipes*, ne permettent pas de valider cette hypothèse. En revanche, Le Breton (2003) a montré que des ouvrières, constamment en contact avec une espèce envahissante, sont, face à elle, plus aptes à défendre une source de nourriture que les ouvrières d'une population « naïve » (c'est-à-dire qui n'a jamais rencontré d'envahisseurs). Comme pourrait le suggérer les résultats de la compétition entre *A. gracilipes* et des espèces comme *P. bourbonica* (qui selon certains auteurs serait originaire de La Réunion) ou encore *S. mameti*, il est probable qu'avec le temps les populations en place aient été sélectionnées de façon à ce que leurs ouvrières adoptent les comportements les plus adaptés pour faire face à la menace que représentent les espèces envahissantes. Cette réaction comportementale pourrait être un des facteurs expliquant la diminution progressive d'une espèce invasive plusieurs années après son introduction.

Une autre explication pourrait directement provenir du trait biologique responsable du succès de ces espèces dans leur zone d'introduction : l'unicolonialité. Ce comportement n'apporterait qu'un avantage à court terme et ne se maintiendrait pas avec le temps (Tsutsui *et al.* 2000, Giraud *et al.* 2002, Tsutsui & Suarez 2003). En effet, le grand nombre de reines dans une super-colonie contribue à diminuer le degré d'apparement des ouvrières et donc l'héritabilité de leurs caractères (Queller & Strassmann 1998). A terme, la sélection pourrait favoriser les comportements « égoïstes », réduisant la coopération et conduisant à la fragmentation de la super-colonie en plusieurs petites colonies.

L'avantage du nombre étant essentiel dans la compétition entre les espèces de fourmis envahissantes, la diminution de leurs effectifs au cours du temps pourrait expliquer la

succession d'espèces invasives dans une même région géographique. En effet, le « priority effect » (Case 1991), stipulant que l'espèce déjà établie a peu de chance d'être déplacée par un nouvel envahisseur, même si celui-ci est un plus fort compétiteur, ne serait alors valable que dans les premiers temps qui suivent l'invasion. Une espèce parviendra donc à s'établir d'autant plus tôt qu'elle sera plus compétitive que les espèces déjà présentes. En d'autres termes, l'importance de la taille des propagules dans la probabilité d'établissement d'une espèce dans un nouveau milieu (Lodge 1993), sera d'autant plus grande que l'espèce sera moins compétitive. Alors que d'autres études montrent que la succession d'espèces envahissantes obéit strictement à leur hiérarchie compétitive (Duyck *et al.* 2004), cette hypothèse suggérerait non seulement qu'après un temps suffisamment long, une espèce moins compétitive que celle déjà établie parviendrait à s'installer, mais aussi que l'invasion par une même espèce dans une zone géographique donnée pourrait se faire de façon cyclique.

### **Sensibilité des milieux aux phénomènes d'invasion (Invasibility)**

Les récentes études menées sur les fourmis envahissantes ont montré que, dans de nombreux cas, le succès de l'invasion d'un milieu par ces espèces est davantage lié aux conditions abiotiques de ce milieu qu'à la structure des communautés qui le compose (Holway 1998, Holway *et al.* 2002b, Menke & Holway 2006). La Réunion présente d'importants contrastes climatiques qui sont la conséquence, pour les différents milieux, de conditions très variées, s'exprimant parfois à une très petite échelle (nombreux microclimats). C'est en partie cette hétérogénéité dans les conditions climatiques qui permet d'expliquer la coexistence de *P. megacephala* et *S. geminata* à l'échelle de l'île. L'importance des facteurs climatiques dans la coexistence d'espèces introduites a été montré pour plusieurs groupes d'invertébrés (Juliano *et al.* 2002, Duyck *et al.* 2006, Von Aesh 2006), et il est probable qu'un système insulaire sera d'autant plus capable de « supporter » la présence d'un grand nombre d'espèces introduites que les conditions climatiques y seront variées.

Les différents milieux de La Réunion ne sont pas complètement envahis et ne montrent pas tous la même sensibilité aux invasions. Nos observations confirment que les espèces invasives envahissent préférentiellement les milieux perturbés, comme les zones urbaines ou les territoires cultivés (Ness & Bronstein 2004). Dans ces milieux, ce sont les faibles précipitations et les basses températures (altitude) qui ont limité l'expansion de la fourmi de feu *S. geminata*. Nichant exclusivement dans le sol, cette espèce est très sensible aux conditions d'humidité du sol. Ainsi, bien que présente sur la côte sous le vent, les pluies peu abondantes (<1 000 mm) et concentrées sur quelques mois, ainsi qu'un sol très perméable,

font que cette espèce n'y atteint jamais de fortes densités. Supportant une gamme de température et d'humidité plus large que *S. geminata*, *P. megacephala* est l'espèce dominante dans les habitats qui ne sont pas favorables à cette dernière.

Cependant cette tolérance physiologique semble avoir ses limites. En effet, plusieurs études ont montré que les espèces de fourmis envahissantes sont plus sensibles aux conditions « extrêmes » de température ou d'humidité que les espèces indigènes (Holway *et al.* 2002b, Shilman *et al.* 2006). Notre étude a montré que la dominance des espèces invasives est liée à la structure de la végétation, dont l'influence sur les conditions de température et d'humidité est bien connue (Salati 1987, Lewis 1998). Or les principaux habitats naturels réunionnais sont soit en altitude soit dans les régions les plus pluvieuses de l'île. Les conditions microclimatiques liées à la strate arborée très dense de ces milieux sont donc accentuées par la pluviométrie importante. Ainsi il est possible que les conditions microclimatiques particulières (humidité importante et températures moyennes basses) soit un des principaux facteurs permettant d'expliquer l'absence d'espèces envahissantes des milieux naturels réunionnais. Cette importance des conditions microclimatiques pourrait expliquer que pour un même milieu on puisse observer des différences dans le succès d'invasion entre espèces envahissantes (tolérances physiologiques différentes) et que pour une même espèce envahissante, des différences puissent exister dans le succès d'invasion en fonction du contexte climatique du milieu, notamment suivant la zone géographique.

D'autres facteurs semblent conditionner le succès d'une invasion, en augmentant notamment leurs chances d'établissement. Le rôle des perturbations dans la facilitation des phénomènes d'invasion est bien connu (Elton 1958, Lodge 1993). Ainsi la fréquentation touristique d'un site, en fournissant des ressources plus aisément exploitables par les fourmis envahissantes du fait de leur commensalisme avec l'homme, rendra un milieu plus sensible aux invasions alors même que les conditions environnementales (températures, végétation, ...) semblent peu favorables à ces espèces. De même, la proximité d'une route à un site va jouer sur l'étendue de la pénétration de ces espèces dans le milieu. Au bout du compte, comme le suggère Davis *et al.* (2005), la notion de vulnérabilité d'un milieu au phénomène d'invasion intègre à la fois les conditions environnementales, le régime de perturbation auquel il est soumis et la disponibilité en ressources. Puisqu'il apparaît évident que ces facteurs n'agissent pas indépendamment les uns des autres, on peut aisément comprendre pourquoi, malgré les nombreuses hypothèses émises, aucune théorie n'a pu être véritablement avancées pour rendre compte des différences de sensibilités aux invasions

d'une communauté à une autre (Lonsdale 1999). Malgré les nombreux facteurs en jeu, notre étude laisse cependant suggérer qu'il existe entre eux une certaine hiérarchie (Fig 1) :

- Le type de **perturbation** auquel est soumis le milieu est sans doute, le premier facteur en importance. En effet, il peut jouer à la fois sur la variation des paramètres microclimatiques, l'ouverture du milieu créant par exemple des conditions de températures favorables à l'établissement des espèces envahissantes, et sur la disponibilité des ressources, soit en augmentant directement la quantité de ressources, soit en réduisant l'abondance de certaines espèces réduisant dans les deux cas l'intensité de la compétition (Davis *et al.* 1998). En fait, comme le souligne nos résultats, le type de perturbation prédispose le milieu à l'invasion en augmentant les chances d'établissement des espèces envahissantes. Ainsi l'importance des perturbations dans le succès d'invasion sera très variable d'une espèce à l'autre (Lodge 1993).

- Les variations dans les **conditions microclimatiques** vont jouer essentiellement sur la structure des communautés en favorisant certaines espèces au détriment d'autres (stress environnemental). La variation des paramètres microclimatiques implique que, à un moment donné, la probabilité d'établissement et d'expansion sera différente d'une espèce envahissante à l'autre.

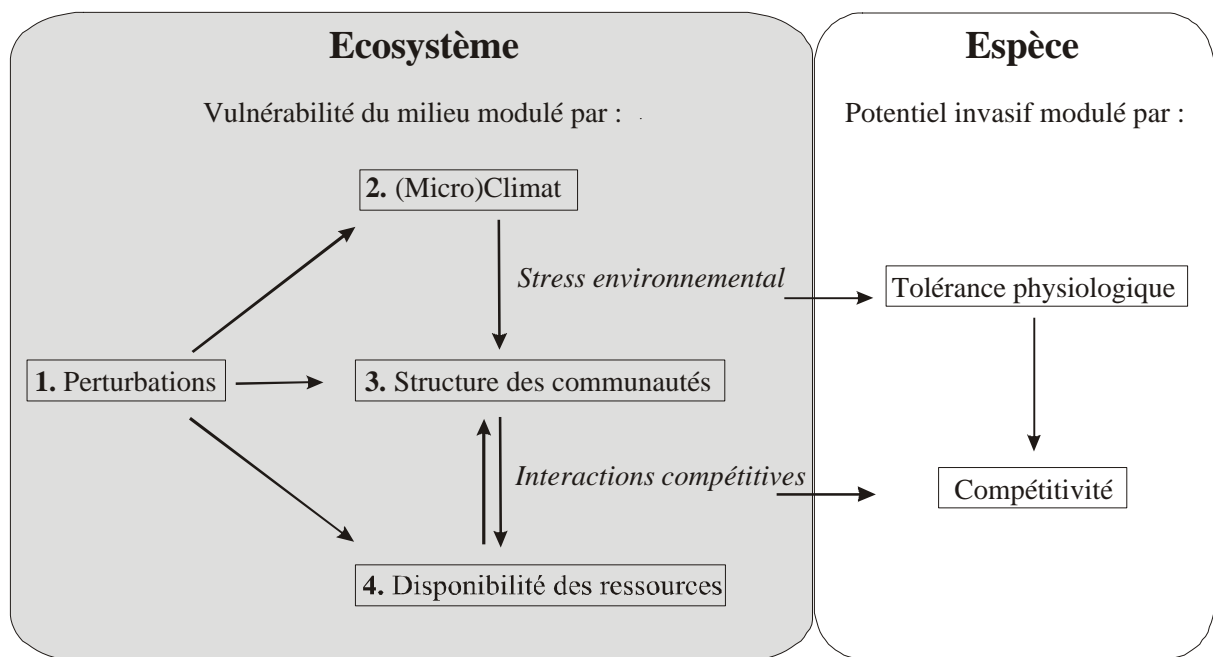
- **La structure des communautés** joue un rôle important dans la sensibilité d'un milieu au processus d'invasion notamment du fait de son influence sur l'exploitation des ressources disponibles : d'une part, les communautés les plus diversifiées utilisent les ressources plus efficacement, laissant peu de chance à de nouvelles espèces de s'installer, et d'autre part, ces communautés ont également plus de chance d'inclure des espèces très compétitives ayant pour effet de réduire le succès de l'établissement d'une espèce envahissante (Majer 1994, Andersen 1997). Lodge (1993) suggère qu'une communauté sera d'autant plus sensible aux invasions que le nombre d'espèces écologiquement similaires sera faible. En d'autres termes, la compétition pour les ressources sera d'autant plus intense que le nombre de groupes fonctionnel sera important, réduisant les opportunités de niches pour les espèces envahissantes. Il est probable que chez les fourmis comme chez les plantes (Xu *et al.* 2004), ce soit davantage le nombre de groupes fonctionnels que la richesse spécifique d'une communauté qui détermine sa résistance aux invasions.

- La fluctuation des **ressources disponibles** apparaît comme déterminante dans le succès de l'invasion (Davis *et al.* 2000), mais est directement sous la dépendance des facteurs précédemment cités. Nos résultats suggèrent que l'abondance relative des espèces envahissantes, ainsi que celle des autres espèces, augmente avec la disponibilité des

ressources. Comme c'est probablement le cas concernant les milieux que représentent les coulées de laves récentes, Hobbs & Atkins (1988) ont montré que l'apport de ressources dans un environnement « pauvre » à l'origine, favorise à la fois les espèces indigènes et les espèces envahissantes. La colonisation/invasion de ces espèces par un même processus écologique explique alors les corrélations positives souvent observées entre diversité et sensibilité aux invasions (Byers & Noonburg 2003, Jiang & Morin 2004).

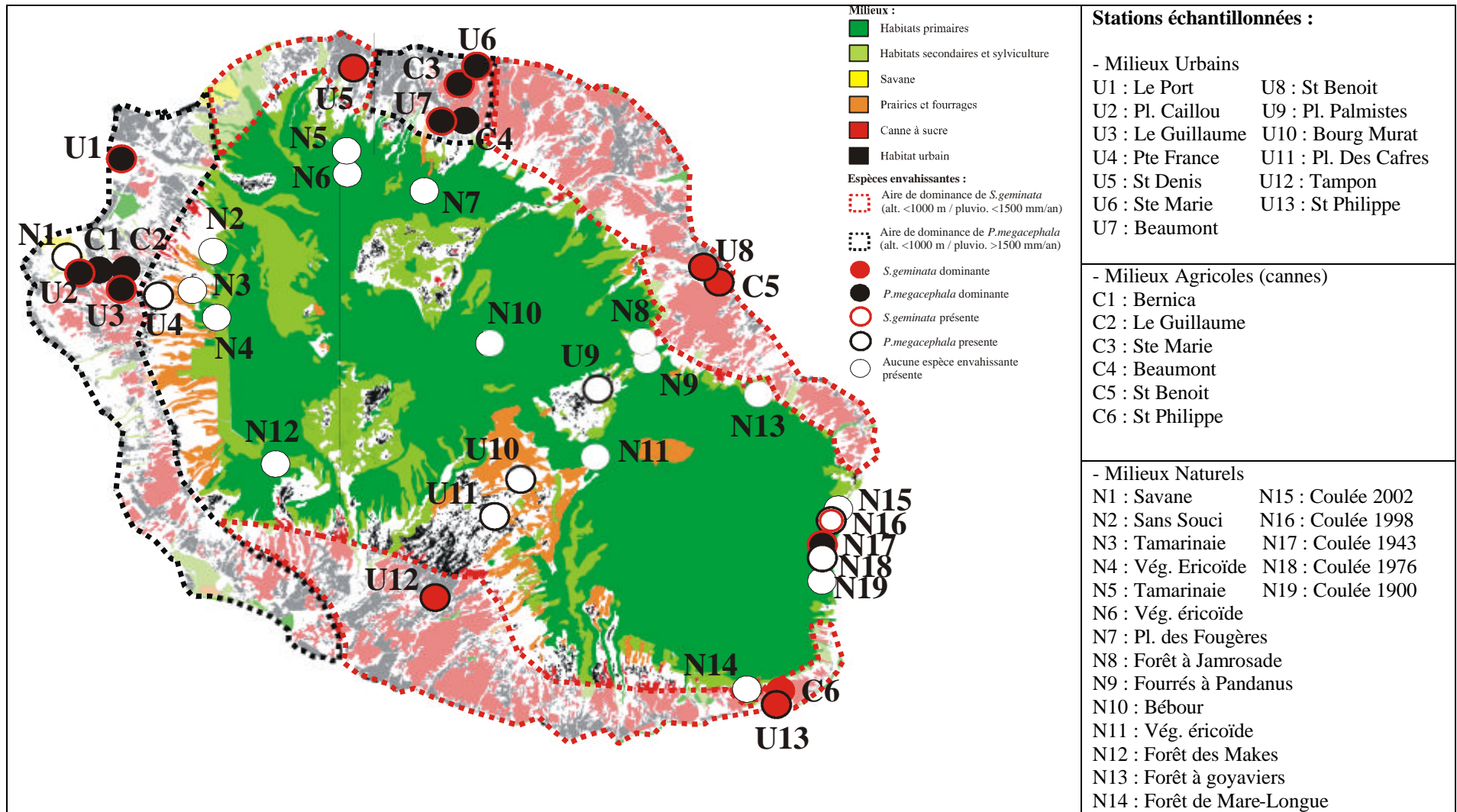
La disponibilité des ressources augmente simplement les chances d'établissement d'une espèce envahissante mais n'a pas d'effet sur sa dominance (Beisner *et al.* 2006).

Ces quatre facteurs étant susceptibles de varier, la vulnérabilité d'une communauté au phénomène d'invasion n'est pas un attribut permanent, au contraire, elle peut évoluer au cours du temps.



**Figure 1.** Interdépendance des facteurs jouant sur la vulnérabilité d'un milieu aux phénomènes d'invasion.

**Figure 2.** Distribution de *S. geminata* et *P. megacephala*.



### Historique du processus d'invasion et distribution des espèces envahissantes

Une approche historique permet de mieux appréhender le succès sur l'Ile des trois espèces envahissantes étudiées. *A. gracilipes* a été introduite avant 1895 (Forel 1895) et constituait probablement à cette date l'espèce dominante. Sa préférence pour milieux humides (Veeresch 1987) l'a probablement conduite à atteindre ses plus fortes densités dans la région Est de l'Ile. Cette région constitue aujourd'hui encore la zone où on peut l'observer le plus fréquemment. Forel (1907), en faisant référence à la faune des archipels de la zone Océan Indien, rappelle qu'« à la Réunion le *Plagiolepis longipes* de l'Inde a déjà bien dévasté la faune locale ». Cette remarque indique qu'à cette époque au moins, *A. gracilipes* devait également être présente dans les milieux naturels. Sa disparition de ces milieux reste difficile à expliquer mais pourrait être le résultat à long-terme de la compétition avec des espèces comme *S. mameti* et *P. bourbonica* qui y sont aujourd'hui abondantes.

L'analyse des données historiques permet d'affirmer que *P. megacephala* et *S. geminata* sont arrivés bien après *A. gracilipes* (elles sont toutes les deux signalées avant 1954). Bien qu'aucune donnée n'existe sur la date d'introduction de ces espèces, nos résultats suggèrent que l'établissement de *P. megacephala* est antérieur à celui de *S. geminata*. En effet, *S. geminata* étant plus compétitive et ayant également une plus grande aptitude à la dispersion (envol de sexués) que *P. megacephala*, seul ce scénario permet d'expliquer la présence de *P. megacephala* dans la région Est de l'île. Il est probable qu'avant l'arrivée de *S. geminata*, la compétition entre *A. gracilipes* et *P. megacephala*, ait limité l'abondance et l'expansion de ces deux espèces, avec *P. megacephala* déplaçant *A. gracilipes* dans la plupart des cas. En admettant que la zone portuaire soit le lieu principal et le plus probable d'entrée des espèces introduites et que le processus de dispersion passive ait peu joué, il est probable que le déplacement compétitif de *A. gracilipes* par *P. megacephala* ait d'abord eu lieu dans l'Ouest de l'île, expliquant aujourd'hui les rares observations d'*A. gracilipes* dans cette région. Par la suite, l'arrivée de *S. geminata* a conduit à limiter l'expansion de *P. megacephala* sur la « côte au vent », permettant probablement le maintien de petites populations d'*A. gracilipes*, comme celles d'autres espèces. En effet, il apparaît que les appâts posés sur les zones dominées par *S. geminata* révèlent deux fois plus d'espèces que ceux placés sur les zones dominées par *P. megacephala*. Ce résultat peut s'expliquer par le fait que, bien qu'étant capable d'atteindre de fortes densités, *S. geminata* est plus lente à trouver les ressources (Perfecto 1994).

La distribution géographique des trois espèces correspond ainsi directement aux préférences climatiques de *S. geminata* : la distribution de *P. megacephala* n'est limitée que par la présence de *S. geminata*, au moins en basse altitude et la probabilité d'observer

*A. gracilipes* sera d'autant plus grande que la zone sera dominée par la fourmi de feu. Sensible aux basses températures, *S. geminata* est présente préférentiellement en basse altitude, ne dépassant probablement pas les 900 mètres (altitude maximale où l'espèce a été observée : 742 m). Sur le littoral, nos résultats nous permettent de dire que *S. geminata* est dominante dans les zones où les précipitations sont supérieures à 1 500 mm / an. Bien que présente dans les zones plus sèches, elle n'y atteint jamais de fortes densités, les populations étant d'autant plus populeuses que les terrains seront irrigués ou proches de points d'eau (obsv. pers.). *P. megacephala* quant à elle, tolère les conditions d'altitude mais uniquement dans les zones proches des habitations (altitude maximale où l'espèce a été observée : 1 582 m). Dans ces régions elle n'est toutefois jamais présente en grande densité. Ces trois espèces semblent aujourd'hui cantonnées aux milieux anthropisés.

### **Espèce vagabonde ou espèce envahissante ?**

Il est essentiel de faire la distinction entre espèce vagabonde (tramp species) et espèce envahissante (invasive species). Passera (1994) donne une définition fonctionnelle du groupe des espèces vagabondes basée non seulement sur leur lien fort avec les activités humaines et l'environnement anthropique, mais aussi sur des caractéristiques biologiques communes. La dénomination envahissante fait quant à elle davantage référence à l'impact de ces espèces sur les milieux qu'elles envahissent. Selon les auteurs, les avis divergent énormément sur l'attribution du caractère « envahissant » ; ce qui conduit parfois, dans la littérature, à des confusions sur l'emploi des termes vagabondes et envahissantes pour une même espèce. Cependant, il est admis que la majorité des fourmis vagabondes sont considérées comme des espèces non envahissantes. Or il est probable que ces espèces, dont les relations étroites avec les activités humaines augmentent leurs chances d'être transportées, aient toutes un potentiel invasif important qui s'exprimera d'autant plus que leur capacité à devenir dominante sera grande. La hiérarchie qui existe entre espèces introduites pourrait expliquer que l'impact de certaines espèces soit masqué ou réduit par les espèces dominantes présentes. Ainsi, il est probable que des espèces comme *A. gracilipes* peu compétitives profitent de conditions favorables pour se répandre et avoir un impact sur le milieu : la majorité des systèmes insulaires où *A. gracilipes* pose des problèmes sont des îles de petite taille (Les Seychelles : <200 km<sup>2</sup> (Haines and Haines, 1978; Feare, 1999; Gerlach, 2004); Ile Christmas: 134 km<sup>2</sup> (O'Dowd et al., 2003); Iles Tokelau : <10 km<sup>2</sup> (Lester and Tavite, 2004)) et sur lesquelles la myrmécofaune est peu diversifiée. En accord avec cette idée, Wetterer *et al.* (1999) rapporte que l'invasion de Biosphère 2 par *Paratrechina longicornis*. Biosphère 2 est une serre de 1.28



**Tableau 1.** Liste des fourmis au « potentiel envahissant » (d'après McGlynn 1999a).

	Présente à La Réunion	Zone d'origine
<b>Dolichoderinae</b>		
<i>Linepithema humile</i>	non	Amérique du Sud
<i>Tapinoma melanocephalum</i>	oui	Inconnue
<i>Technomyrmex albipes</i>	oui	Région Indo-Pacifique
<b>Formicinae</b>		
<i>Anoplolepis custodiens</i>	non	Afrique
<i>Anoplolepis gracilipes</i>	oui	Afrique ou Asie
<i>Lasius neglectus</i>	non	Asie
<i>Paratrechina bourbonica</i>	oui	La Réunion ?
<i>Paratrechina fulva</i>	non	Brésil
<i>Paratrechina longicornis</i>	oui	Afrique ?
<i>Paratrechina vaga</i>	probable	Australie et Asie du Sud Est
<i>Plagiolepis alluaudi</i>	oui	Inde ?
<b>Myrmicinae</b>		
<i>Cardiocondyla emeryi</i>	probable	Afrique
<i>Cardiocondyla nuda</i>	non	Australie
<i>Cardiocondyla venustula</i>	non	Ancien Monde
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	non	Asie tropicale et Australie
<i>Monomorium destructor</i>	probable	Afrique ou Inde
<i>Monomorium floricola</i>	oui	Inde et Asie du Sud Est
<i>Monomorium pharaonis</i>	oui	Afrique ?
<i>Pheidole megacephala</i>	oui	Afrique
<i>Strumigenys emmae</i>	oui	Papouasie
<i>Solenopsis geminata</i>	oui	Amérique tropicale
<i>Solenopsis invicta</i>	non	Brésil
<i>Solenopsis richteri</i>	non	Argentine
<i>Tetramorium bicarinatum</i>	oui	Asie du Sud Est
<i>Tetramorium caespitum</i>	non	Europe
<i>Tetramorium lanuginosum</i>	oui	Asie du Sud Est
<i>Tetramorium pacificum</i>	non	Région Indo-Pacifique
<i>Tetramorium simillimum</i>	oui	Europe
<i>Trichoscapa membranifera</i>	non	Europe ?
<i>Wasmannia auropunctata</i>	non	Amérique tropicale
<b>Ponerinae</b>		
<i>Hypoponera eduardi</i>	non	Afrique
<i>Hypoconerops opaciceps</i>	non	Brésil
<i>Hypoconerops punctatissima</i>	oui	Europe ?

hectares implantée dans le désert de l'Arizona qui est utilisée comme un microcosme pour comprendre la dynamique des écosystèmes face à certains changements. L'introduction accidentelle de *P. longicornis* dans cet environnement à la myrmécofaune peu diversifiée, a conduit à l'explosion de ses populations et à la disparition de la majeure partie de la faune initialement présente. Pourtant à La Réunion comme dans la plupart des régions où elle est présente (Banks & Williams 1989, Morrison 1996), cette espèce n'est jamais dominante. Ceci suggère que la liste proposée par Holway *et al.* (2002a) ne présente que les « super-dominantes » d'un groupe d'espèces envahissantes beaucoup plus nombreux, toutes les espèces vagabondes étant des espèces envahissantes potentielles (Tableau 1).

Dans le même temps, le succès d'une espèce envahissante passe également par la facilité avec laquelle elle parvient à rejoindre un nouveau milieu. Ainsi une espèce peu compétitive mais ayant un fort pouvoir de colonisation peut également présenter une menace sérieuse. Pour ces espèces qui sont aisément transportées d'une région à l'autre, les différences dans la taille minimale des propagules nécessaires à l'installation d'une nouvelle colonie expliquent peut être les différences dans les historiques d'invasion. Avec un historique d'invasion très ancien et une très vaste répartition à l'heure actuelle, *A. gracilipes* pourrait faire figure « d'espèce pionnière », en n'ayant notamment besoin que d'un très faible nombre d'individus pour coloniser une nouvelle zone géographique. Bien que peu d'études aient été menées sur cette étape importante du processus d'invasion, quelques données permettent d'apprécier les différences qui peuvent exister entre les espèces et l'avantage que cela peut leur conférer : là où la fourmi d'Argentine, *L. humile*, n'a besoin que de 10 ouvrières pour qu'une nouvelle colonie se développe (Hee *et al.* 2000), *P. megacephala* requiert la présence d'au moins une reine et de 10 nymphes d'ouvrières (Chang 1985).

### **Evaluation des risques d'invasion par d'autres espèces envahissantes**

Les écosystèmes naturels réunionnais semblent à l'heure actuelle peu sensibles aux invasions par les espèces invasives déjà présentes sur l'Ile. Cependant même un écosystème longtemps considéré comme résistant peut devenir à son tour vulnérable, dès lors que la « bonne espèce » est introduite. A La Réunion, la menace est d'autant plus grande que, comme l'indique notre étude, les milieux naturels présentent toutes les conditions d'opportunités de niches (Shea & Chesson 2002, Le Breton *et al.* 2005). Parmi les espèces envahissantes considérées par Holway *et al.* (2002a) comme les plus dangereuses, trois représentent une menace sérieuse : *Solenopsis invicta*, *Wasmannia auropunctata* et *Linepithema humile*.

Les conditions climatiques de la Réunion semblent particulièrement favorables à l'établissement de *S. invicta* (Morrison *et al.* 2004) et de *W. auropunctata*. Cependant, de ces deux espèces, *S. invicta* est probablement celle qui présente le risque le plus faible d'expansion et d'impact sur les milieux réunionnais. En effet, celle-ci colonise préférentiellement les milieux ouverts, et semble avoir les mêmes exigences que *S. geminata* pour les conditions de température (Porter & Tschinkel 1993, Wuellner & Saunders 2003) et d'humidité (Morrison *et al.* 2004). Bien qu'étant capable de la déplacer (Tschinkel 1988, 1998, Morrison 2000), ce phénomène ne semble avoir été observé que dans la région d'origine de *S. geminata*. Il est donc probable qu'à La Réunion, les fortes densités de la fourmi de feu dans ces zones préviennent tout risque d'établissement de *S. invicta* dans le futur.

La petite fourmi électrique, *W. auropunctata* en revanche, est capable de pénétrer les forêts humides (Jourdan *et al.* 2001, Le Breton *et al.* 2003). Cependant, Lubin (1984) reporte, sans plus de précision, qu'aux Galapagos sa distribution est limitée par les conditions extrêmes de températures et d'humidité. Il est donc probable qu'à La Réunion, les contrastes climatiques régionaux importants agissent comme des facteurs limitant dans sa distribution. De plus, dans les régions où elle a été introduite, on ne la trouve jamais en altitude (Reimer 1994) : cette espèce ne constituerait donc de menace que pour les milieux de basse altitude (<900 m). La compétition très forte avec *S. geminata* (Von Aesh 2006) et *P. megacephala* (Le Breton 2003), pourrait prévenir tout risque d'établissement et d'expansion de cette espèce dans l'île.

L'analyse des conditions climatiques de la zone Océan Indien laisse penser que les chances d'établissement de la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) dans la région sont faibles (Roura-Pascual *et al.* 2004). Cependant, si cette espèce parvenait à s'installer, de toutes les espèces envahissantes, c'est elle qui présenterait la menace la plus sérieuse. En effet, cette espèce tolère des températures plus basses et un gradient d'humidité plus importante que les autres espèces (Menke & Holway 2006), faisant d'elle la candidate la plus sérieuse à l'invasion de nos milieux sur tout le gradient altitudinal. En effet, à Hawaii par exemple, elle est présente sur plusieurs îles à des altitudes variant de 950 à 2 850 m, où les températures sont comprises entre 9,8 et 13,5°C (Cole *et al.* 1992). Dans ces zones, elle constitue généralement l'espèce de fourmi dominante (Reimer *et al.* 1990). Enfin, l'arrivée de cette espèce pourrait transformer le paysage de la myrmécofaune de l'île : sur l'île de Madère (Haskins & Haskins 1965) comme dans les Bermudes (Lieberberg & Kranz 1975), l'invasion par *Linepithema humile* a toujours entraîné le déplacement de *P. megacephala*.

## Conclusion – perspectives

Notre étude montre que la compétition entre espèces envahissantes constitue un facteur limitant de leur expansion. Des études menées à partir du même protocole dans d'autres milieux insulaires nous permettrait de confirmer les résultats obtenus pour *S. geminata*, *P. megacephala* et *A. gracilipes*. En effet, ces trois espèces envahissantes coexistent sur d'autres îles : en Polynésie (Morrison 1996), à Hawaii (Reimer 1994), en Nouvelle-Calédonie (Le Breton 2003) ou encore à l'île Maurice (Mamet 1954). Certaines de ces îles présentent l'intérêt d'avoir en plus de ces trois espèces, d'autres fourmis envahissantes comme *L. humile* à Hawaii ou encore *W. auropunctata* en Nouvelle-Calédonie. L'étude de telles communautés d'espèces permettrait notamment de mieux appréhender les conséquences possibles de l'introduction de ces fourmis à La Réunion.

L'issue de la compétition entre espèces envahissantes est liée à leur capacité à mobiliser un grand nombre d'ouvrières. Le cas d'*A. gracilipes* à La Réunion semble indiquer que cet avantage numérique diminue avec le temps et nous a conduit à formuler plusieurs hypothèses sur les raisons ayant pu entraîner la diminution de son abondance : soit les espèces indigènes deviennent plus efficaces dans la compétition avec les espèces envahissantes grâce à la sélection de comportements adaptés ; soit l'unicolonialité ne pouvant se maintenir sur le long terme, les super-colonies se fragmentent et l'augmentation de la compétition intraspécifique conduit à la diminution de la densité des colonies ainsi que de leur compétitivité vis-à-vis des autres espèces. Concernant la première hypothèse, il serait intéressant de comparer la compétitivité d'espèces comme *P. bourbonica* ou *S. mameti* vis-à-vis d'*A. gracilipes* dans des zones où cette dernière est présente depuis très longtemps, comme à La Réunion, et dans des zones d'introduction plus récente. Afin de tester la seconde hypothèse, il serait intéressant d'effectuer un suivi sur le long terme (plusieurs dizaines d'années) des populations de *S. geminata* et *P. megacephala*, ainsi que du niveau d'agressivité entre les colonies pour chacune des deux espèces.

Nos résultats montrent que la sensibilité d'un milieu aux invasions varie avec la structure de la végétation, probablement au travers de son influence sur les conditions microclimatiques. Des mesures de températures et d'humidité sur les stations échantillonnées à différentes étapes de la dynamique forestières (coulées d'âges différents) permettraient de vérifier dans quelle mesure ces paramètres microclimatiques favorisent ou limitent directement l'établissement des espèces envahissantes dans les milieux naturels. D'une façon plus générale, il serait intéressant de comparer pour chaque espèce envahissante le seuil minimum de température et d'humidité qui va permettre le maintien de son statut d'espèce

dominante. Des exigences de température et d'humidité très différentes permettraient notamment d'expliquer pourquoi un milieu donné sera envahi par une espèce plutôt que par une autre. De même, la comparaison des paramètres microclimatiques qui caractérisent les milieux réunionnais avec des milieux similaires dans d'autres zones géographiques confirmerait l'importance des conditions microclimatiques dans le succès des invasions. Par exemple, existe-t-il des différences dans les conditions microclimatiques entre les forêts humides australiennes et les forêts humides réunionnaises de sorte que *P. megacephala* soit parvenu à envahir les premières et pas les autres ?

Enfin, une fois établies les fourmis envahissantes sont difficiles à éliminer et les méthodes visant à limiter leur expansion sont généralement très coûteuses. A La Réunion, la pauvreté de la myrmécofaune dans les milieux naturels offre toutes les conditions à l'établissement et à l'expansion de nouvelles espèces. Il apparaît donc nécessaire de rester vigilant, d'une part, en privilégiant la détection de l'arrivée de nouvelles espèces, et d'autre part, en réalisant un suivi régulier de la myrmécofaune dans ces milieux naturels.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

---

## Références bibliographiques

- Abbott KL (2005) Supercolonies of the invasive yellow crazy ant, *Anoplolepis gracilipes*, on an oceanic island: Forager activity patterns, density and biomass. *Insectes Sociaux* 52: 266-273
- Abbott KL (2006) Spatial dynamics of supercolonies of the invasive yellow crazy ant, *Anoplolepis gracilipes*, on Christmas Island, Indian Ocean. *Diversity and Distributions* 12: 101-110
- Adams CT, Banks WA, Plumley JK (1976) Polygyny in the tropical fire ant, *Solenopsis geminata* with notes on the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Florida Entomologist* 59: 411-415
- Addison P, Samways M (2000) A survey of ants (Hymenoptera: Formicidae) that forage in vineyards in the Western Cape Province, South Africa. *African Entomology* 8: 251-260
- Allen CR, Lutz RS, Demaris S (1995) Red imported fire ant impacts on Northern bobwhite populations. *Ecological Applications* 5: 632-638
- Allen CR, Forsys EA, Rice KG, Wojcik DP (2001) Effects of fire ants (Hymenoptera: Formicidae) on hatching turtles and prevalence of fire ants on sea turtle nesting beaches in Florida. *Florida Entomologist* 84: 250-253
- Andersen AN (1988) Immediate and longer-term effects of fire on seed predation by ants in sclerophyllous vegetation of southeastern Australia. *Australian Journal of Ecology* 13: 285-293
- Andersen AN (1990) The use of ant communities to evaluate change in Australian terrestrial ecosystems: a review and a recipe. *Proceedings of Ecological Society of Australia* 16: 347-357
- Andersen AN (1992) Regulation of “momentary” diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *American Naturalist* 140: 401-420
- Andersen AN (1995) A classification of Australian ant communities based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography* 2: 15-29
- Andersen AN (1997) Functional groups and pattern of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography* 24: 433-460

- Andersen AN, Patel AD (1994) Meat ants as dominant members of Australian ant communities: an experimental test of their influence on the foraging success and forager abundance of other species. *Oecologia* 98: 15-24
- Andersen AN, Reichel H (1994) The ant (Hymenoptera: Formicidae) fauna of Holmes Jungle, a rainforest patch in the seasonal tropics of Australia's Northern Territory. *Journal of the Australian Entomological Society* 33: 153-158
- Andersen AN, Woinarski JCZ, Hoffmann BD (2004). Biogeography of the ant fauna of the Tiwi Islands, in northern Australia's monsoonal tropics. *Australian Journal of Zoology* 52: 97-110
- Bach CE (1991) Direct and indirect interactions between ants (*Pheidole megacephala*), scales (*Coccus viridis*) and plants (*Pluchea indica*). *Oecologia* 87: 233-239
- Baker GL (1976) The seasonal life cycle of *Anoplolepis longipes* (Jerdon) (Hymenoptera: Formicidae) in a cacao plantation and under brushed rain forest in the northern district of Papua New Guinea. *Insectes Sociaux* 23: 253-261
- Banks WA, Williams DF (1989) Competitive displacement of *Paratrechina longicornis* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae) from baits by fire ants in Mato Grosso, Brazil. *Journal of Entomological Science* 24: 381-391
- Barberena-Arias MF, Aide TM (2003) Species diversity and trophic composition of litter insects during plant secondary succession. *Caribbean Journal of Science* 39: 161-169
- Beisner BE, Hovius J, Hayward A, Kolasa J, Romanuk TN (2006) Environmental productivity and biodiversity effects on invertebrate community invisibility. *Biological Invasions* 00: 1-10. doi 10.1007/s10530-005-2061-8
- Bengtsson J, Lundkvist H, Saetre P, Sohlenius B, Solbreck B (1998) Effect of organic matter removal on the soil food web: forestry practices meet ecological theory. *Applied Soil Ecology* 9: 137-143
- Bestelmeyer BT (2000) The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology* 69: 998-1009
- Blackburn TM, Duncan RP (2001) Determinants of establishment success in introduced birds. *Nature* 414: 195-197
- Blard F, Dorow WHO, Delabie JHC (2003) Les fourmis de l'île de La Réunion (Hymenoptera, Formicidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 108 (2): 127-137



- Boomsma JJ, Brouwer AH, Van Loon AJ (1990) A new polygynous *Lasius* species (Hymenoptera: Formicidae) from central Europe. 2. Allozymatic confirmation of species status and social structure. *Insectes Sociaux* 37: 363-375
- Buckley RC (1987) Interactions involving plants, Homoptera, and ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 111-135
- Buren WF (1982) Red imported fire ant now in Puerto Rico. *Florida Entomologist* 65: 188-189
- Byers JE, Noonburg EG (2003) Scale dependent effects of biotic resistance to biological invasion. *Ecology* 84: 1428-1433
- Cadet T (1977) La végétation de l'île de La Réunion: Etude Phytoécologique et Phytosociologique. Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille, France. 312 pp
- Campbell CAM (1994) Homoptera associated with the ants *Crematogaster clariventris*, *Pheidole megacephala* and *Tetramorium aculeatum* (Hymenoptera: Formicidae) on cocoa in Ghana. *Bulletin of Entomological Research* 84 (3): 313-318
- Canas LA, O'Neil RJ (1998) Applications of sugar solutions to maize, and the impact of natural enemies on Fall Armyworm. *International Journal of Pest Management* 44(2): 59-64
- Carroll CR, Risch SJ (1983) Tropical annual cropping systems: ant ecology. *Environmental Management* 7: 51-57.
- Case TJ (1990) Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competitive systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 87: 9610-9614
- Case TJ (1991) Invasion resistance, species build up, and community collapse in metapopulation models with interspecies competition. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 239-266
- Cerda X (2001) Behavioural and physiological traits to thermal stress tolerance in two Spanish desert ants. *Etologia* 9: 15-27
- Cerda X, Retana J, Cros S (1998) Critical limits in Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology* 12: 45-55
- Chang V, Ota AK (1990) Ant Control in Hawaiian Drip Irrigation Systems. In: Vandermeer RK, Jaffe K & Cedeno A (eds) *Applied Myrmecology*. Westview Press, San Francisco
- Chang VCS (1985) Colony revival, and notes in rearing and life history of the Big-headed ant. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 25: 53-58
- Chase JM (2003) Community assembly: when should history matter? *Oecologia* 136: 489-498

- Cokendolpher JC, Francke OF (1985) Temperature preferences of four species of fire ants (Hymenoptera: Formicidae: *Solenopsis*). *Psyche* 92: 91-101
- Cole FR, Medeiros AC, Loope LL, Zuehlke WW (1992) Effects of the Argentine ant on arthropod fauna of Hawaiian high-elevation shrubland. *Ecology* 73: 1313-1322
- D'Antonio CM (1993) Mechanisms controlling invasions of coastal plant communities by the alien succulent, *Carpobrotus edulis*. *Ecology* 74: 83-95
- D'Antonio CM, Dudley TL (1995) Biological invasions as agents of change on islands versus mainlands. In: Vitousek PM., Loope LL and Adersen H (eds) *Biological diversity and ecosystem function*, pp 103-121. Springer-Verlag, Berlin
- Davidson DW (1985) An experimental study of diffuse competition in harvester ants. *American Naturalist* 125: 500-506
- Davidson DW (1998) Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology* 23: 484-490
- Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534
- Davis MA, Thompson K, Grime JP (2005) Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity. *Ecography* 28: 696-704
- Davis MA, Wrage KJ, Reich PB (1998) Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology* 86: 652-661
- Dejean A, Lebreton J, Suzzoni JP, Orivel J, Saux-Moreau C (2005) Influence of interspecific competition on the behavior and liquid food transport in the tramp ant species *Pheidole megacephala*. *Naturwissenschaften* 92: 324-327
- Delabie JHC, da Encarnação AMV, Cazorla IM (1994). Relations between the Little Fire Ant, *Wasmannia auropunctata*, and its Associated Mealybug *Planococcus citri* in Brazilian Cocoa Farms. In: Williams DF (ed) *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*, pp 91-103. Boulder, CO, Westview Press
- Delsinne T, Jourdan H, Chazeau J (2001) Premières données sur la monopolisation des ressources par l'envahisseur *Wasmannia auropunctata* (Roger) au sein d'une myrmécophage de forêt sèche néo-calédonienne. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 14:1-6
- Denno RF, McClure MS, Ott JR (1995) Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology* 40: 297-331

- Donisthorpe H (1946) The ants (Hym., Formicidae) of Mauritius. *Annals and Magazine of Natural History* 11 (13): 25-35
- Drake JA (1991) Community assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. *American Naturalist* 137: 1-26
- Duyck PF, David P, Quilici S (2004) A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology* 29: 511-520
- Duyck PF, David P, Quilici S. (2006) Climatic niche partitioning following successive invasions by fruit flies in La Réunion. *Journal of Animal Ecology* 75: 518-526
- Drees BM (1994) Red imported fire ant predation on nestlings of colonial waterbirds. *Southwestern Entomologist* 19: 355-359
- Elton CS (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, England. 181 pp.
- Emery C (1895) Mission scientifique de M. Ch. Alluaud dans le territoire de Diego-Suarez (Madagascar-Nord) (Avril-août 1893): Formicides. *Annales de la Société Entomologique de Belgique* 39: 336-345
- Facelli JM, Pickett STA (1991) Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical review* 57: 1-32
- Feare C (1999) Ants take over from rats on Bird Island, Seychelles. *Bird Conservation International* 9: 95-96
- Fellers JH (1987) Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology* 68: 1466-1478
- Ferris DK, Killion MJ, Ferris KP, Grant WE, Vinson SB (1998) Influence of relative abundance of red imported fire ants (*Solenopsis invicta*) on small mammal captures. *Southwestern Naturalist* 43: 97-100
- Fisher BL, Ratsirarson H, Razafimandimby (1998) Les fourmis (Hymenoptera : Formicidae). In : Langrand O, Goodman S (eds) *Inventaire biologique de la forêt littorale de Tampolo (Fenoarivo Atsinanana)*, pp. 104-109. Centre d'Information et de Documentation Scientifique et Technique et World Wide Fund for Nature, Antananarivo, Madagascar
- Fisher RN, Suarez AV, Case TJ (2002) Spatial patterns in the abundance of the coastal horned lizard. *Conservation Biology* 16:205-215
- Flucker SS, Beardsley J (1970) Sympatric associations of three ants: *Iridomyrmex humilis*, *Pheidole megacephala* and *Anoplolepis gracilipes* in Hawaii. *Annals of the Entomological Society of America* 63: 1290-1296

- Forel A (1886) Etudes myrmécologiques en 1886. Annales de la Société Entomologique de Belgique 30 : 131-215
- Forel A (1891) Histoire naturelle des Hyménoptères. Deuxième partie. Les Formicides. In : Grandidier A (ed) Histoire physique, naturelle, et politique de Madagascar. Paris Imprimerie Nationale Vol. 20 (2), pp 232-280
- Forel A (1895) Les fourmis de l'Ile de la Réunion récoltées par le Dr Jacob de Cordemoy par l'entremise de M. le Dr Christ à Bâle. In : Nouvelles fourmis de diverses provenances, surtout d'Australie. Annales de la Société Entomologique de Belgique 39: 41-49
- Forel A (1907). The Percy Sladen Trust Expedition to the Indian Ocean in 1905, under the leadership of Mr. J. Stanley Gardiner. No. VI. - Fourmis des Seychelles, Amirantes, Farquhar et Chagos. The Linnean Society of London (2) 12: 91-94
- Forys EA, Craig RA, Wojcik DP (2002) Influence of the proximity and amount of human development and roads on the occurrence of the red imported fire ant in the lower Florida Keys. Biological Conservation 108: 27-33
- Gerlach J (2004) Impact of the invasive crazy ant *Anoplolepis gracilipes* on Bird Island, Seychelles. Journal of Insect Conservation 8: 15-25
- Gerlach J (2005) Social breakdown as a population regulating process in invasive ant species. Phelsuma 13: 80-85
- Gibb H, Hochuli DF (2003) Colonisation by a dominant ant facilitated by anthropogenic disturbance: effects on ant assemblage composition, biomass and resource use. Oikos 103: 469-478
- Gibb H, Hochuli DF (2004) Removal experiment reveals limited effects of a behaviourally dominant species on ant assemblages. Ecology 85: 648-657
- Gillespie RG and Reimer N (1993) The effect of alien predatory ants (Hymenoptera: Formicidae) on Hawaiian endemic spiders (Araneae: Tetragnathidae). Pacific Science 47: 21-33
- Giraud T, Pedersen JS, Keller L (2002) Evolution of supercolonies: The Argentine ants of southern Europe. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 99 (9): 6075-6079
- Greenslade PJM (1971) Interspecific competition and frequency changes among ants in Salomon Islands coconut plantations. Journal of Applied Ecology 8: 323-352
- Greenslade PJM, Halliday RB (1983) Colony dispersion and relationships of meat ants *Iridomyrmex purpureus* and allies in an arid locality in South Australia. Insectes Sociaux 30: 82-99

- Grime JP (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26-31
- Haines IH, Haines JB (1978) Colony structure, seasonality and food requirements of the crazy ant, *Anoplolepis longipes* (Jerd.), in the Seychelles. *Ecological Entomology* 3: 109-118.
- Haines IH, Haines JB, Cherrett JM (1994). The Impact and Control of the Crazy Ant, *Anoplolepis longipes* (Jerd.), in the Seychelles. In: Williams DF (ed) *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*, pp 206-218. Boulder, CO, Westview Press
- Haskins CP, Haskins EF (1965) *Pheidole megacephala* and *Irydomyrmex humilis* in Bermuda – equilibrium or slow replacement ? *Ecology* 46: 736-740
- Hee JJ, Holway DA, Suarez AV, Case TJ (2000) Role of propagule size in the success of incipient colonies of the invasive Argentine ant. *Conservation Biology* 14: 559-563
- Helms K, Vinson SB (2002) Widespread association of the invasive ant *Solenopsis invicta* with an invasive mealybug. *Ecology* 83: 2425-2438
- Herbers JM (1986) Nest site limitation and facultative polygyny in the ant *Leptothorax longispinosus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19: 115-122
- Heterick B (1997) The interaction between the coastal ant, *Pheidole megacephala* (Fabricius), and other invertebrate fauna of Mt Coot-tha (Brisbane, Australia). *Australian Journal of Ecology* 22: 218-221
- Hobbs RJ (1989) The nature and effects of disturbance relative to invasions. In: Drake JA, Di Castri F, Groves RH, Kruger FJ (eds) *Biological Invasion: a Global Perspective*, pp 389-405. Wiley & Sons, New York
- Hobbs RJ, Atkins L (1988) Effects of disturbance and nutrient addition on native and introduced annuals in plant communities in the Western Australian wheatbelt. *Australian Journal of Ecology* 13: 171-179
- Hoffman DR (1997) Reactions to less common species of fire ants. *Journal of Allergy and Clinical Immunology* 100: 679-683
- Hoffmann BD (1998) The Big-headed Ant *Pheidole megacephala*: A new threat to monsoonal northwestern Australia. *Pacific Conservation Biology* 4: 250-255
- Hoffmann BD, Andersen AN, Hill GJE (1999) Impact of an introduced ant on native rain forest invertebrates: *Pheidole megacephala* in monsoonal Australia. *Oecologia* 120: 595-604
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, 732 pp
- Holway DA (1998a) Factors governing rate of invasion: a natural experiment using Argentine ants. *Oecologia* 115: 206-212

- Holway DA (1998b) Effect of Argentine ant invasions on ground-dwelling arthropods in northern California riparian woodlands. *Oecologia* 116: 252-258
- Holway DA (1999) Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology* 80 (1): 238-251
- Holway DA, Suarez AV (1999) Animal behavior: an essential component of invasion biology." *Trends in Ecology & Evolution* 14: 328-330
- Holway DA, Case TJ (2001) Effects of colony level variation on competitive ability in an invasive social insect. *Animal Behaviour* 61: 1181-1192
- Holway DA, Lach L, Suarez AV, Tsutui ND and Case TJ (2002a) The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematic* 33:181-233
- Holway DA, Suarez AV, Case TJ (2002b) Role of abiotic factors in governing susceptibility to invasion: a test with argentine ants. *Ecology* 83 (6): 1610-1619
- Human KG, Gordon DM (1996) Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. *Oecologia* 105: 405-412
- Human KG, Gordon DM (1997). Effects of argentine ants on invertebrate biodiversity in northern California. *Conservation Biology* 11: 1242-1248.
- Ito K (1942) Seasonal trend in the development of the sex forms of the fire ant, *Solenopsis geminata* var. *rufa* (Jerdon) in the pineapple fields of Oahu. *Proceeding of the Hawaiian Entomological Society*: 11, 171-175
- IUCN/SSC (2000) Global Invasive Species Database. <http://www.issg.org/database>.
- Jeanne RL (1979) A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology* 60: 1211-1224
- Jiang L, Morin PJ (2004) Productivity gradients cause positive diversity-invasibility relationships in microbial communities. *Ecology letters* 7: 1047-1057.
- 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 RA, Bauer AM (2001) Little fire ant invasion (*Wasmannia auropunctata*) as a threat to New Caledonian lizards: evidence from a Sclerophyll Forest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 38: 283-301
- Juliano SA, O'Meara GF, Morrill JR, Cutwa MM (2002) Desiccation and thermal tolerance of eggs and the coexistence of competing mosquitoes. *Oecologia*, 130: 458-469
- Juliano SA, Lounibos LP (2005) Ecology of invasive mosquitoes: effects on resident species and on human health. *Ecology Letters* 8: 558-574

- Keller L (1995) Social life: the paradox of multiple queen colonies. *Trends Ecology and Evolution* 10: 355-360
- Kennedy TA, Naeem S, Howe KM, Knops JMH, Tilman D, Reich P (2002) Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417:636-638
- Killion MJ, WE Grant (1993) Scale effects in assessing the impact of imported fire ants on small mammals. *Southwestern Naturalist* 38: 393-396
- Kopachena JG, AJ Buckley, GA Potts (2000) Effects of the red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) on reproductive success of barn swallows (*Hirundo rustica*) in northeast Texas. *Southwestern Naturalist* 45: 477-482
- Kroll JC, Arnold KA, Gotie RF (1973) An observation of predation by native fire ants on nestling Barn Swallows. *Wilson Bulletin* 85: 478-479
- Krushelnycky PD, Joe SM, Medeiros AC, Daehler CC, Loope LL (2005) The role of abiotic conditions in shaping the long-term patterns of high elevation Argentine ant invasion. *Diversity and distributions* 11: 319-331
- Landsberg HE (1981) *The urban climate*. Academic Press, New York
- Le Breton J (2003) Étude des interactions entre la fourmi *Wasmannia auropunctata* et la myrmécofaune. Comparaison d'une situation en zone d'introduction : la Nouvelle-Calédonie et d'une situation en zone d'origine : la Guyane Française. Thèse de doctorat, Université Toulouse III - Paul Sabatier, France
- 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, 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
- Lester PJ (2005). Determinants for successful establishment of exotic ants in New Zealand. *Diversity and Distributions* 11: 279-288
- Lester PJ, Tavite A (2004) Long-legged ants (*Anoplolepis gracilipes*) have invaded the Tokelau Atolls, changing the composition and dynamics of ant and invertebrate communities. *Pacific Science* 58: 391-402
- Levings SC, Traniello JF (1981) Territoriality, nest dispersion, and community structure in ants. *Psyche* 88: 265-319
- Lewis T (1998) The effect of deforestation on ground surfaces temperatures. *Global and Planetary Change* 18: 1-13

- Lieberberg I, Kranz PM (1975) Bermudan ants revisited: the status and interaction of *Pheidole megacephala* and *Irydomyraxes humilis*. *Ecology* 56: 473-478
- Lodge DM (1993) Biological invasions: lessons for ecology. *Tree* 8: 133-137
- Lonsdale WM (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522-1536
- Lubin YD (1984) Changes in the native fauna of the Galapagos Islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biological Journal of the Linnean Society* 21: 229-242
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10:689-710
- MacKay WP, Porter S, Gonzales D, Rodriguez A, Armendedo H, Rebeles A, Vinson SB (1990) A comparison of monogyne and polygyne populations of the tropical fire ant, *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae), in Mexico. *Journal of the Kansas Entomological Society* 63: 611-615
- Majer JD (1984) Recolonisation by ants in rehabilitated open-cut mines in northern Australia. *Reclamation and Revegetation Research* 2: 279-298
- Majer JD (1994) Spread of Argentine ants (*Linepithema humile*) with special reference to Western Australia. In: Williams DF (ed) *Exotic ants. Biology, impact and control of introduced species*, pp. 163-173. Westview press, Boulder, Colorado
- Mamet JR (1954) The ants (Hymenoptera, Formicidae) of the Mascarene Islands. *The Mauritius Institute Bulletin* 3 (4): 249-259
- McGlynn TP (1999a) The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. *Journal of Biogeography* 26: 535-548
- McGlynn TP (1999b) Non-native ants are smaller than related native ants. *American Naturalist* 154: 690-699
- McInnes DA, Tschinkel WR (1995) Queen dimorphism and reproductive strategies in the fire ant *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36: 367-375
- Meek PD (2000) The decline and current status of the Christmas Island shrew *Crocidura attenuate trichura* on Christmas Island, Indian Ocean. *Australian Mammalogy* 22: 43-49
- Menke SB, Holway DA (2006) Abiotic factors control invasion by Argentine ants at the community scale. *Journal of Animal Ecology* 75: 368-376



- Moller H (1996). Lessons for invasion theory from social insects. *Biological Conservation* 78: 125-142
- Morrison LW (1996) Community organization in a recently assembled fauna: the case of Polynesian ants. *Oecologia* 107: 243-256
- Morrison LW (2000) Mechanisms of interspecific competition among an invasive and two native fire ants. *Oikos* 90: 238-252
- Morrison LW (2002) Long-term impacts of an arthropod-community invasion by the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ecology* 83: 2337-2345
- Morrison LW, Porter SD, Daniel E, Korzukhin MD (2004) Potential global range expansion of the invasive fire ant, *Solenopsis invicta*. *Biological Invasions* 6: 183-191
- Ness JH and Bronstein J (2004) The effect of invasive ants on prospective ant mutualists. *Biological invasions* 6: 445-461
- O'Dowd DJ, Green PT, Lake PS (2003) Invasional "meltdown" on an oceanic island. *Ecology letters* 6: 812-817
- Oliveras J, Bas JM, Casellas D, Gomez C (2005) Numerical dominance of the Argentine ant vs native ants and consequences on soil resource searching in Mediterranean Cork-Oak forests (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 45: 1-16
- Orr MR, Seike SH (1997) Effect of parasitic flies on the invasive Argentine ants, and their correlation with ant community diversity. *Bulletin of Entomological Society of America* 78: 292
- Orr MR, Seike SH, Benson WW, Gilbert LE (1995) Flies suppress fire ants. *Nature* 373: 292-293
- Ortega YK, Pearson DE (2005) Weak vs strong invaders of natural plant communities: assessing invisibility and impact. *Ecological Applications* 15 (2): 651-661
- Palmer TM (2004) Wars of attrition: colony size determines competitive outcomes in a guild of African acacia ants. *Animal Behaviour* 68: 993-1004
- Parker IM, Simberloff D, Lonsdale WM, Goodell K, Wonham M, Kareiva PM, Williamson MH, Von Holle B, Moyle PB, Byers JE, Goldwasser L (1999) Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasion* 1: 3-19
- Passera L (1994) Characteristics of tramp species. In: Williams DF (ed) *Exotic ants. Biology, impact and control of introduced species*. Westview press, Boulder, Colorado, pp. 23-43
- Perfecto I (1991) Dynamics of *Solenopsis geminata* in a tropical fallow field after ploughing. *Oikos* 62:139-144

- Perfecto I (1994) Foraging behaviour as a determinant of asymmetric competitive interaction between two ant species in a tropical agroecosystem. *Oecologia* 98: 184-192
- Perfecto I, Vandermeer J (1996) Microclimatic changes and the indirect loss of ant diversity in a tropical agroecosystem. *Conservation Ecology* 108 (3): 577–582
- Perfecto I, Vandermeer J (2002). Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology* 16: 174-182
- Petren K & Case TJ(1999) Coexistence of invasive gecko lizards is determined by habitat structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95: 11739-11744
- Pimentel D, Lach L, Zuniga R, Morrison D (2000) Environmental and economic costs of non-indigenous species in the United States. *BioScience* 50:53-65
- Porter SD, Savignano DA (1990) Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology* 71: 2095-2106
- Porter SD, Tschinkel WR (1993) Fire ant thermal preferences: behavioral control of growth and metabolism. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32(5): 321-329
- Porter SD, Williams DF, Patterson RS, Fowleri HG (1997) Intercontinental differences in the abundance of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae): escape from natural enemies? *Environmental Entomology* 26: 373-384
- Queller DC, Strassmann JE (1998) Kin selection and social insects. *Bioscience* 48(3): 165-175
- R Development Core team (2004) R: a Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Rao NS, Veeresh GK (1991) Nesting and foraging habits of crazy ant *Anoplolepis longipes* (Jerdon) (Hymenoptera: Formicidae). *Environment and Ecology* 9: 670-677
- Reimer NJ, Beardsley JW, Jahn G (1990) Pest ants in the Hawaiian Islands. In: Vandermeer RK, Jaffe K, Cedeno A (eds) *Applied myrmecology: a world perspective*, pp 40-50. Boulder, Westview Press
- Reimer NJ (1994) Distribution and impact of alien ants in vulnerable Hawaiian ecosystems. In: DF Williams (ed) *Exotic ants. Biology, impact, and control of introduced species*, pp. 11-22. Westview Press, Boulder
- Reitz SR, Trumble JT (2002) Competitive displacement among insects and arachnids. *Annual Review of Entomology* 47: 435-465

- Ridleyhuber KT (1982) Fire ant predation on wood duck ducklings and piped eggs. *Southwestern Naturalist* 27: 222
- Risch SJ, Carroll CR (1982) Effect of a keystone predaceous ant, *Solenopsis geminata*, on arthropods in a tropical agroecosystem. *Ecology* 63: 1979-1983
- Robinson JV, Edgemon MA (1988) Annual experimental evaluation of the effect of invasion history on community structure. *Ecology* 69 : 1410-1417
- Rochat J, Blard F, Brillant S, Gasnier S, Poussereau J (2004) Etude faunistique des arthropodes de la Réserve Naturelle de La Roche Ecrite. Expert's report, Insectarium de La Reunion 140 pp
- Ross KG, Keller L (1995) Ecology and evolution of social organisation: insights from fire ants and other highly eusocial insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 631-656
- Roura-Pascual N, Suarez AV, Gomez C, Pons P, Touyama Y, Wild AL, Townsend Peterson A (2004). Geographical potential of Argentine ants (*Linepithema humile* Mayr) in the face of global climate change. *Proceedings of the Royal Society of London* 271: 2527-2534
- Salati E (1987) The forest and the hydrologic cycle. In: Dickinson RE (ed) *The Geophisology of Amazonia: Vegetation and Climate interactions*. Jon Wiley & Sons, New York, pp. 273-296
- Samways MJ (2005) *Insect Diversity Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge. 342 pp.
- Sanders NJ, Gotelli JG, Heller NE, Gordon DM (2003) Community disassembly by an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 2474-2477
- Savolainen R (1990) Colony success of the submissive ant *Formica fusca* within territories of the dominant *Formica polyctena*. *Ecological Entomology* 15: 1-10
- Savolainen R, Vepsäläinen K (1988) A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* 51: 135-155
- Savolainen R, Vepsäläinen K (1989) Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polyctena*. *Oikos* 56: 3-16
- Sax DF, Stachowicz JJ, Gaines SD (eds.) (2005) *Species invasions: Insights into ecology, evolution and biogeography*. Sinauer Associates, Sunderland
- Shea K, Chesson P (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17:170-176

- Shilman PE, Lighton JRB, Holway DA (2006) Water balance in the Argentine ant (*Linepithema humile*) compared with five common native ant species from southern California. *Physiological Entomology* 0 (0):1-7. doi: 10.1111/j.1365-3032.2006.00533.x
- Sikes PJ, Arnold KA (1986) Red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) predation on cliff swallow (*Hirundo pyrrhonota*) nestlings in East-Central Texas. *Southwestern Naturalist* 31: 105-106
- Simberloff D (1995) Why do introduced species appear to devastate island more than mainland areas? *Pacific Sciences* 49 (1): 87-97
- Simberloff D, Von Holle B (1999) Positive interactions of non indigenous species : invasional meltdown ? *Biological Invasions* 1: 21-32
- Sivapragasam A, Chua TH (1997) Natural enemies for the cabbage webworm, *Hellula undalis* (Fabr.) (Lepidoptera: Pyralidae) in Malaysia. *Researches on Population Ecology Kyoto* 39: 3-10
- Sockman KW (1997) Variation in life-history traits and nest-site selection affects risk of nest predation in the California gnatcatcher. *Auk* 114: 324-332
- Soler O (1997) Atlas climatique de La Réunion. 80 pp.
- S-Plus 6 (2001) S-Plus 6 for windows. Insightful corporation, Seattle, Washington
- Stachowicz JJ, Fried H, Osman RW, Whitlatch RB (2002) Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. *Ecology* 83 (9): 2575-2590
- Stiles JH, Jones RH (1998) Distribution of the red imported fire ant *Solenopsis invicta* in road and powerline habitats. *Landscape Ecology* 335: 335-346
- Strasberg D (2004) Dynamique des forêts tropicales de l'île de La Réunion. Processus d'invasion et de régénération sur les coulées volcaniques. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, France
- Strasberg D, Rouget M, Richardson DM, Baret S, Dupont J, Cowling RM (2005) An assessment of habitat diversity and transformation on La Reunion Island (Mascarene Islands, Indian Ocean) as a basis for identifying broad-scale conservation priorities. *Biodiversity and Conservation* 14: 3015-3032
- Suarez AV, Bolger DT, Case TJ (1998) Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. *Ecology* 79: 2041-2056
- Suarez AV, Case TJ (2002) Bottom-up effects on persistence of a specialist predator: ant invasions and horned lizards. *Ecological Applications* 12: 291-298

- Suarez AV, Richmond JQ, Case TJ (2000) Prey selection in horned lizards following the invasion of Argentine ants in southern California. *Ecological Applications* 10: 711-725
- Systat (1999) SPSS, Chicago, Illinois, USA
- Tennant LE, Porter SD (1991) Comparison of diets of two fire ant species (Hymenoptera: Formicidae): solid and liquid components. *Journal of Entomological Science* 26: 450-465
- Ter Braak CJF (1986) Canonical Correspondence Analysis: a new eigenvalue technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 65: 1167-1179
- Thomas ML, Holway DA (2005) Condition-specific competition between invasive Argentine ants and Australian *Iridomyrmex*. *Journal of Animal Ecology* 74: 532-542
- Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455-1474
- Torres JA, Snelling, RR (1997) Biogeography of Puerto Rican ants: a non-equilibrium case? *Biodiversity and Conservation* 6: 1103-1121
- Trager JC (1984) A revision of the genus *Paratrechina* (Hymenoptera: Formicidae) of the continental United States. *Sociobiology* 9: 51-162
- Trager JC (1991) A revision of the fire ants, *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Journal of the New York Entomological Society* 99: 141-198
- Travis BV (1941) Notes on the biology of the fire ant *Solenopsis geminata* (F.) in Florida and Georgia. *Florida Entomologist* 24 (1): 15-22
- Tschinkel WR (1988) Distribution of the fire ants *Solenopsis invicta* and *S. geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in northern Florida in relation to habitat and disturbance. *Annals of the Entomological Society of America* 81: 76-81
- Tschinkel WR (1996) A newly discovered mode of colony founding among fire ants. *Insectes sociaux* 43: 267-276
- Tschinkel WR (1998) The reproductive biology of fire ant societies: fire ant females have many and varied reproductive options. *Bioscience* 48: 593-605
- Tsutsui ND, Suarez AV, Howay DA, Case TJ (2000) Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97(11): 5948-5953
- Tsutsui ND, Suarez AV (2003) The colony structure and population biology of invasive ants. *Conservation Biology* 17: 48-58

- Van Loon AJ, Boomsa JJ, Andrasfalvy A (1990) A new polygynous *Lasius* species (Hymenoptera: Formicidae) from central-Europe. 1. Description and general biology. *Insectes Sociaux* 37: 348-362
- Vanderwoude C, Lobry LA and House APN (2000) Response of an open-forest ant community to invasion by the introduced ant, *Pheidole megacephala*. *Austral Ecology* 25: 253-259
- Vasconcelos HL (1999) Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonian. *Biodiversity and Conservation* 8: 409-420
- Veeresh GK (1987) Pest status of crazy ant *Anoplolepis gracilipes* (Jerdon) in Karnataka, India, and causes for its outbreak. In: *Chemistry and biology of social insects* (J. Eder and H. Rembold, Eds). Peperny, Munich: 667-668
- Vega SJ, Rust MK (2001) The Argentine ant - a significant invasive species in agricultural, urban and natural environments. *Sociobiology* 37:3-25
- Vepsäläinen K (1982) Assembly of island ant communities. *Annales Zoologici Fennici* 19: 327-335
- Vepsäläinen K, Savolainen R (1990) The effect of interference by formicine ants on the foraging of *Myrmica*. *Journal of Animal Ecology* 59: 643-654
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Westbrook R (1996) Biological invasion as global environmental change. *American Scientist* 84: 468-478
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Westbrook R (1996) Biological invasion as global environmental change. *American Scientist* 84: 468-478
- Von Aesh L (2006) Introduced ants in Galapagos (Floreana Island): importance of competition, coexistence and aggressive behaviours. Thèse de doctorat, Université de Lausanne, Suisse
- Way MJ, Islam Z, Heong KL, Joshi RC (1998) Ants in tropical irrigated rice: distribution and abundance, especially of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of Entomological Research* 88: 467-476
- Wetterer JK (2005) Worldwide distribution and potential spread of the long-legged ant, *Anoplolepis gracilipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 45: 77-97
- Wetterer JK, Miller SE, Wheeler DE, Olson CA, Polhemus DA, Pitts M, Ashton IW, Himler AG, Yospin MM, Helms KR, Harken EL, Gallaher J, Dunning CE, Nelson M, Litsinger J, Southern A, Burgess TL (1999) Ecological dominance by *Paratrechina longicornis* (Hymenoptera: Formicidae) an invasive tramp ant, in Biosphere 2. *Florida Entomologist* 82: 381-388

- Wetterer JK, O'Hara BC (2002) Ants (Hymenoptera: Formicidae) of the Dry Tortugas, The outermost Florida Keys. *Florida Entomologist* 85(2):303-307
- Wheeler WM (1908) The ants of Porto Rico and Virgin Islands. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 24: 117-158
- Wheeler WM (1910) Ants: their structure, development and behavior. New York, Columbia University Press. 663 p.
- Wilcove DS, Rothstein D, Dubow J, Phillips A, Losos E (1998) Quantifying threats to imperilled species in the United States. *BioScience* 48: 607-615
- Williams DF, Whelan P (1991) Polygynous colonies of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in the Galapagos Islands *Florida Entomologist* 74: 368-371
- Williamson M (1996) Biological invasions. Chapman & Hall, London
- Williamson M, Fitter A (1996) The varying success of invaders. *Ecology* 77: 1661-1666
- Wilson EO (1975) Enemy specification in the alarm-recruitment system of an ant. *Science* 190: 798-800
- Wilson EO (1976) The organization of colony defense in the ant *Pheidole dentate* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1: 63-81
- Wilson EO, Taylor RW (1967) The ants of Polynesia (Hymenoptera: Formicidae). *Pacific Insects Monograph* 14: 1-109
- Wojcik DP, Allen CR, Brenner RJ, Forsy EA, Jouvenaz DP, Lutz RS (2001) Red imported fire ants: impact on biodiversity. *American entomologist* 47: 16-23
- Wuellner CT, Saunders JB (2003) Circadian and circannual patterns of activity and territory shifts: comparing a native ant (*Solenopsis geminata*, Hymenoptera: Formicidae) with its exotic, invasive congener (*S. invicta*) and its parasitoids (Pseudacteon spp., Diptera: Phoridae) at a central Texas site. *Annals of the Entomological Society of America* 96: 54-60
- Xu K, Ye W, Cao H, Deng X, Yang Q, Zhang Y (2004) The role of diversity and functional traits of species in community invisibility. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 45: 149-157
- Zenner-Polania I (1994) Impact of *Paratrechina fulva* on other ant species. In: Williams DF (ed) Exotic ants. Biology, impact and control of introduced species, pp. 121-132. Westview press, Boulder, Colorado

## ANNEXES

---