

UNIVERSITÉ PARIS XIII

Ecole Doctorale de Galilée

THÈSE

Présentée pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ PARIS XIII

(Mention : Biologie du Comportement)

Par

Jean Bruno MIKISSA

Impacts écologique et comportemental
de la fourmi envahissante *Wasmannia auropunctata* sur
une espèce arboricole, *Tetraponera aethiops* au Gabon.

Soutenue le 29 Juin 2010 devant le jury composé de :

P. D'ETTORRE	Professeur (Université Paris XIII)	Présidente
A. LENOIR	Professeur Emérite (Université Tours)	Rapporteur
C. ROULAND-LEFEBRE	Professeur (Université Paris XII)	Rapporteur
J.H.C DELABIE	Professeur (Universidad Estatal de Santa Cruz, Brésil)	Examineur
K. JEFFERY	(Dr. Cenarest, Gabon)	Examineur
J.L MERCIER	Maître de Conférences (Université Tours)	Examineur (Co-directeur de thèse)
D. FRESNEAU	Professeur (Université Paris XIII)	Examineur (Directeur de thèse)

Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée (EA 4443)

REMERCIEMENTS

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer toute ma gratitude à mon directeur de thèse, le Professeur Dominique FRESNEAU, pour ses qualités scientifiques et humaines. Je voudrais lui exprimer particulièrement ma reconnaissance pour la confiance qu'il a témoignée à mon endroit malgré les pressions qui ont secoué les temps forts de mon inscription en thèse et la finalisation de celle-ci. Sa disponibilité, sa gentillesse, son soutien constant, ses connaissances entomologiques, sa rigueur ainsi que ses conseils avisés ont été d'une grande utilité pour la finalisation de ce travail. Je n'oublierai pas non plus nos discussions enrichissantes au laboratoire autour d'un café sur les sujets concernant les fourmis d'Afrique.

Je tiens également à exprimer ma gratitude à mon Co-encadrant, Dr Jean Luc MERCIER, pour ses connaissances sur les fourmis arboricoles d'Afrique. Sa rigueur et ses conseils m'ont permis de mieux préparer cette thèse. Je n'oublierai surtout pas nos déplacements à travers la forêt gabonaise pour récolter les spécimens.

Je remercie également le Professeur Pierre JAISSON, ex-Directeur du Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée (LEEC), pour m'avoir accueilli au sein de sa structure dans l'équipe « Ethologie des Hyménoptères Sociaux ».

Je remercie également le Docteur Christine ERRARD pour ses conseils scientifiques pendant la préparation de cette thèse.

Je tiens à remercier également l'Ambassade de France au Gabon pour m'avoir attribué une allocation de recherche qui m'a permis d'effectuer ce travail dans les meilleures conditions.

Un grand merci au Docteur Ludovic NGOCK BANAK (Institut de Recherche en Ecologie Tropicale) et à Monsieur Athanase BOUSSENGUE (Ecole Nationale des Eaux et Forêts) pour leur appui technique et moral.

Je voudrais remercier l'ensemble des chercheurs des équipes « Ethologie des Hyménoptères Sociaux » et « Ethologie Sociale et Cognitive

des Mammifères » pour leur soutien, leur aide, leur disponibilité et leur bonne humeur.

Je tiens à remercier amicalement Alain LE NEGRATE pour son aide si précieuse accordée en temps utile pour son soutien moral sans oublier nos discussions toujours enrichissantes.

Un grand merci au personnel administratif et technique du LEEC pour leur soutien et leur amitié.

Je remercie du fond du cœur mes collègues étudiants et doctorants du LEEC, Emmanuel, Olivier, Ronara pour leurs conseils, leur amitié, leur soutien sans oublier les moments de détente que nous avons passés ensemble au restaurant administratif.

Enfin, je tiens à exprimer ma plus profonde gratitude à ma femme Adolphine, à mon père Daniel, à ma mère Emilienne, à mon grand-frère Ferdinand et à tous mes parents pour leur amour, leurs encouragements et leur soutien sans faille tout au long de la préparation de cette thèse.

A tous et à toutes **GRAND MERCI !**

TABLE DE MATIERES

TABLE DE MATIERES

INTRODUCTION GENERALE	9
1. Généralités sur les fourmis	9
2. La Compétition	11
3. Le Mutualisme plante-fourmis	12
3.1. Diversité des mutualismes plante-fourmis	13
3.2. Instabilité de l'association plante-fourmis.....	15
4. Les espèces de fourmis invasives	16
5. Les espèces de fourmis super-invasives	20
6. Modèle d'étude	22
6.1. La plante : <i>Barteria fistulosa</i> Mast	22
6.2. La fourmi : <i>Wasmannia auropunctata</i>	27
6.3. Site d'étude	34
7. Problématique, hypothèses et objectifs de la thèse	37
Chapitre 1 : Etude biogéographique de <i>Wasmannia</i> au Gabon	40
1. Introduction	41
2. Procédure	42
2.1. Prise des Points GPS à travers le Gabon	42
2.2. Evaluation de la présence de <i>Wasmannia auropunctata</i> dans une mosaïque Forêt-Savane.	42
3. Résultats	43
4. Discussion	48
Chapitre 2 : Structure sociale de <i>Wasmannia auropunctata</i> au Gabon	52
1. Introduction	53

2. Procédures	55
2.2. Reconnaissance comportementale entre ouvrières de <i>Wasmannia auropunctata</i>	57
2.3. Analyse de la signature chimique des populations de <i>Wasmannia auropunctata</i>	59
3. Résultats	60
4. Discussion	69
4.1. Reconnaissance comportementale entre ouvrières de <i>Wasmannia auropunctata</i>	69
4.2. Analyse de la signature chimique des populations de <i>Wasmannia auropunctata</i>	70
Chapitre 3: Etude écologique et éthologique des interactions de <i>Wasmannia auropunctata</i> avec <i>Tetraponera aethiops</i> et son arbre hôte <i>Barteria fistulosa</i>	73
1. Introduction	74
2. Interactions Ecologiques	76
2.1. Procédures	76
2.1.1. Localités et zones d'études.....	76
2.1.2. Occupation des troncs de <i>Barteria fistulosa</i> par les fourmis et présence de lianes à la Lopé.....	77
2.2. Résultats	79
2.3. Conclusion et Discussion	88
3. Interactions comportementales	91
CONCLUSION ET DISCUSSION GENERALE	103
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	110
ANNEXES	135

INTRODUCTION

1. Généralités sur les fourmis

La famille des Formicidae compte plus de 12.000 espèces réparties en 358 genres et 20 sous-familles (Agosti et Johnson, 2005). Les fourmis sont présentes depuis le cercle polaire jusqu'aux forêts équatoriales, en passant par les déserts les plus arides. C'est dans les milieux tropicaux et néo-tropicaux que leur densité est la plus élevée. Elles constituent probablement à elles seules au moins la moitié de la biomasse d'insectes (Hölldobler et Wilson, 1990; Passera et Aron, 2005). Leur mode de vie sociale, qu'on retrouve également chez d'autres groupes d'insectes comme les abeilles, les guêpes et les termites, est à l'origine de leur succès. En effet, elles ont atteint ce stade d'évolution grâce à la combinaison de trois caractères biologiques : les soins portés par les adultes aux jeunes ; la cohabitation d'au moins deux générations d'adultes au sein d'un même nid ; enfin, la division du travail du point de vue de la reproduction aboutissant à l'existence dans chaque colonie d'une caste reproductrice et une caste non reproductrice (Hölldobler et Wilson, 1994). Cette division des activités reproductrices a été un tournant marquant de l'eusocialité débouchant ainsi sur les comportements altruistes (Hamilton, 1964; Alexander, 1974 ; Passera et Aron, 2005). Ce comportement est à la base de la théorie de la sélection de la parentèle ou théorie d'Hamilton (Passera et Aron, 2005).

Les différentes espèces de fourmis se distinguent par la taille de leurs colonies et de leurs ouvrières (McGlynn, 1999b), par le régime alimentaire, les sites de nidifications, le rythme d'activité et le comportement. Toutes ces caractéristiques peuvent permettre à chaque espèce un « succès » écologique ou comportemental plus ou moins important face à une autre espèce affectant ainsi l'abondance, la composition, la distribution spatiale et même le comportement des autres espèces de fourmis (Hölldobler et Wilson, 1990).

Les fourmis peuvent aussi être distinguées par leur statut d'espèces dominantes au sein des écosystèmes en général et des communautés de fourmis en particulier

En effet, dans les forêts africaines, les espèces de fourmis arboricoles dominantes sont caractérisées par des colonies populeuses de plusieurs millions d'ouvrières réparties en plusieurs nids et une territorialité intra et interspécifique absolue (Dejean *et al.*, 1994b ; Dejean *et al.* 2010). Leurs territoires sont distribués en mosaïque formant ainsi ce qu'on appelle « les mosaïques de fourmis arboricoles (Greenslade, 1971; Room, 1971, 1975 ; Leston, 1973; Majer, 1972, 1976, 1993; Dejean *et al.* 2008a). Les fourmis arboricoles dominantes tolèrent à l'intérieur de leurs territoires la présence des espèces non dominantes ayant de petites colonies de cent ouvrières (Mercier, 1999). Sous des conditions favorables, certaines de ces espèces non dominantes sont capables de développer de larges colonies qui se comportent comme des espèces de fourmis dominantes. De telles espèces sont connues comme sub-dominantes (Dejean *et al.* 1994a). Deux colonies d'espèces arboricoles dominantes connues pour partager le même territoire sont appelées « codominantes » et ont généralement un rythme d'activité complémentaire : une est souvent diurne tandis que l'autre est nocturne (Leston, 1973 ; Dejean *et al.* 2007b ; Dejean *et al.* 2010).

Selon Mercier (1997) la classification des espèces arboricoles utilisée jusqu'à présent n'est pas entièrement satisfaisante, car elle tient compte de critères suggestifs parfois non appropriés à la situation. Ainsi, *Tetramorium africanum* répond bien aux critères de dominance couramment utilisés, puisqu'elle forme des colonies populeuses et polycaliques, occupe un arbre entier et défend son territoire de manière si agressive que les autres espèces dominantes sont exclues et que les agriculteurs locaux en restent prudemment éloignés. Malgré tout, elle n'est pas classée parmi les espèces dominantes parce qu'elle n'occupe qu'un seul arbre à la fois. L'indice de dominance étant basé sur le nombre d'arbres occupés et/ou partagés entre les espèces de la mosaïque, il est forcément très bas pour *T. africanum*.

C'est aussi le cas de *Tetraponera aethiops* qui fait de *Barteria fistulosa* son habitat exclusif. Mais alors que *T. africanum* peut occuper différentes espèces d'arbres, *T. aethiops* développe un mutualisme obligatoire qui l'empêche de s'installer sur un autre arbre que *B. fistulosa*. Néanmoins, elle peut elle aussi être considérée comme une espèce dominante sur son propre territoire.

2. La compétition

Dans le règne animal, la compétition peut se définir comme un processus qui engage au moins deux individus appartenant à la même espèce (compétition intra- spécifique) ou au moins deux espèces différentes (compétition interspécifique), utilisant des ressources communes du milieu présentes en quantité limitée. La compétition intra-spécifique correspond au maintien des frontières nécessaires à l'évitement des combats. En revanche, la compétition interspécifique se traduit par l'ensemble des interactions réduisant les territoires colonisés par chaque compétiteur (Majer, 1976). La compétition pour l'occupation d'une niche écologique est la plus forte entre individus appartenant à deux sociétés différentes d'une même espèce (Gause, 1934). Hölldobler et Wilson (1990) divisent la compétition en deux modes : (i) la compétition par interférence où les espèces de fourmis s'excluent l'une de l'autre d'un territoire convoité à travers les menaces et les combats ; (ii) la compétition d'exploitation où les individus d'une espèce de fourmis monopolisent les ressources face aux autres espèces sans une agression directe. Généralement, la compétition est particulièrement sévère quand elle oppose les fourmis invasives aux espèces natives. Ainsi, plusieurs études menées ces dernières années d'abord en Californie par Human et Gordon (1996) et Holway (1999) puis récemment en Espagne par Carpintero *et al.* (2007), Angulo *et al.* (2007) et

Carpintero et Reyes-López (2008) sur la fourmi d'argentine, *Linepithema humile* face aux espèces de fourmi natives ont montré que la fourmi d'argentine a une capacité à localiser plus rapidement les sources de nourritures et à les monopoliser face aux espèces de fourmis natives. Ce comportement de monopole est couplé à sa dominance numérique (Human et Gordon 1999; Rowles et O'Dowd 2007) et aux combats intenses qui ont lieu (Rowles et O'Dowd 2007) ce qui affecte ainsi l'activité de fourrage des fourmis natives (Zee et Holway 2006).

3. Le Mutualisme plante-fourmis

Le mutualisme est une interaction interspécifique fréquente, il peut être défini comme une relation à bénéfices réciproques. En général, un des mutualistes fournit un « service » que son partenaire ne peut assumer lui-même (ex : dispersion des graines, protection contre les herbivores, protection contre les prédateurs) et en retour le partenaire reçoit une sorte de « récompense » (le plus souvent sous forme de nourriture ou de sites de reproduction).

Les interactions plantes-fourmis sont très diverses et se caractérisent par des relations plus ou moins étroites allant de simples associations facultatives et non spécifiques (mutualismes opportunistes) (Bequaert, 1922; Mckey *et al.* 1999; Blüthgen *et al.* 2000b; Di Giusto *et al.* 2001; Rudgers 2004), à une association obligatoire et spécifique (mutualisme symbiotique) (Bequaert, 1922; Mckey *et al.* 1999; Debout 2003; Grangier 2008). Dans le premier cas, les fourmis explorent régulièrement le feuillage de la plante et exploitent le nectar riche en composés énergétiques produit par les fleurs et les nectaires extra-floraux (Oliveira 1997; Blüthgen *et al.* 2000a; Apple and Feener 2001; Rudgers 2004). Dans le cas de relations plus strictes, la plante offre à la fourmi des nids sous forme de branches creuses appelées

domaties (Fiala et Maschwitz 1992b; Brouat *et al.* 2001) et fréquemment du nectar extra-floral (Fiala et Maschwitz 1991) ou des corps nourriciers riches en lipides (Fiala et Maschwitz 1992a; Heil *et al.* 2002; Dutra *et al.* 2006). En retour, la fourmi protège la plante contre les insectes herbivores (Gaume *et al.* 1997; Gaume et Mckey 1998; Itino et Itioka 2001; Heil *et al.* 2001; Djéto-Lordon *et al.* 2004; Rosumek *et al.* 2009), les plantes compétitrices, par exemple les lianes (Federle *et al.* 2002) et les pathogènes fongiques (Letourneau 1998; Heil *et al.* 1999).

Bequaert (1922) a identifié trois espèces de fourmis appartenant toutes au genre *Tetraponera* comme des fourmis mutualistes obligatoires, *T. tessmanni* vivant sur *Vitex staudtii*, *T. latifrons* vivant sur *Epitaberna myrmoecia* et *T. aethiops* vivant sur *B. fistulosa*. Tout récemment, Gaume et Mckey (1998), Mckey (2000) et Debout *et al.* (2009) ont rapporté au Cameroun, trois autres espèces de fourmis mutualistes obligatoires, *Aphomomyrmex afer*, *Petalomyrmex phylax* et *Cataulacus mckeyi*. La première partage deux espèces de plantes, *Leonardoxa africana letoutezeyi* et *Vitex grandifolia*, les deux autres se retrouvent sur *Leonardoxa africana*.

3.1. Diversité des mutualismes plante-fourmis

Les mutualismes plantes-fourmis peuvent être classées en quatre grands types en fonction du bénéfice retiré par la plante (Peakall et Beattie, 1995; Debout, 2003). Ce sont, des plus rares aux plus fréquents, les mutualismes de pollinisation, les mutualismes de dispersion des graines, les mutualismes de nutrition et les mutualismes de protection.

Les mutualismes de pollinisation. Globalement, la pollinisation par les fourmis semble être un phénomène relativement rare et parfois controversé (Huxley, 1991 ; Debout, 2003). Seuls quelques cas de pollinisation d'orchidées par des fourmis ont été décrits (Peakall et Beattie, 1995;

Debout, 2003) mais aussi chez une Liliaceae (*Blandfordia grandiflora*) dont la pollinisation est assurée par la fourmi *Iridomyrmex* sp. (Ramsey, 1995).

Les mutualismes de dispersion des graines. Selon Pfeiffer *et al.* (2009) la myrmécochorie est un phénomène de dispersion des diaspores par les fourmis. La dispersion des plantes myrmécochores peut être favorisée par l'existence au niveau des graines d'éléments particuliers riches en lipides extrêmement nutritifs, ou éléiasomes. Ceux-ci exercent une attraction très forte vis-à-vis des fourmis et constituent une véritable récompense pour les fourmis (Orivel et Dejean, 1999). Les espèces végétales myrmécochores ont surtout été décrites dans le désert du nord de l'Amérique (Solbrig et Cantino, 1975; O'Dowd et Hay, 1980; Hölldobler et Wilson, 1990), dans les forêts tempérées européennes et sclérophylles buissonnantes en Australie (Berg, 1975; Debout, 2003) et moins documentées en Afrique (Hölldobler et Wilson, 1990; Mckey *et al.*, 1999).

Les mutualismes de nutrition. Un cas de ces mutualismes a été documenté par Janzen (1974) en Malaisie entre différentes espèces d'épiphytes (*Hydnophytum formicarium*, *Myrmecodia tuberosa*, *Phymatodes sinuosa* et *Dischidia rafflesiana*) et la fourmi *Iridomyrmex myrmecodiae*. Dans ce mutualisme, les plantes bénéficient entre autres de l'apport nutritionnel des déchets organiques de la fourmillière. Ces mutualismes concernent non seulement les épiphytes, en particulier celles qui poussent dans les « jardins de fourmis » en Amérique du Sud et en Asie, mais aussi les plantes de sous-bois, *Maieta*, (Mélastomatacées) (Davidson et Mckey, 1993; Mckey *et al.*, 1999).

Les mutualismes de protection. Les mutualismes de protection sont les plus courantes des interactions plantes-fourmis (Mckey *et al.*, 1999). Ces relations peuvent être lâches et opportunistes ou spécifiques et symbiotiques. Dans toutes ces interactions, le bénéfice retiré par les fourmis est constitué par de la nourriture et parfois un site de nidification. En contrepartie, la plante profite de la présence des fourmis pour acquérir une défense contre les herbivores (Passera et Aron, 2005; Passera, 2006;

Keller et Gordon, 2006), qui peut se révéler efficace autant contre les autres insectes (Dejean *et al.*, 2008a) que contre des vertébrés (ex : éléphants [Janzen, 1972], singes [Mckey, 1974], girafes [Madden et Young, 1992]). Plusieurs études ont été menées pour décrire de tels systèmes chez les *Acacia* (Janzen 1966, 1967) et les *Barteria* (Janzen 1972). Généralement, les feuilles adultes de la plante, trop coriaces pour être attaquées, n'ont pas besoin de protection particulière. En revanche, les jeunes feuilles sont facilement rongées par les insectes herbivores qui y pondent leurs œufs. C'est donc à ce niveau que les ouvrières sont utiles c'est là aussi que l'arbuste cantonne les fourmis, en sécrétant une substance qui les attire. Par contre, au moment de sa floraison, la plante émet des substances chimiques qui éloignent les fourmis, juste le temps de laisser l'accès libre aux pollinisateurs (Keller et Gordon, 2006).

Dans ce mutualisme aussi, la fourmi peut dans certains cas détourner la relation à son avantage. En effet, *Allomerus octoarticulatus* var. *demerarae* inhibe la reproduction sexuée de sa plante hôte *Cordia nodosa*, au Pérou, en castrant ses fleurs, de manière à stimuler sa croissance et la formation de domaties (Yu et Pierce, 1998).

3.2. Instabilité de l'association plante-fourmis

Le mutualisme plante-fourmi peut dans certains cas être perturbé par l'existence d'une autre espèce qui interfère dans l'association. Cette interférence peut se produire avant la formation de l'association ou même lorsque la relation plante-fourmi est déjà bien établie. Les fourmis *Pseudomyrmex nigropilosa* (Janzen, 1975) et *Cataulacus mckeyi* (Mckey, 1984; Gaume et Mckey, 1999; Debout, 2003) s'installent ainsi en premier respectivement sur les plantes hôtes *Acacia* sp. et *Leonardoxa africana* et utilisent les domaties ainsi que les nectaires de ces plantes sans aucune

contrepartie de protection, empêchant ainsi l'arrivée de la véritable fourmi hôte. Un autre cas de perturbation de la formation de l'association plante fourmi a été documenté par Dejean *et al.* (2008a) chez *Crematogaster impressa* qui parasite le système *T. aethiops*-*B. fistulosa*.

Le parasite de l'association n'est pas forcément une autre fourmi. Letourneau (1990) a ainsi décrit le cas du Coléoptère *Phyllobaenus* sp. qui perturbe l'association entre la fourmi *Pheidole bicornis* et sa plante-hôte *piper* sp. En effet, le coléoptère peut stimuler la plante à produire les corps nourriciers comme si la fourmi était présente. Ensuite, il exploite les sites de nidification et la nourriture produite par la plante pour les fourmis et parasite le couvain de la fourmi, privant ainsi la plante des avantages liés à la présence des fourmis.

Ces comportements ont été qualifiés par Janzen (1975), Letourneau (1990) et Yu (2001) de comportements « parasites du mutualisme ».

4. Les espèces de fourmis invasives

Les espèces de fourmis invasives diffèrent des espèces locales par leur habileté compétitive, leur période d'activité, leur caractéristique comportementale ou l'utilisation de ressources (Clark *et al.*, 1982; Jones et Phillips, 1987, 1990; Porter et Savignano, 1990; Morrison, 1996, 1999, 2000; Human et Gordon, 1996, 1999; Holway, 1999; Holway et Case, 2001).

Passera (1994); Holway *et al.* (2002) dressent une liste de dix traits principaux suivants pour définir les fourmis invasives ou vagabondes:

- Faculté de vivre à proximité des habitations et infrastructures humaines, malgré la très grande instabilité de ces milieux;
- Réduction ou absence de vol nuptial, avec accouplement intranidal et bourgeonnement de nouvelles colonies (budding);
- Polygynie fonctionnelle: plusieurs reines sont présentes, elles pondent sans dominance hiérarchique. Il s'agit d'une polygynie secondaire.

La cohabitation entre les reines a toujours lieu en présence d'ouvrière, à la différence de la polygynie primaire résultant d'une fondation par pléomérose sans ouvrières (Herbers, 1993);

- Unicolonialité : capacité d'échanger des individus (ouvrières, reines ou couvain) entre plusieurs nids occupant une même zone, voire une même région, sans aucune agressivité intra-spécifique (Bustos et Cherix, 1998);

- Tendance à la migration: déplacements fréquents des nids à la moindre perturbation, ou pour se rapprocher des sources de nourritures stables, ce qui permet aux espèces d'utiliser une vaste gamme de sites, même temporaires;

- Agressivité interspécifique très élevée;

- Brièveté de la durée de vie des reines, comparativement à la plupart des autres espèces;

- Stérilité des ouvrières;

- Petite taille et monorphie des ouvrières;

- Régime alimentaire: une des raisons qui explique le succès des fourmis invasives est leur opportunisme en matière d'alimentation. Elles sont capables de consommer des proies animales, mais marquent une préférence pour les matières sucrées (Markin, 1970; Tennant et Porter 1991; Human *et al.*, 1998).

Ainsi, McGlynn (1999a) distingue deux catégories:

- les fourmis «Tramp species» ou encore «fourmis vagabondes» qu'il considère comme des fourmis commensales de l'homme. Elles se rencontrent dans des habitats qui ne sont pas natifs à l'espèce et sont souvent présentes partout où les hommes habitent. Elles ne rentrent pas forcément en compétition avec les espèces de fourmis natives.

- les fourmis invasives dont les populations se sont établies depuis longtemps et qui colonisent des zones naturelles, perturbées ou non perturbées et entrent en compétition avec les espèces de fourmis natives. Certaines espèces invasives peuvent être aussi des «tramp species» (McGlynn, 1999a).

Colautti et MacIsaac (2004) ont proposé une terminologie neutre basée sur les résultats d'un «cadre de travail» pour redéfinir les espèces invasives. Ils estiment ainsi que cette terminologie neutre conviendrait le mieux et serait même facilement utilisable par tous les acteurs.

Les activités humaines telles que l'agriculture, le commerce, les transports, les équipements d'exploitation forestière et militaire ainsi que les voyages ont contribué à la propagation, délibérée ou accidentelle, d'un nombre croissant d'espèces d'une aire géographique vers une autre (Passera, 1994; Wetterer, 1998; Holway *et al.*, 2002). Ces introductions ont des impacts à plusieurs niveaux:

- **Au niveau des espèces:** l'introduction, l'installation et l'invasion d'espèces allochtones se font souvent au détriment d'espèces locales; elles peuvent conduire à une simple diminution de leurs effectifs mais, dans de nombreux cas, l'invasion peut entraîner leur extinction.

- **Au niveau des écosystèmes:** des changements au sein de leur structure peuvent apparaître et modifier les relations des organismes entre eux et avec leur milieu; de tels effets ont des répercussions préjudiciables au bon fonctionnement des écosystèmes (Jourdan, 1999; Holway *et al.*, 2002; Ness et Bronstein, 2004)

- **Au niveau des activités humaines :** en pénalisant les rendements agricoles, en ayant des effets négatifs sur la santé publique ou sur d'autres secteurs économiques.

Elles sont considérées comme la deuxième cause de raréfaction des espèces après la destruction et la raréfaction des habitats (Vitousek *et al.*, 1996, Lowe *et al.*, 2000; Lodge et Shradler-Frechette, 2003; Lovell et Stone, 2005; Goudard, 2007; Garcia-Llorente *et al.*, 2008). Garcia-Llorente *et al.* (2008) et Lovell et Stone (2005) ajoutent même que ces espèces affectent sévèrement l'agriculture, la foresterie, la pêche, le pouvoir de production et le commerce international.

Les revues de littérature de Holway *et al.*, (2002) et de Passera et Aron (2005) notent qu'à ce jour, 150 espèces de fourmis ont été signalées en

dehors de leur aire d'origine et beaucoup ont été aperçues de façon seulement ponctuelle. Elles sont souvent qualifiées de fourmis déplacées ou transférées par l'homme. Ainsi, la liste des espèces invasives est souvent très controversée, elle varie selon les auteurs. Pour McGlynn (1999a) seules cinq espèces sont qualifiées d'invasives: *Pheidole megacephala*, *Solenopsis geminata*, *Solenopsis invicta*, *Solenopsis richteri* et *Wasmannia auropunctata*. Holway *et al.* (2002) ajoutent à cette liste deux autres espèces: *Anoplolepis gracilipes* et *Linepithema humile* et excluent de leur liste *Solenopsis richteri*. Le GISP (2008) a dressé une liste de 17 espèces de fourmis invasives (Tableau 1), mais cinq espèces seulement figurent parmi les 100 pires espèces envahissantes au monde (Lowe *et al.*, 2000). Il s'agit de:

Anoplolepis gracilipes, *Linepithema humile*, *Pheidole megacephala*, *Solenopsis invicta*, *Wasmannia auropunctata*. Passera et Aron (2005) complètent toutes ces listes par deux autres espèces *Tapinoma melanocephalum* et *Monomorium pharaonis*. Enfin, Steiner *et al.* (2006) ont ajouté à ces listes une autre espèce dénommée *Tetramorium tsushimae*.

Tableau 1 : Liste des espèces de fourmis considérées comme invasives.

(*) : espèces de fourmis classées parmi les 100 pires espèces invasives.

Numéros	Noms des espèces
1	<i>Acromyrmex octospinosus</i>
2	<i>Anoplolepis gracilipes*</i>
3	<i>Lasius neglectus</i>
4	<i>Linepithema humile*</i>
5	<i>Monomorium destructor</i>
6	<i>Monomorium pharaonis*</i>
7	<i>Myrmica rubra</i>
8	<i>Paratrechina longicornis</i>

9	<i>Paratrechina pubens</i>
10	<i>Pheidole megacephala</i> *
11	<i>Solenopsis geminata</i> *
12	<i>Solenopsis invicta</i> *
13	<i>Solenopsis papuana</i>
14	<i>Solenopsis richteri</i> *
15	<i>Tapinoma melanocephalum</i> *
16	<i>Technomyrmex albipes</i>
17	<i>Wasmannia auropunctata</i> *

Les dix espèces de fourmis énumérées ci-dessus sont parmi les plus largement distribuées, leurs populations sont très abondantes et les dégâts qu'elles commettent sont considérables. De toutes ces espèces, seules *S. invicta* et *L. humile* ont été beaucoup documentées (Ross et Keller, 1995; Tschinkel, 1998). *Anoplolepis gracilipes* par contre a été moins étudiée (Holway *et al.*, 2002). Le déplacement ou l'exclusion des espèces de fourmis locales par les espèces de fourmis invasives a été l'évènement le plus documenté chez elles (Hölldobler et Wilson, 1990; Williams, 1994). En zones envahies, l'abondance des espèces locales peut être réduite jusqu'à 90% (Clark *et al.*, 1982; Ward, 1987; Porter et Savignano, 1990; Morris et Steigman, 1993; Cammell *et al.*, 1996; Human et Gordon, 1997; Heterick, 1997; Heterick *et al.*, 2000; Kennedy, 1998; Suarez *et al.*, 1998; Holway, 1998a,b, 1999; Holway et Suarez, 1999; Hoffmann *et al.*, 1999; Jourdan, 1999; Vanderwoude *et al.*, 2000; Morrison, 2002; Le Breton, 2003, Le Breton *et al.*, 2003).

5. Les espèces de fourmis super-invasives

Holway *et al.* (2002) ont encore affiné la caractérisation des espèces invasives par rapport à la définition donnée ci-dessus, en ramenant les principaux traits à quatre: unicolonialité, omnivorie et trophobie, activité

continue et capacité de recrutement. Ces traits leur ont conféré un autre qualificatif, celui de super-invasives.

Unicolonialité. La caractéristique la plus importante partagée par les espèces super invasives est la tendance à être uni-coloniale dans les zones d'introduction. Ce phénomène se traduit par une absence d'agressivité entre les ouvrières appartenant à des nids séparés. Ainsi, une ou plusieurs zones entières, pouvant couvrir des surfaces de plusieurs dizaines d'hectares, vont être monopolisées, induisant l'impact négatif de ces fourmis sur les écosystèmes, comme cela a été démontré chez la fourmi d'Argentine (Tsutsui *et al.*, 2003; Tsutsui et Suarez 2003, Giraud *et al.*, 2002; Keller et Gordon, 2006).

L'omnivorie et la trophobiose. Les fourmis invasives ont un régime alimentaire très diversifié: elles sont omnivores. Elles se nourrissent d'animaux morts, chassent des petits invertébrés (dont d'autres espèces de fourmis), récoltent divers matériels d'origine végétale (graines, nectars floraux et extra floraux) et le miellat produit par des insectes suceurs de sève comme les pucerons, les cochenilles avec lesquelles elles entretiennent des relations mutualistes (trophobiose) très fortes. Plusieurs expériences ont montré que la présence des fourmis favorise les densités d'insectes producteurs de miellat (Delabie, 2001).

L'activité de fourragement permanent (24 heures sur 24 heures) constitue un avantage adaptatif dans la compétition avec les autres espèces possédant un cycle biologique d'activité. L'activité continue a été observée chez *Pheidole megacephala* (Hoffman, 1998), *Solenopsis invicta* (Morrison, 2000), *Linepithema humile* (Human et Gordon, 1996), et *W. auropunctata* (Clark *et al.*, 1982; Meier, 1994).

La capacité de recrutement. Toutes les fourmis invasives pratiquent un recrutement de masse, mobilisant un très grand nombre d'ouvrières très rapidement, ce qui est un facteur décisif dans l'acquisition des ressources au sein d'une communauté (Traniello, 1989). Ce recrutement nécessite un

système de communication très efficace entre les ouvrières et induit un temps de réaction très court au niveau collectif.

6. Modèle d'étude

La thèse que nous présentons traite des interactions entre une fourmi invasive *Wasmannia auropunctata* et une espèce native *Tetraoponera aethiops* vivant en association obligatoire avec sa plante hôte *Barteria fistulosa* et connue pour son agressivité. Nous présentons ici leur systématique, leur distribution et leur biologie.

6.1. La plante: *Barteria fistulosa* Mast

6.1.1. Systématique et distribution

L'étude, de la révision du genre *Barteria* et sa répartition actuelle en Afrique, a été entreprise récemment par Breteler (1999). En effet, le genre *Barteria* était toujours considéré jusque là, comme monospécifique. En réalité il n'en rien, le genre *Barteria* renferme quatre espèces. Trois de ces espèces (*B. dewevrei*, *B. fistulosa*, *B. nigritana*) sont myrmécophytes alors que la quatrième (*B. solida*) ne possède pas de fourmis.

Barteria fistulosa se retrouve en République Centrafricaine, au Gabon, au Congo Démocratique en Tanzanie et en Ouganda et s'étend jusqu'au Nigéria (Figure 1).

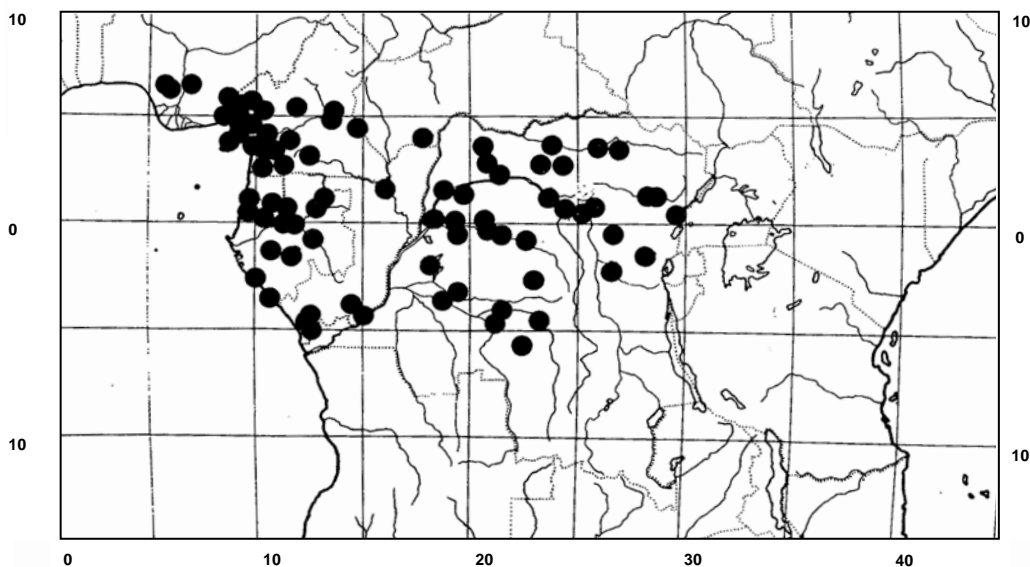


Figure 1 : Distribution de *Barteria fistulosa* Mast. (D'après Breteler, 1999)

6.1.2. Biologie et Ecologie

Barteria fistulosa est un petit arbre de forêt secondaire ou dégradée, mesurant 15 m de haut et vivant en patch, en moyenne 0,1-10 arbres/ha. Ses fruits sont disséminés par des oiseaux et des petits mammifères. Quand l'arbre atteint 1 à 1,5 m de haut, il produit ses premières branches horizontales qui peuvent mesurer 10 à 20 cm de long et qui seront plus tard occupées par les reines de *T. aethiops*. L'arbre croît en moyenne 50 à 100 cm par an et meurt après 15 à 20 saisons reproductives (Janzen, 1972). *B. fistulosa* fournit à la fourmi ses branches creuses qui constitueront autant de domaties aboutissant à la compartimentalisation de l'arbre et du nectar extra-floral comme source de nourriture qui est complétée par le miellat libéré par les Homoptères vivant dans les domaties de l'arbre (Janzen, 1972; Breteler, 1999; Yumoto et Maruhashi, 1999).

6.1.3. Fourmi associée: *Tetraponera aethiops*

Appartenant à la sous-famille des Pseudomyrmecinae, le genre *Tetraponera* a été décrit par Smith en 1852. Il a été récemment redéfini car beaucoup d'espèces de *Tetraponera* étaient originalement décrites dans le genre *Sima* Roger à cause de la confusion sur les espèces types de ces deux genres (Ward, 1990). Le genre *Pachysima* Emery était originellement décrit comme un sous genre de *Sima* et contenait deux espèces souvent associées avec *Barteria* (*P. aethiops* et *P. latifrons*) (Emery, 1912; Ward, 1990). Mais Wheeler (1919) avait élevé *Pachysima* au rang de genre. Ce genre avait été reconnu comme tel par Bolton (1973) et Wheeler et Wheeler (1985); cependant Brown (1973) sans aucune justification, rapporté par Ward (1990), avait provisoirement retenu ce genre sous l'appellation *Tetraponera*. Hölldobler et Wilson (1990) ont finalement adopté l'appellation de Brown (1973). Le genre *Tetraponera* est présent en Afrique, à Madagascar, en Inde, en Asie du sud-est et en Australie. Le genre contient plus de 80 espèces dont *Tetraponera aethiops* qui est une espèce de couleur noir avec des ouvrières qui mesurent en moyenne entre 7 et 14 mm (Bolton, 1973) et possédant un aiguillon fonctionnel.

Les reines de *T. aethiops*, après l'accouplement, lors du vol nuptial, pratiquent une fondation de type claustral. En effet, la reine fore par elle-même l'accès à la cavité de la tige où elle s'installe et ne sortira plus. Au cours de cette étape, il peut y avoir plusieurs reines qui colonisent les autres internodes de la même domatie ou d'autres domaties de l'arbre (Yumoto et Maruhashi, 1999), on parle de fondation pléométrie (Passera et Aron, 2005). Mais les colonies de cette espèce sont monogynes et l'on ne trouve qu'une seule colonie par plante.

Selon Janzen (1972) une colonie commence à patrouiller la surface du jeune arbre quand elle atteint au moins 20 ouvrières. Généralement, on rencontre 8 à 12 fourmis qui patrouillent l'arbre la journée (Figure 2a et 2b),

ce nombre peut décroître jusqu'à 1 voir 3 ouvrières pendant la nuit. Sur les vieilles feuilles, le taux de présence de fourmis est faible et quasi nulle pendant la nuit. Un arbre mature est souvent occupé par une colonie de 1000 à 4000 ouvrières de *T. aethiops*.

Tetraponera aethiops se nourrit essentiellement du miellat et occasionnellement des insectes Homoptères (Bequaert, 1922; Janzen, 1972) et d'autres insectes herbivores (Bequaert, 1922; Dejean *et al.*, 2008b) qu'elle tue et retire l'hémolymphe (Dejean *et al.*, 2008b). Mais également du nectar extra floral (Dejean *et al.*, 2008b; Mikissa, obs. pers.), ce que n'admettait pas Janzen (1972), car selon lui, *T. aethiops* ne fourrage jamais hors des domaties, elle trouve toute sa nourriture dans les domaties et ne sort de celles-ci que pour attaquer.

Tetraponera aethiops protège l'arbre contre les mammifères (Mckey, 1974), les autres espèces de plantes compétitrices (lianes, petites plantes) délimitant ainsi un périmètre de 2 à 3 m au pied de l'arbre (Bequaert, 1922, Janzen, 1972) ce qui a valu à la fourmi, le qualificatif de «pruning behaviour» en anglais qui signifie le comportement d'élagage. Chez cette fourmi le comportement d'élagage est obligatoire (Bequaert, 1922; Janzen, 1972; Hölldobler et Wilson, 1990; Yumoto et Maruhashi, 1999) cela lui permet de lutter contre les agressions intra et interspécifiques ainsi que de réduire le nombre de reines qui coloniseront l'arbre plus tard (Yumoto et Maruhashi, 1999). La fourmi protège aussi l'arbre contre les insectes herbivores (Dejean *et al.*, 2008b).





Figure 2. *Tetraponera aethiops* à l'entrée de la domatie (**B**) et patrouillant sur *Barteria fistulosa* (**A** et **B**) à Okolassi, Gabon. Photos Jean Bruno MIKISSA.

6.2. La fourmi: *Wasmannia auropunctata*

Après avoir passé en revue toutes les espèces invasives, une de ces dix pires espèces *W. auropunctata* va faire l'objet d'une attention particulière, du fait qu'elle a été moins étudiée à travers le continent africain et particulièrement au Gabon, la plus vieille des zones d'introduction de cette fourmi sur le continent (Santschi, 1914; Wetterer et Porter, 2003). Ainsi, après la présentation de sa distribution à travers le monde, quelques éléments de sa biologie et écologie seront également examinés.

6.2.1. Systématique et distribution

L'étude récente de Longino et Fernández (2007) sur la taxonomie du genre *Wasmannia*, fait ressortir l'existence de sept espèces, *W. australis*, *W. laevifrons*, *W. obscura*, *W. pulla*, *W. nigricans*, *W. rugosa* synonyme *W. auropunctata*, *W. weiseri* synonyme *W. sulcaticeps*. Un accent particulier sur l'espèce la plus représentative de ce genre, c'est-à-dire *W. auropunctata*, a été fait.

Wasmannia auropunctata est une fourmi peste très répandue (Clark *et al.*, 1982; De Souza *et al.*, 1998; Fabres et Brown, 1978; Jourdan, 1997; Lubin, 1984; Ulloa Chacón et Cherix, 1990; Williams, 1994; Wetterer et Porter, 2003). Elle est sans doute originaire de l'Amérique tropicale et peut-être aussi de la zone antillaise (Kempff, 1972; Wetterer et Porter, 2003). En effet, en Amérique, on la trouve depuis le Mexique, au nord, où elle ne semble pas dépasser le Tropique du Cancer (23°00 N), jusque dans la province de Tucuman en Argentine, au sud, à une latitude de 32°40 S.

Dans l'océan Pacifique, elle s'est installée dans les îles Galápagos dès 1905 (Silberglied, 1972; Clark *et al.*, 1982; Lubin, 1984; Roque-Albelo *et al.*, 2000). Elle occupe aussi les îles Wallis et Futuna (Wetterer et Porter, 2003). En Nouvelle-Calédonie, sa présence a été signalée entre 1960 et 1970 (Fabres et Brown, 1978; Jourdan, 1997; Wetterer, 1997; Le Breton *et al.*, 2003 ; Le Breton, 2003). Récemment sa présence a été aussi signalée en Israël (Vonshak *et al.* 2009b). En Afrique, elle a été signalée pour la première fois à Libreville en 1913 (Santschi, 1914). Elle a été aussi signalée au Cameroun par Bruneau de Miré (1969) où elle a été utilisée volontairement comme agent de lutte biologique. Peut-être serait-elle aussi du côté de la République Démocratique du Congo (Jourdan *et al.*, 2002; Passera et Aron, 2005).

6.2.2. Biologie et Ecologie

Après avoir vu la distribution, quelques éléments ayant trait à sa biologie et à son écologie vont être développés dans cette partie.

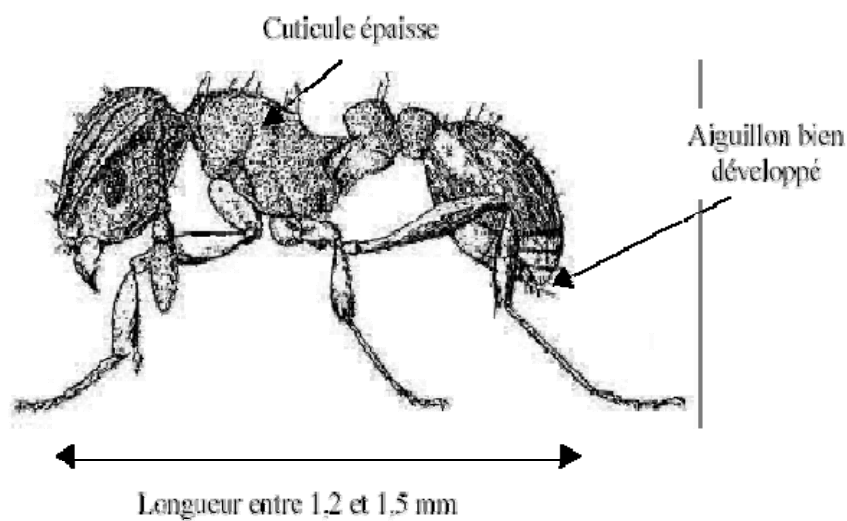


Figure 3. Dessin d'une ouvrière de *Wasmannia auropunctata* (d'après Hölldobler et Wilson, 1990).

Wasmannia auropunctata possède l'ensemble des caractéristiques biologiques des espèces invasives. En effet, les ouvrières sont de petite taille (1,2 à 1,5 mm) (Figure 3) de couleur variant du brun doré au brun foncé, monomorphe et stérile. Alors que les femelles (Figure 4) et les mâles, de couleur plus sombre, sont beaucoup plus grands que les ouvrières et mesurent (4,5 à 5 mm) (Clark *et al.*, 1982).



Figure 4. Ouvrières de *Wasmannia auropunctata* autour la reine. Source: © Alex Wild avec son autorisation: <http://www.myrmecos.net/index.html>

La structure sociale chez *W. auropunctata* est du type unicolonial, marquant l'absence d'une agressivité intra-spécifique (Clark *et al.*, 1982; Hölldobler et Wilson, 1990; Le Breton *et al.* 2004; Errard *et al.*, 2005). Elle colonise ou sature le milieu par bourgeonnements successifs, caractérisés par le détachement d'une ou plusieurs reines inséminées qui se font accompagner par quelques ouvrières (Clark *et al.*, 1982; Hölldobler et Wilson, 1990). Elle est aussi caractérisée par une polygynie très marquée (Clark *et al.*, 1982; Mikissa, obs. pers.). Ce surnombre des reines a été estimé en laboratoire à un taux moyen de $1,7 \pm 3,3$ reines pour 100 ouvrières (Ulloa-Chácon, 1990).

Le cycle de développement de *W. auropunctata* comprend les stades suivants: œuf, larve, pupa et imago (Figure 5). En effet, Ulloa-Chacón (1990), dans les conditions de laboratoire (26°C, 60-70 % H.R), a montré qu'après l'accouplement chez *W. auropunctata*, la ponte intervenait en moyenne 24 à 48 heures et le cycle total (de l'œuf à l'adulte) est en moyenne de $37 \pm 2,5$ jours et au bout de trois mois la ponte de la reine peut atteindre jusqu'à 792 œufs. La durée d'incubation des œufs est variable, 8 à 10 jours. Comme toutes les fourmis, les ouvrières et les reines sont issues des œufs fécondés alors que les mâles découlent des œufs non fécondés,

c'est-à-dire des œufs haploïdes, on parle de parthénogénèse arrhénotoque (Figure 5).

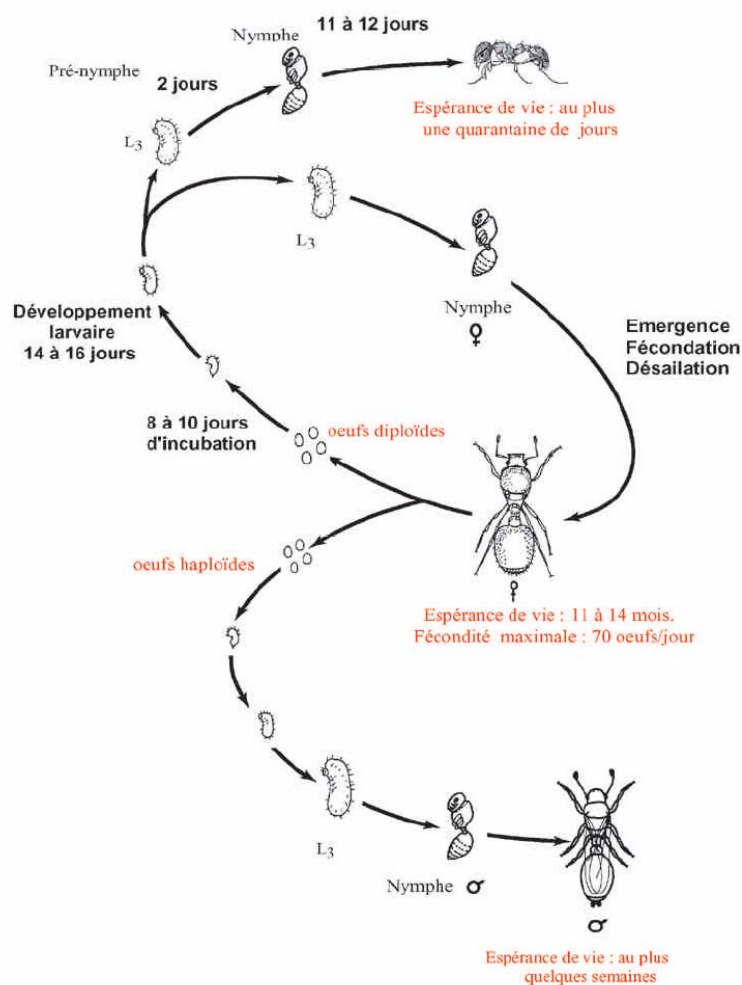


Figure 5 : Cycle de développement de *Wasmannia auropunctata* (d'après Ulloa-Chacón, 1990).

Récemment, ce cycle classique a été singulièrement complexifié. En effet, Fournier *et al.* (2005) et Estoup et Fournier (2005) ont découvert un cas extrême de conflit entre sexes et génomes chez *W. auropunctata*. Seules les ouvrières sont «normalement» issues de la reproduction sexuée. Les reines sont produites de manière clonale par destruction du génome

mâle, alors qu'elles sont d'ordinaire issues d'une reproduction sexuée. De même les mâles sont aussi des clones de leurs pères, car le génome mâle détruit également le génome femelle après fécondation (Figure 6). Foucaud (2007) donne une explication à l'évolution du système de reproduction chez *W. auropunctata*. En effet, chez cette fourmi, les deux systèmes de reproduction coexistent. Chez certaines populations, la reproduction est classique, les reines sont issues de la sexualité alors que les mâles résultent d'une parthénogénèse arrhénotoque. Chez d'autres populations, les reines et les mâles possèdent chacun un type de reproduction asexuée : parthénogénèse thélytoque pour les reines et clonalité pour les mâles. Alors que les ouvrières des deux populations sont issues de la reproduction sexuée. Il conclut que génétiquement les deux populations ne sont pas très éloignées et ne forment pas deux entités distinctes les populations clonales seraient probablement issues de populations sexuées locales.

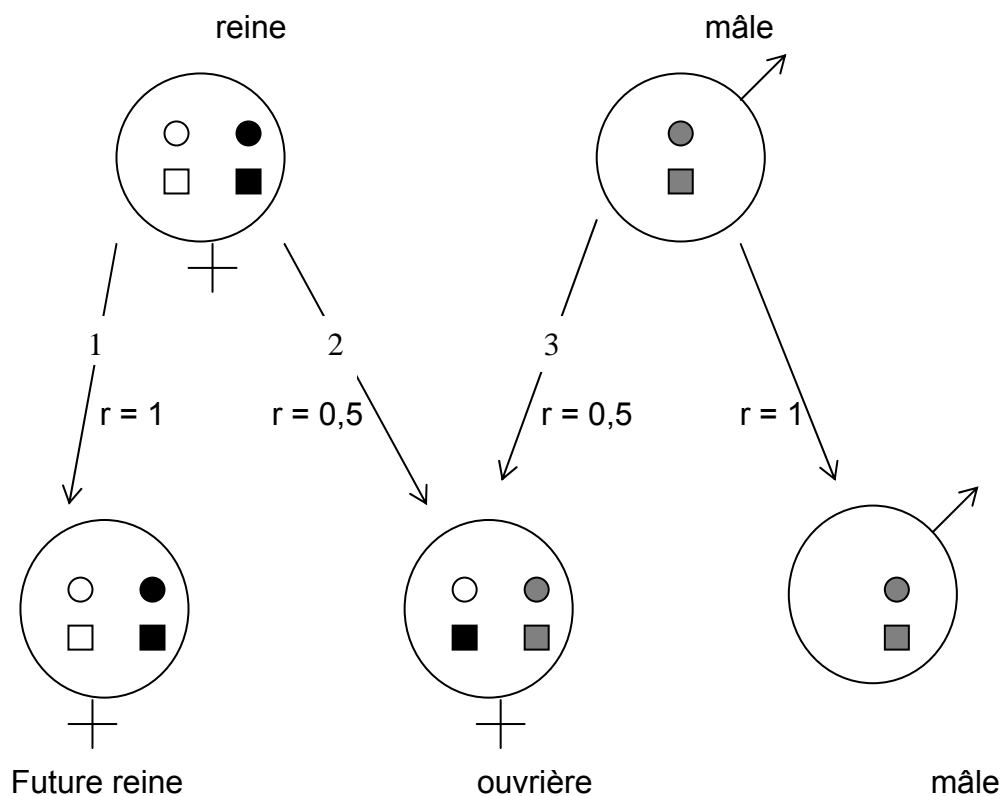


Figure 6 : Clonage chez *Wasmannia auropunctata* (d'après Keller et Gordon, 2006).

6.2.2. Ethologie

Wasmannia auropunctata est une fourmi généraliste et opportuniste à la fois pour son alimentation et le choix de ses sites de nidification (Clark *et al.*, 1982; Tennant, 1994). Son régime alimentaire est dominé par le miellat d'homoptères et du nectar extra floral (Schemske, 1980; Clark *et al.*, 1982; Delabie *et al.*, 1994; De La Fuente et Marquis, 1999) mais également de la prédation des invertébrés en majorité les Arthropodes et occasionnellement de la matière organique, du nectar floral, des graines et des fleurs (Clark *et al.*, 1982). Au niveau des sites de nidification, l'espèce ne construit pas de véritables nids pour abriter reines et couvains, mais utilisent des cavités naturelles (branches creuses, feuilles agrégées), aussi bien au sol que dans la végétation jusqu'à plusieurs mètres de hauteur (Clark *et al.*, 1982; Tennant, 1994 ; Mikissa, obs. pers.). Ainsi, trois sortes d'agrégats ont été observées chez *W. auropunctata*: une première composée uniquement des ouvrières, à peu près une centaine; une autre comprenant des ouvrières avec des stades immatures (œufs, larves, pupes); enfin une troisième composée d'une à plusieurs reines avec les ouvrières et les immatures (Clark *et al.*, 1982).

Clark *et al.* (1982) ont montré deux grands traits chez *W. auropunctata* lors du fourragement. En effet, lorsque les objets sont larges et solides, les ouvrières font de la coopération alors que s'il s'agit des aliments liquides, miellat, eau sucrée, les ouvrières recrutent les congénères.

La colonie de *W. auropunctata* est en activité 24 heures sur 24 heures (Clark *et al.*, 1982), même quand il pleut (Tennant, 1994), ce qui permet une alimentation régulière de la colonie et une production de reines tout au long de l'année (Clark *et al.*, 1982).

6.3. Site d'étude

6.3.1. Contexte géographique et écologique

Le Gabon est situé en pleine zone tropicale, à cheval sur l'équateur, sur la côte atlantique de l'Afrique. Il s'étend entre 3° et 4° de latitude Sud et 9° et 14°30 de longitude Est. Il est limité au Nord par le Cameroun et la Guinée Equatoriale, à l'Est et au Sud par le Congo-Brazzaville et à l'Ouest par l'Océan Atlantique. Le pays occupe une superficie terrestre totale de 267 667 km². Le relief est caractérisé par des escarpements des Monts de Cristal au nord et des Monts Doudou et du Massif de Chaillu au sud. L'altitude moyenne est de 800 m et quelques sommets dépassent 1.000 m. De par sa situation dans le courant de Benguela et équatorial, le pays présente un climat généralement chaud et humide tout au long de l'année et comprend quatre saisons qui se succèdent dans l'année (Caballé et Fontes, 1978): une «petite saison sèche» de janvier à février, une saison des pluies de mars à mai, une «grande saison sèche» de juin à septembre, une «grande saison des pluies» d'octobre à décembre. Le pays dispose d'une façade maritime de 800 km de côtes et de milieux lagunaires, des estuaires et deltas qui se concentrent le long du littoral. La forêt gabonaise est une forêt dense et humide sempervirente de basse et moyenne altitude appartenant à la région phytogéographique Congo-guinéenne du vaste empire africano-malgache et se rattache au domaine Cameroun-gabonais (Caballé et Fontes, 1978). La population gabonaise s'élève actuellement à 1.520.911 habitants selon le dernier recensement de la population (1^{er} au 31 décembre 2003). A cette faible population s'ajoute le faible taux de déforestation qui n'excède pas 1% du territoire national. Quant au réseau routier, il ne représente non plus une menace pour l'écosystème. Il est très marginal et représente près de 2500 km de routes bitumées et 3000 km de routes nationales (Bouet, non publié). Le seul grand ouvrage a été le chemin

de fer Transgabonais qui n'a représenté qu'une déforestation de l'ordre de 8 à 10 ha par km de voie posée (soit un minimum de 9000 ha).

Du point de vue de la biodiversité, le pays se situe à l'intérieur du centre régional d'endémisme «guinéo-congolais», le plus diversifié de toute l'Afrique (White, 1983). Plus de 7000 espèces de plantes y ont été identifiées, dont environ 20% seraient endémiques (Stuart et Adams, 1990). D'autres études récentes montrent qu'on y trouve au moins 150 espèces de mammifères, 630 espèces d'oiseaux, 65 espèces de reptiles, 100 espèces d'amphibiens. En matière de fourmis, le dernier recensement réalisé par Fisher (2004) donne 315 espèces. Cette richesse spécifique, dans ce taxon, n'a jamais été atteinte dans aucun autre pays africain (Fisher, 2004).

En terme de conservation, le pays abrite plusieurs espèces animales telles que les gorilles (*Gorilla gorilla*), chimpanzés (*Pan troglodytes*) et éléphants (*Loxodonta africana*) dont les populations sont importantes (Tutin et Fernandez, 1984; Barnes *et al.*, 1995). Cette riche biodiversité a conduit à la création récente d'un réseau de treize parcs nationaux représentant ainsi près de 11% de la superficie totale du pays.

Nous avons conduit nos travaux d'une part sur toute l'étendue du territoire pour la récolte des points GPS où *W. auropunctata* était rencontrée afin d'élaborer une carte de répartition et d'autre part dans les localités suivantes : Okolassi, Ekouk Lopé pour l'étude sur les *Barteria* enfin s'ajoutent à ces trois localités Libreville, Ntoum, Oyem pour les études comportementales sur *W. auropunctata*. Le choix de ces sites était basé sur la campagne préliminaire de prises de point GPS.

6.3.2. L'association *Barteria fistulosa*/*Tetraponera aethiops* au Gabon.

Barteria fistulosa est une espèce emblématique qui a une histoire bien connue des gabonais. En effet, Elle fait partie intégrante de la culture des communautés locales, qui la connaissent sous le nom d'«arbre de l'adultère». Jadis, chez certaines ethnies du Gabon, les maris ligotaient jusqu'aux aveux à ces «arbres à fourmis» leurs épouses convaincues ou simplement soupçonnées de les avoir trompés. Aujourd'hui encore, dans l'initiation à la société secrète féminine, pour éprouver l'endurance des jeunes filles, il leur est imposé de récolter les fourmis sur *B. fistulosa* (Raponda-Walker et Sillans, 1995).

6.3.3. Historique de *Wasmannia auropunctata* au Gabon

C'est à Libreville au Gabon (0°20'N, 9°30'E) que *W. auropunctata* a été observée la première fois en Afrique par Santschi (1914), d'abord sous le nom de *Xiphomyrmex atomum*, puis un an plus tard, Santschi décrit le spécimen sous le nom de *W. auropunctata* .en précisant qu' «il ne s'agit que d'une variété insignifiante de *W. auropunctata*, probablement importée d'Amérique au Gabon. Jusqu'ici ce genre était exclusivement américain. Les espèces tropicales immigrées dans d'autres continents deviennent de plus en plus fréquentes, grâce au développement du commerce» (Santschi 1915). La confirmation de l'identification avait été faite par Wheeler (1922). Localement, la fourmi est connue sous plusieurs appellations «*tsagunaguenda, chekinaguenda, sagulanini, bitieni, masobu, machobo*».

Une étude récente de Foucaud *et al.*, (2009) révèle que la souche gabonaise proviendrait de la Guadeloupe, Nouvelle-Calédonie et Tahiti.

D'autres sources non documentées parlent d'une introduction volontaire de cette fourmi dans les zones cacaoyères en 1920. Or, c'est au cours de la même année que s'est établie, au nord du Gabon, la première plantation de cacao (Cadet, 2005). Est-ce à dire que les plants qui avaient servi à la mise en place de la plantation cacaoyère avaient été déjà contaminés? D'où venaient-ils? A cette période les seules plantations de cacao sur le continent africain étaient basées à Sao-Tomé et au Cameroun (Cadet, 2005). De plus, la présence de *W. auropunctata* au Cameroun n'a été évoquée que plus tard par Bruneau de Miré (1969). Quoi qu'il en soit, la présence de *W. auropunctata* au Gabon remonte probablement avant la fin du XIX^{ème} siècle, période à laquelle le commerce international avait connu un essor important.

7. Problématique, hypothèses et objectifs de la thèse

Le Gabon fait partie de l'une des plus importantes zones de biodiversité dans le monde, qu'il est nécessaire de sauvegarder en identifiant et contrôlant les principales menaces exercées sur la faune et la flore de la région. *W. auropunctata* est une de ces menaces; elle pose de multiples problèmes tant à l'homme qu'à son environnement. Elle réduit la diversité des fourmis terricoles locales (Walker, 2006). En revanche, son impact sur les fourmis arboricoles est peu connu (Le Breton, 2003; Le Breton *et al.*, 2005), notamment sur les fourmis en association stricte avec une plante hôte, comme c'est le cas ici entre *B. Fistulosa* et *T. aethiops*. Cette fourmi est capable de s'imposer sur les *Barteria* en croissance, même en présence d'autres fourmis dominantes, telles que *Crematogaster striatula*, *Tetramorium aculeatum* et *Oecophylla longinoda* (Dejean *et al.*, 2008a). Si elles sont dominantes dans la canopée, ces différentes espèces finissent pourtant par être chassées des *Barteria* par la fourmi invasive.

Mais que se passe-t-il lorsque *W. auropunctata* doit affronter la fourmi agressive *T. aethiops*, sur sa plante hôte *B. fistulosa*.

L'objectif principal de la thèse consiste à étudier l'impact de *W. auropunctata* sur l'association emblématique entre la fourmi *T. aethiops* et son arbre hôte, *B. fistulosa*.

Dans un premier temps, il est nécessaire de dresser un état des lieux de l'invasion de *W. auropunctata* au Gabon. Le premier chapitre est donc consacré à une étude biogéographique; un échantillonnage non exhaustif des populations gabonaises a ainsi été réalisé à travers le pays, couplé à une recherche systématique d'informations auprès des populations locales.

La littérature contemporaine mentionne la présence de *W. auropunctata* dans des habitats aussi bien anthropisés que naturels. Elle colonise ainsi les forêts-galeries du centre du Gabon, qui se développent le long des cours d'eau lorsque ceux-ci traversent la savane (Walker, 2006). Ces forêts galeries peu étendues sont des refuges de biodiversité. L'auteur suggère que *W. auropunctata* coloniserait les forêts galeries en suivant les cours d'eau, mais ne documente pas sa possible extension en savane omniprésente autour de ces écosystèmes. Une étude a donc été menée dans une zone de forêt-galerie et de savane, afin de définir jusqu'où cette fourmi peut s'étendre.

L'unicolonialité est la caractéristique majeure des espèces de fourmis invasives. Dans le deuxième chapitre, nous nous intéressons plus particulièrement au caractère unicolonial des populations de *W. auropunctata*. Cette démarche est justifiée par l'ancienneté de l'introduction et l'absence d'un front d'invasion clairement établi au Gabon. L'objectif est de tester les capacités de discrimination et reconnaissance sociale ainsi que la signature chimique de différentes populations spatialement indépendantes.

Le troisième chapitre est consacré à l'étude des interactions écologiques et comportementales entre *W. auropunctata* et *T. aethiops* dans le contexte de l'association *B. fistulosa*-*T. aethiops*. L'approche écologique

permet de rendre compte de la réalité de la compétition entre les deux espèces sur le terrain; l'étude comportementale qui la complète aide à mieux comprendre les différentes stratégies utilisées par les protagonistes dans l'occupation ou la défense de l'arbre.

Chapitre 1

Etude de la biogéographie de *Wasmannia auropunctata* au Gabon

1. Introduction

L'aire de répartition de *W. auropunctata* est maintenant mondiale (cf. introduction page 28) (Wetterer et Porter, 2003). Le Gabon est l'un des pays les plus anciennement colonisés par cette fourmi redoutable. Ainsi, elle a été signalée à plusieurs endroits, à Libreville par Santschi (1914), à Lambaréné par Schweitzer (1931, 1951), à la Lopé par Wetterer *et al.*, (1999); Walsh *et al.*, (2004); Walker (2006); et Mikissa *et al.* (2008), à Makokou par Walsh *et al.* (2004); à Petit Loango et Wonga Wongué par Wetterer *et al.* (1999) aux Monts Doudou par Fisher (2004) et à Franceville par Wetterer *et al.* (1999); et Walsh *et al.* (2004). Cependant, les données attestant de sa présence dans le pays sont éparées et ne permettant pas de suivre une chronologie de son implantation à travers le pays. Ainsi une carte avec le point focal d'introduction et les grandes étapes de sa progression serait la bienvenue.

On sait toutefois que sa présence a toujours été relatée dans les zones perturbées par l'homme rarement en savane ou dans la mosaïque forêt-savane.

L'objectif général de ce chapitre est d'évaluer près d'un siècle après son introduction (Santschi,1914), quelle est l'aire de répartition actuelle de cette fourmi au Gabon, même si une étude exhaustive de tout le territoire gabonais était hors de notre portée, nous avons effectué plusieurs voyages de prospection. A partir d'un cas précis: le Parc National de la Lopé, nous avons pu évaluer ses progrès d'implantation et les nouveaux écosystèmes colonisés afin de mieux apprécier son impact et pouvoir envisager des stratégies efficaces de lutte.

2. Procédure

2.1. Prise des Points GPS à travers le Gabon

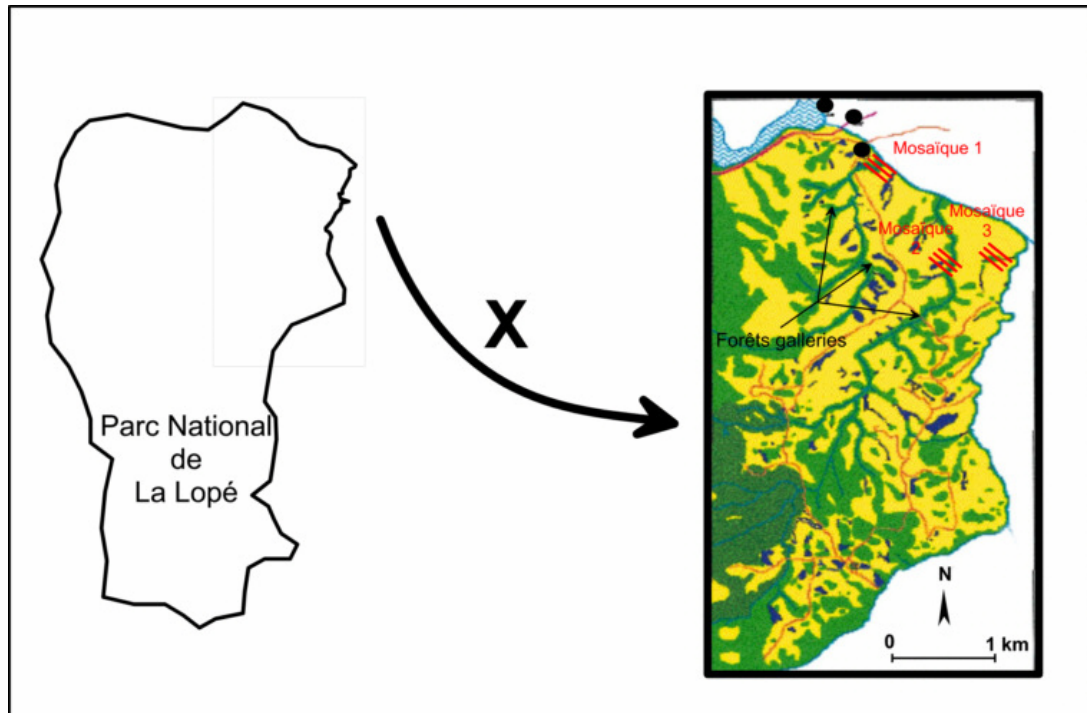
Des voyages de prospection couplés avec la prise des points GPS ont été organisés à travers le Gabon entre 2006 et 2008. Les points GPS ont été pris au moyen du récepteur Garmin 60 Csx le long des routes, en villes ou aux villages et dans les parcs nationaux. Tous les points appelés "Waypoints" ont été superposés à la carte du Gabon avec l'aide du logiciel Mapsource fourni par le récepteur GPS avant de les transférer dans le logiciel Excel où ils sont traités. Ensuite, ces points sont digitalisés en fichiers «.tab» compatibles au logiciel Mapinfo utilisé pour créer la carte de la distribution spatiale de *W. auropunctata*.

2.2. Evaluation de la présence de *Wasmannia auropunctata* dans une mosaïque Forêt-Savane.

Les fourmis ont été échantillonnées dans trois mosaïques forêts galeries/savanes (Figure I-1). Au niveau de chaque mosaïque forêt galerie/savane trois transects linéaires d'une longueur de 100m chacun ont été établis perpendiculairement aux bords de la rivière et débouchant à l'intérieur de la savane. 96 pièges pitfall ont été implantés à intervalle de 10m entre pièges et entre transects dont 36 dans la mosaïque1, 30 dans la mosaïque2 et 30 dans la mosaïque3. Seule la mosaïque1 est proche des habitations et des activités humaines. Les deux autres sont très éloignées.

Les pièges sont laissés en place pendant toute la journée et repliqués sur trois jours. Après récolte, les spécimens sont identifiés au niveau de la famille et du genre. L'analyse statistique a été conduite en étudiant la

distribution de l'espèce dans les deux habitats (forêt galerie et savane) par un test exact de Fisher au moyen de Statistica® 6.0.



3. Résultats

3.1. Répartition de *Wasmannia auropunctata* à travers le Gabon

Depuis la première observation de *W. auropunctata* au Gabon par Santschi (1914) à nos jours, la distribution de cette fourmi dans ce pays peut être catégorisée de la manière suivante (Figure I-2):

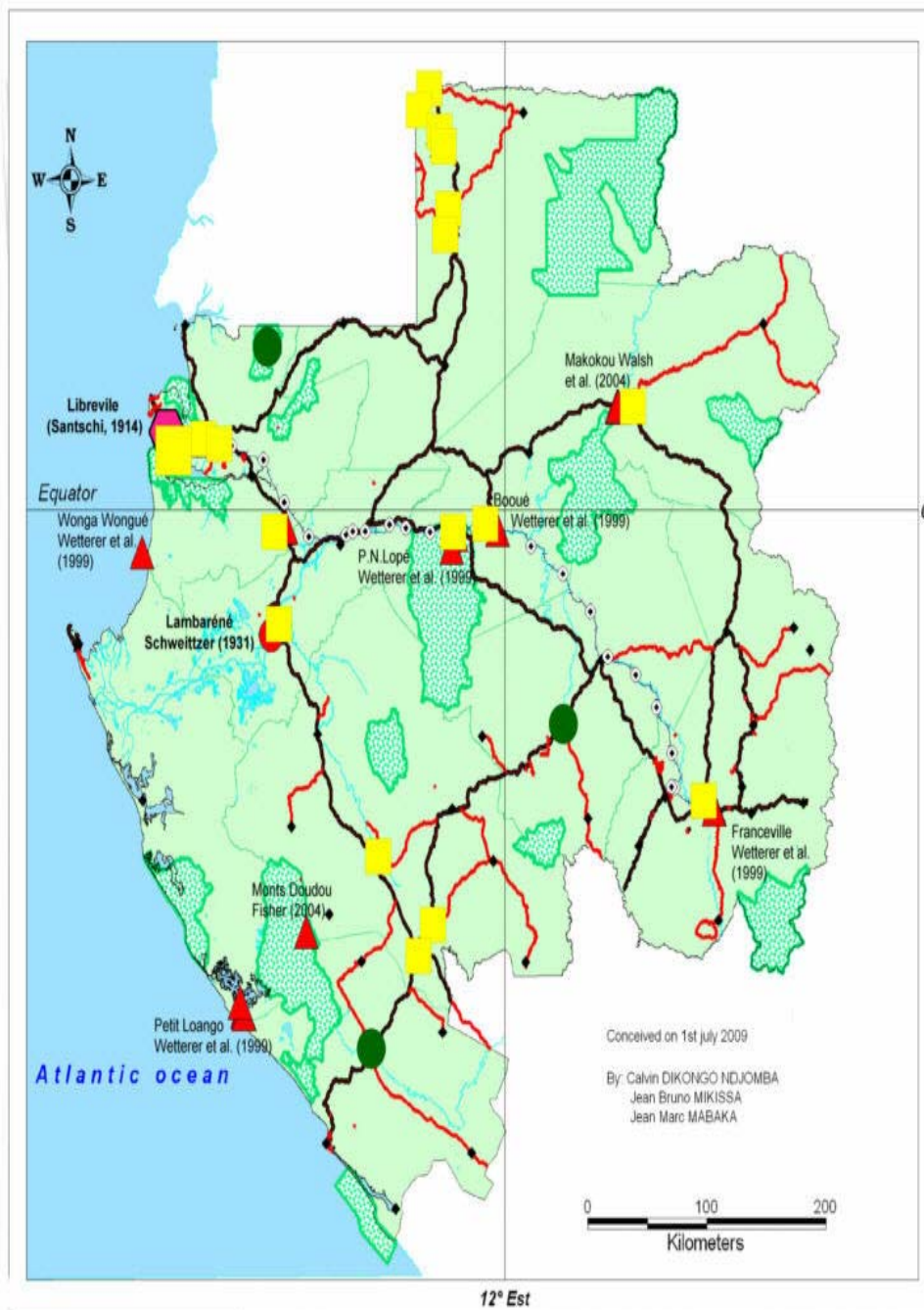
- le point d'origine représenté par Libreville;

Chapitre 1- Etude de la biogéographie de *Wasmannia auropunctata* au Gabon

- les anciens points, c'est-à-dire (1930-1970) représentés par Lambaréné, Booué et Lopé;
- les nouveaux points (1970-2005) représentés par Petit Loango, Wonga Wongué, Franceville, Makokou et les Monts Doudou;
- les points identifiés récemment représentés par: Okolassi, Ntoum, Ekouk, Oyem, Bitam, Waka, Mouila, Ndéndé et Bongolo.

On remarque que *W. auropunctata* est entrain de coloniser tous les écosystèmes gabonais avec une forte présence le long des routes et proche des habitations. Ceci traduit encore son attachement aux activités humaines ou anthropisées. Actuellement, le Parc National de la Lopé situé au centre du Gabon est le plus infesté en comparaison avec les douze autres parcs nationaux du pays.

Chapitre 1- Etude de la biogéographie de *Wasmannia auropunctata* au Gabon



Legend

- | | | | | | |
|---------|-----------------|---|---------------------|---|---|
| ◆ | Gabon cities | ▨ | National Park | ⬠ | <i>Wasmannia auropunctata</i> au point d'origine de son introduction (Libreville) |
| ⊙ | Rail station | ▨ | Hydrography network | ● | <i>Wasmannia auropunctata</i> documentée à Lambaréné |
| —+—+—+— | Rail track | ▨ | Province | ▲ | <i>Wasmannia auropunctata</i> documentée dans le reste du pays. |
| — | Main roads | | | ■ | <i>Wasmannia auropunctata</i> : Points GPS Jean-Bruno Mikissa (2007-2008) |
| — | Secondary roads | | | ● | <i>Wasmannia auropunctata</i> : présence probable rapportée par les habitants. |

Figure I-2. Distribution de *Wasmannia auropunctata* au Gabon.

3.2. Distribution géographique dans un écosystème particulier: la mosaïque forêt-savane

La présence de *W. auropunctata* dans chaque type de mosaïque forêt-galerie savane montre ce qui suit:

- pour la mosaïque1: la Figure I-3 montre la présence de *W. auropunctata* dans les pièges pitfall. Ainsi, sur 36 pièges pitfall utilisés, *W. auropunctata* a été présente à 28% en forêt galerie contre 61% en savane (Test exact Fisher, $p < 0,0001$). Par contre *W. auropunctata* a été absente dans les pièges à 6% en forêt-galerie et à 5% en savane.
- pour la mosaïque2: la Figure I-4 montre également la présence de *W. auropunctata* dans les pièges pitfall. Ici, sur 30 pièges pitfall utilisés, *W. auropunctata* a été présente à 33% en forêt galerie contre 27% en savane (Test exact Fisher, $p < 0,01$). Elle a été absente dans 7% des pièges en forêt-galerie et à 33% des pièges en savane.
- pour la mosaïque5: la Figure I-5 montre également la présence de *W. auropunctata* dans les pièges pitfall. Sur 30 pièges pitfall utilisés, *W. auropunctata* a été présente à 40% en forêt galerie et à 13% en savane (Test exact Fisher, $p > 0,05$). Elle a été absente dans 10% des pièges en forêt-galerie et à 37% des pièges en savane.

Il ressort de ces trois graphes que *W. auropunctata* est plus présente au niveau de la mosaïque 1 où elle est présente à 89% des 36 pièges utilisés , suivie de la mosaïque 2 où elle est présente à 60% des 30 pièges et à 53% des 30 pièges au niveau de la mosaïque 3. Ceci montre que lorsqu'on s'éloigne des zones d'habitations, c'est-à-dire des zones de concentration des activités humaines la densité de *W. auropunctata* diminue.

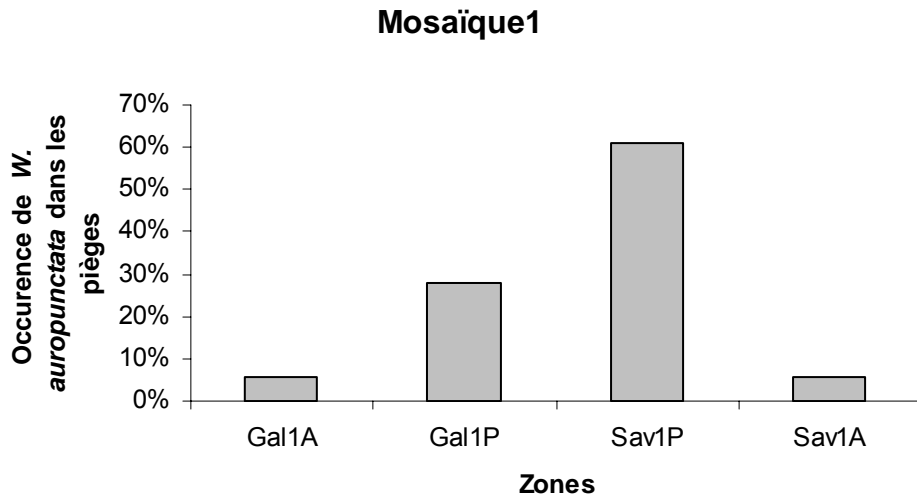


Figure I-3: Présence de *W. auropunctata* dans les pièges pitfall disposés dans la première mosaïque forêt galerie/savane du Parc National de la Lopé. N= 36. Avec **Gal1**: Galerie 1; **Sav1**: Savane 1; **A**: absence; **P**: présence.

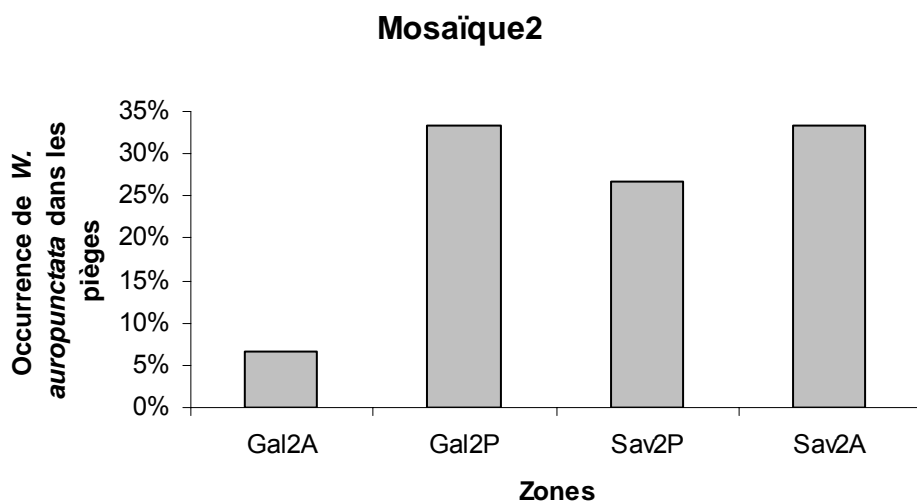


Figure I-4: Présence de *W. auropunctata* dans les pièges pitfall disposés dans la deuxième mosaïque forêt galerie/savane du Parc National de la Lopé. N= 30. Avec **Gal2**: Galerie 2; **Sav2**: Savane 2; **A**: absence; **P**: présence.

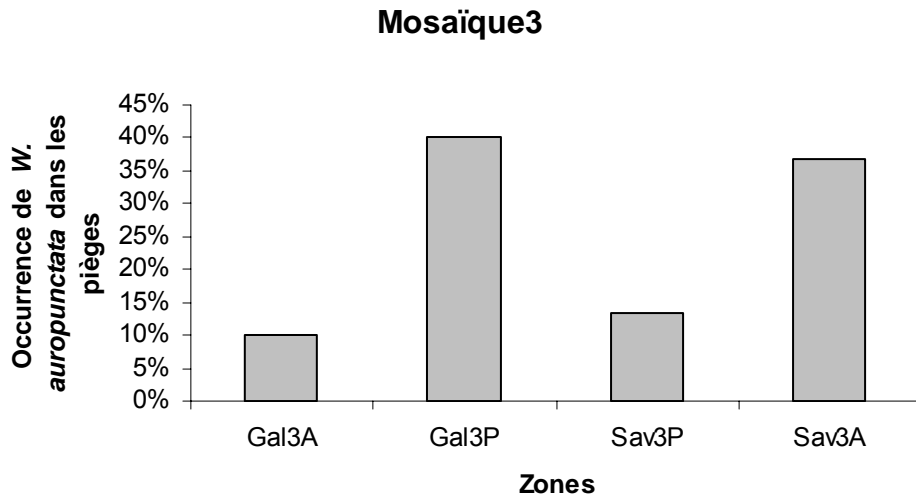


Figure I-5: Présence de *W. auropunctata* dans les pièges pitfall disposés dans la troisième mosaïque forêt galerie/savane du Parc National de la Lopé. N= 30. Avec **Gal3**: Galerie 3; **Sav3**: Savane 3; **A**: absence; **P**: présence.

4. Discussion

4.1. Distribution de *Wasmannia auropunctata* à travers le Gabon

Wasmannia auropunctata s'est établie au Gabon le long des principaux axes routiers de part et d'autre de la route principale, jusqu'à quelques kilomètres vers l'intérieur le long des pistes. Dans la forêt, sa distribution est aussi probablement liée à l'exploitation forestière comme c'est le cas à La Lopé (Walsh *et al.*, 2004). Néanmoins, certaines zones envahies sont liées à d'autres activités humaines, telles que la navigation fluviale à la Lopé et au centre du pays (Walker, 2006) et l'exploitation pétrolière à Gamba et Rabi Kounga à l'ouest du Gabon

(Mikheyev *et al.*, 2008). D'autre part, selon les témoignages des populations locales, deux introductions récentes sembleraient apparues :

(i) au nord du Gabon; à la suite de l'ouverture des routes transfrontalières vers le Cameroun et vers la Guinée Equatoriale, le commerce avec les pays voisins est plus intense. Le Cameroun a de plus ouvert un marché international très riche en marchandises à quelques kilomètres de la frontière, dans une zone franche où les Gabonais peuvent s'approvisionner. Malheureusement cette zone semblerait déjà infestée par *W. auropunctata*, qui du coup profiterait depuis quelques années des marchandises qui transitent vers le Gabon pour investir à nouveau au hasard les villages transfrontaliers le long de la route.

(ii) au sud du Gabon; cette infestation serait probablement liée au déplacement des populations du Congo vers le Gabon, suite à la guerre survenue au Congo au début des années 2000. Au regard de la distribution actuelle de *W. auropunctata* au Gabon, on peut conclure qu'elle se fait en patch et cette distribution est inféodée aux activités humaines confirmant ainsi son caractère de «Tramp species» attribué par Clark *et al.* (1982), Hölldobler et Wilson (1990) et Passera (1994).

Ici la distribution ne se fait pas en front d'invasion comme peut-être au Cameroun (Foucaud, 2007). Ceci peut s'expliquer par le fait que (i) les routes qui sont le facteur le plus important dans la distribution de cette fourmi sont plus denses au Cameroun qu'au Gabon; (ii) l'agriculture y est plus développée ainsi que la lutte biologique. Il est maintenant établi qu'au Cameroun c'est grâce à la lutte biologique que la fourmi se répand (Bruneau de Miré, 1969). Mais avec l'expansion de l'exploitation forestière en plein développement au Gabon et le nombre croissant de pistes forestières qui en découle, cette situation pourrait avoir pour effet de multiplier les chances de dispersion de cette espèce et permettre la pénétration de la fourmi dans des écosystèmes jusque là restés indemnes. Dans ce cas, le risque de distribution par front d'invasion deviendra inévitable. Car les seuls endroits

Chapitre 1- Etude de la biogéographie de *Wasmannia auropunctata* au Gabon

où *W. auropunctata* a une distribution par front d'invasion, c'est-à-dire où la zone infestée représente 1,5 ha à 15 ha, sont des zones anciennement exploitées, «forêt de l'aéroport» et «forêt de la Coumbiane» à la Lopé et «Baboni» à Ekouk (Mikissa, obs. pers.). La route, dans ce pays reste le facteur le plus important de la distribution de *W. auropunctata*.

Ces conclusions nous amène à envisager les voies de pénétration de *W. auropunctata* au Gabon comme suit: (Figure I-6).

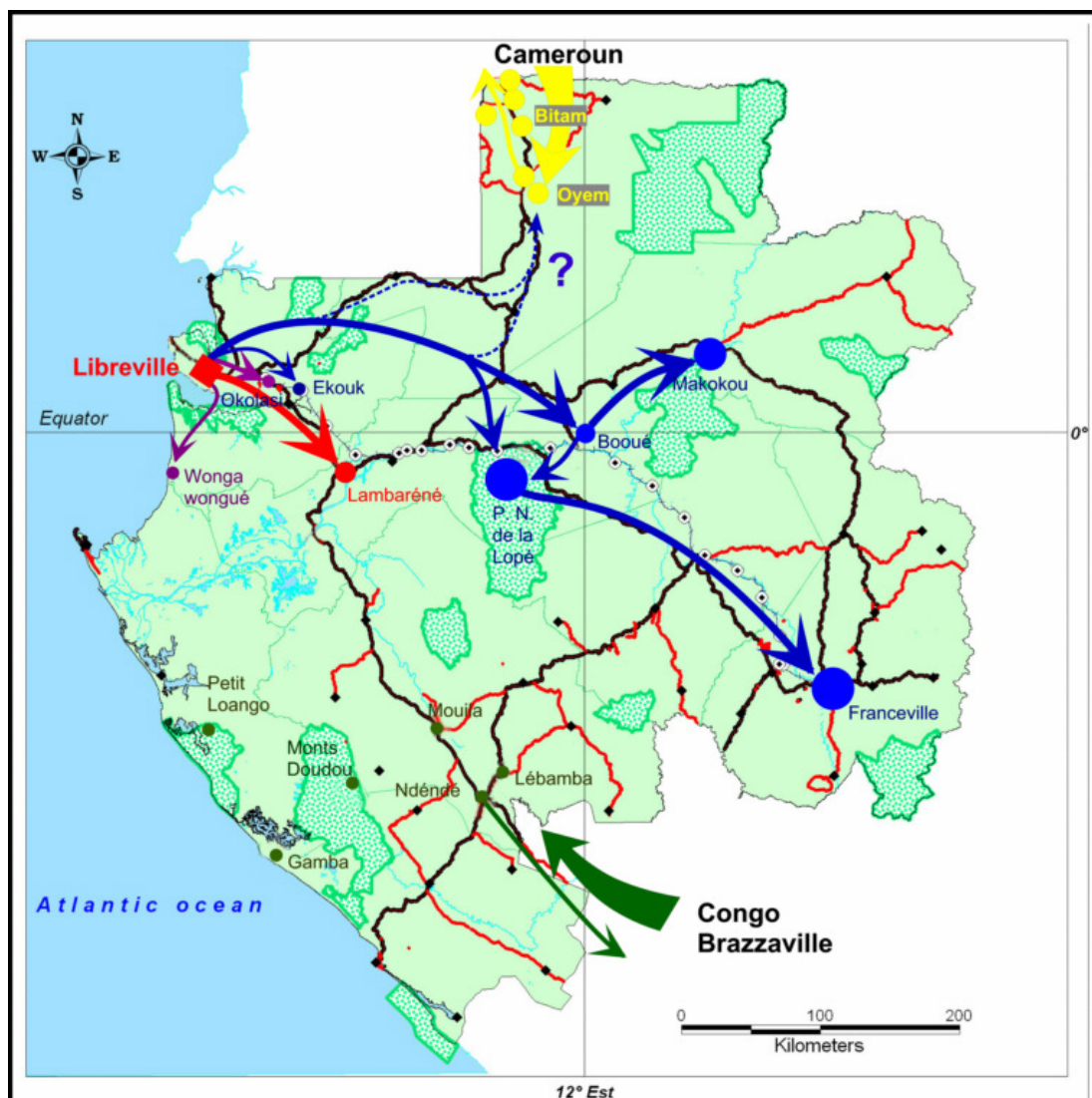


Figure I-6 : Voies de distribution et d'introduction probables de *Wasmannia auropunctata* au Gabon.

4.2. Distribution de *Wasmannia auropunctata* dans les mosaïques Forêts galerie-Savane

La fourmi invasive a été capturée dans les pièges pitfall en savane à une distance en moyenne de 60 m depuis les bords des rivières, cela témoigne de sa progression dans cet écosystème contrairement au constat fait par Walker (2006) où *W. auropunctata* ne s'éloignait pas du rivage et était donc absente de la savane. Nos résultats ont montré que *W. auropunctata* a été capturée à des taux similaires en forêt galerie proche de la rivière qu'en savane, cela confirme son caractère généraliste dans le choix des sites de nidification et de fourragement (Clark *et al.*, 1982; Ulloa-Chacón et Cherix, 1990; Le Breton *et al.*, 2005). Mais au niveau de la première mosaïque, *W. auropunctata* a été plus capturée dans les pièges pitfall en savane qu'en forêt galerie, ceci peut se justifier par le fait que cette savane est contiguë aux habitations représentées par le «Centre de Formation de la Lopé» et le village Lopé. En plus, le fleuve se trouvant dans cette mosaïque de forêt savane supporte les activités humaines. Alors que les deux autres mosaïques sont très éloignées des habitations et pratiquement pas anthropisées.

En définitive, près d'un siècle après la première observation de *W. auropunctata* au Gabon (Santschi, 1914), la fourmi a pu coloniser tout le territoire gabonais et même des écosystèmes inattendus comme la savane. Car jusque là sa présence n'a jamais été rapportée dans cet habitat.

Chapitre 2

Structure sociale de *Wasmannia auropunctata* au Gabon

1. Introduction

Chez les espèces de fourmis, la plupart des ouvrières manifestent un comportement hostile vis-à-vis d'un individu, de la même espèce, issu d'une colonie étrangère. Ce comportement se traduit par la fermeture de sociétés à tout congénère appartenant à une société voisine aboutissant à l'établissement de populations multicoloniales. Fresneau (1980, 1994), par exemple, a mis en évidence un tel comportement chez la fourmi ponérine, *Pachycondyla apicalis*. A l'inverse, les populations unicoloniales, (Wilson, 1971b) généralement rencontrées chez les espèces de fourmis invasives, sont caractérisées par l'absence de comportement agressif entre individus issus de différentes fourmilières d'une même région. Il n'y a pas de frontières entre divers nids. Ce phénomène a été bien documenté chez la fourmi d'argentine *Linepithema humile* (Holway *et al.*, 1998; Suarez *et al.*, 1999; Tsutsui *et al.*, 2000; Giraud *et al.*, 2002; Ingram, 2002; Tsutsui *et al.*, 2001; Tsutsui et Suarez, 2003; Thomas *et al.*, 2006) et moins documenté chez la petite fourmi de feu, *Wasmannia auropunctata* (Le Breton *et al.*, 2004; Errard *et al.*, 2005; Foucaud, 2007). Chez les insectes le premier mode de communication est d'abord chimique. La reconnaissance des congénères chez les fourmis ou l'identité coloniale est liée à l'existence des hydrocarbures cuticulaires qui constituent «l'odeur coloniale» ou «visa» commun à tous les congénères du nid (Lenoir *et al.*, 1999; Fresneau et Errard, 1994; Silvermann et Liang, 2001; Suarez *et al.*, 2002; Errard *et al.*, 2005). Cette odeur est constituée d'un mélange «d'odeurs individuelles» (odeur commune ou «gestalt») (Crozier et Dix, 1979) qui est perçue et analysée par comparaison à un modèle interne ou «template» appris au début de la vie imaginale (Lenoir *et al.*, 1999; Errard *et al.*, 2006). Dans les zones envahies, *W. auropunctata* colonise plus ou moins rapidement de nouveaux terrains; elle progresse selon un front continu d'invasion, rendu

possible par le caractère unicolonial de la population introduite (Le Breton *et al.*, 2004; Errard *et al.*, 2005; Vonshak *et al.*, 2009; Foucaud *et al.* 2010).

Dans le chapitre précédent, nous avons montré que, bien que *W. auropunctata* soit présente dans la quasi-totalité des régions du Gabon, les zones envahies étaient distantes les unes des autres et localement spatialement limitées. On retrouve ce même type de distribution spatiale en patch dans les populations natives de *Linepithema humile* (Pedersen *et al.*, 2009).

Chez les insectes les hydrocarbures cuticulaires sont d'abord des substances contre la dessiccation de la cuticule, mais ils peuvent aussi jouer un rôle crucial dans la communication intra et interspécifique, particulièrement chez les insectes sociaux (Martin et Drijfhout, 2009). Parmi ces hydrocarbures cuticulaires, les diméthylalcanes interviennent dans la reconnaissance des congénères (Johnson *et al.* 2001). Ainsi les diméthylalcanes sont des composés spécifiques de l'espèce et peuvent être spécifiques à la colonie et donc pouvoir discriminer les colonies (Martin *et al.*, 2008 ; Martin et Drijfhout, 2009).

L'objectif général de ce chapitre est de savoir 1) cent ans après son introduction, si la structure unicoloniale de *W. auropunctata* au Gabon existe-t-elle toujours ou est-elle altérée par l'isolement géographique des populations locales? 2) doit-on parler de front d'invasion unique ou de phénomènes d'invasion multiples et localisés?

Pour répondre à ces questions, nous avons testé le caractère unicolonial des populations de *W. auropunctata* à l'aide de tests comportementaux d'agressivité intraspécifique, couplés à l'analyse chimique des hydrocarbures cuticulaires de différentes populations.

2. Procédures

2.1. Origine des colonies

Nous avons collecté des colonies de *W. auropunctata* en Mai 2006 issues de quatre sites du Gabon : Libreville, Okolassi, Ntoun et Ekouk (Ekouk village, Baboni, Campement7 et Campement3) (Figure II-1). Les colonies comprenaient plusieurs reines, des ouvrières et du couvain. Chaque site était séparé l'un de l'autre de plusieurs kilomètres (Libreville-Okolassi 25 km ; Libreville-Ntoun 35 km ; et Libreville-Ekouk 132 km). Les colonies de fourmis ont été récoltées proche des habitations (Libreville, Okolassi, Ntoun et Ekouk Village) ou dans les zones cultivées (Baboni, Campement3b, Campement7a). Ensuite elles ont été élevées sous les conditions du laboratoire (Température 26°, Humidité 70% HR).

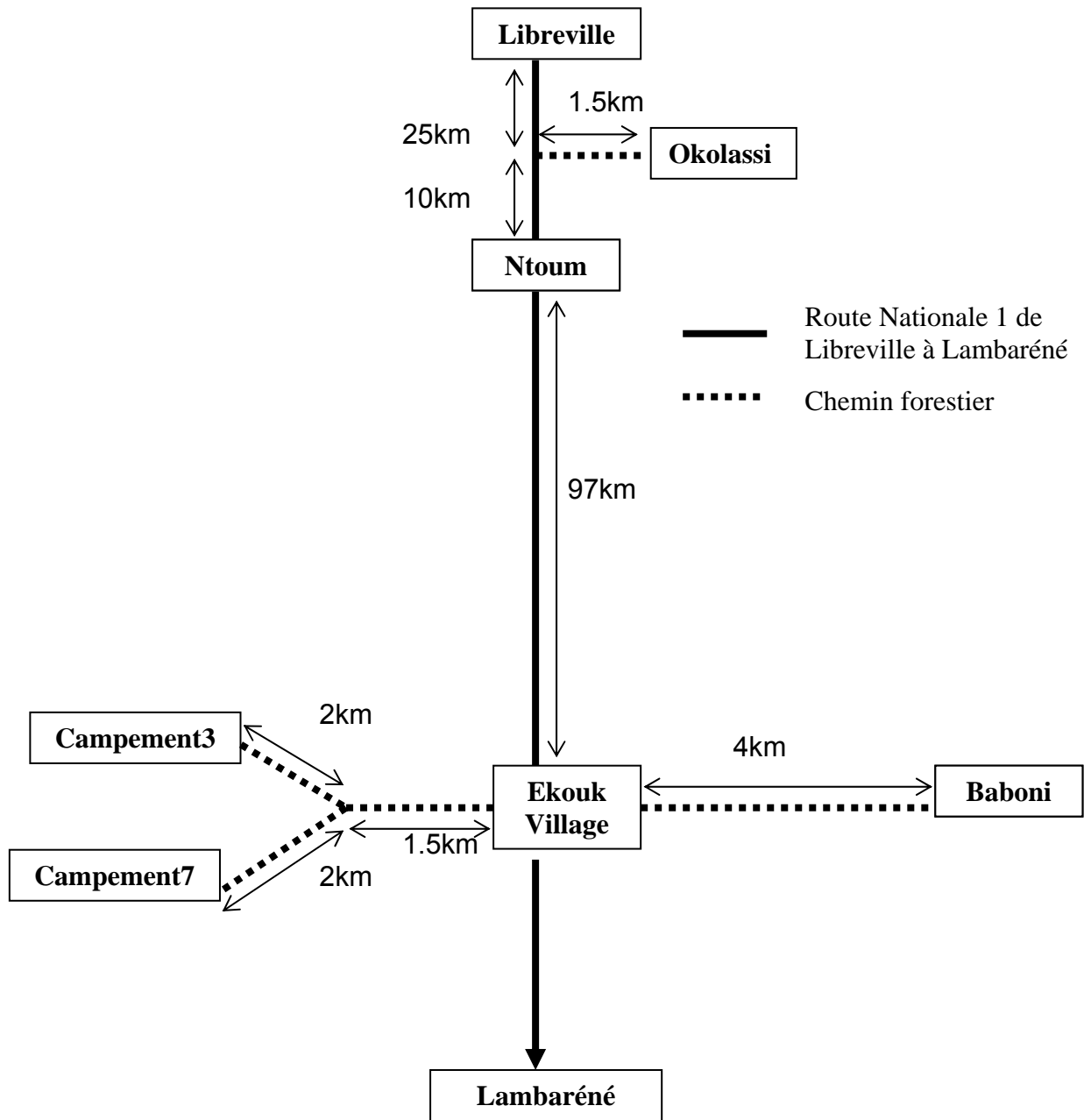


Figure II-1: Zone d'étude montrant les distances entre les différentes populations.

2.2. Reconnaissance comportementale entre ouvrières de *Wasmannia auropunctata*

Protocole expérimental

Nous avons quantifié l'agression intraspécifique entre les colonies de *W. auropunctata* en utilisant des rencontres diadiques selon Errard et Hefetz (1997). Pour chaque test, une ouvrière a été confrontée avec une autre issue d'un même nid ou de nid différent dans une arène neutre (arène de plastique de diamètre 1 cm et de hauteur 1 cm) dont les parois ont été enduites avec du Fluon pour empêcher la sortie des fourmis. Pendant 5 min nous avons noté les interactions entre les ouvrières sur une échelle allant de 1 à 4:

1= touche (contact physique mais pas de réponse agressive cela inclut les antennations ou la trophallaxie);

2 = ouverture de mandibule;

3 = agressivité (attaque physique par une ou les deux incluant la morsure et la saisie des pattes ou de l'antenne);

4 = piqûre (prolongation de l'agressivité, incluant la prolongation des morsures, de la saisie et l'usage de la piqûre par une ou les deux).

La fréquence et la durée de chaque élément comportemental ont été notées et l'agressivité totale issue de chaque rencontre a été calculée en utilisant la formule suivante.

$$\frac{\sum_{i=1}^n AI_i * t_i}{T}$$

où AI_i représente l'indice d'agression, t_i la durée de chaque acte et T le temps total des interactions, défini comme la somme des durées dans lesquelles les fourmis ont eu un contact physique. Pour chaque confrontation, nous avons conduit 10 répliques en utilisant chaque ouvrière une seule fois. Tous les différents croisements étaient conduits de la manière suivante (tableau II-1). Les niveaux d'agressivité entre paires de colonies ont été comparés en utilisant l'ANOVA (Statistica ® 6.0). Un test post-hoc (test LSD Fisher) était ainsi effectué pour isoler les groupes qui diffèrent les uns des autres.

Table II-1: Liste des différents tests conduits pour l'analyse comportementale. Dix replications ont été réalisées pour chaque test. Origine des colonies: Baboni (B2, B3 et B4); Campement7 (C7); Campement3 (C3); Ekouk Village (EV); Ntoun (NT1; NT2); Okolassi (O); Libreville (LBV).

Intracoloniaal (N=100)	Intrapopulation (N=40)	Interpopulation (Intersite) (N=100)
B2(B2); B3(B3); B4(B4); C7(C7); C3(C3); EV(EV); LBV(LBV); NT1(NT1); NT2(NT2); O(O).	B2(B3); B3(B4); B4(B2); NT1(NT2).	B2(C3); B2(NT2); B3(C7); B3(LBV); B4(EV); B4(O); C3(C7); NT1(LBV); NT1(O); NT2(EV).

2.3. Analyse de la signature chimique des populations de *Wasmannia auropunctata*

Protocole expérimental

Les composés cuticulaires des fourmis entières tuées au freezer étaient extraits par immersion de 50 ouvrières issues de chaque colonie

parente (*W. auropunctata* issue des sites du Gabon suivants: Libreville (LBV), Okolassi (O), Ntoun (NT), Ekouk village (E), Baboni (B), Campement7 (C7) et Campement3 (C3)) dans 800 µl de pentane pendant 1 heure.

L'extraction des hydrocarbures cuticulaires par chromatographie en phase gazeuse a été faite selon les méthodes standard (50 ouvrières/extrait) avec ajout d'un étalon interne (eicosane ; n-C20). Les études comparatives des profils cuticulaires ont été réalisées à partir des pics identifiés par GC-MS (Errard *et al.*, 2002 ; vérification par Hefetz).

L'analyse comparative des pourcentages relatifs de chaque pic a été faite par analyse cluster par hiérarchie par la méthode de Ward (Statistica ® 6.0).

3. Résultats

3.1. Reconnaissance comportementale entre ouvrières de *Wasmannia auropunctata*

L'indice moyen d'agressivité (IA) maximal a été observé durant les rencontres entre ouvrières de populations différentes : il est égal à 1.34 ± 0.04 et est significativement plus élevé que dans les deux autres types de rencontres ($IA_{\text{Interpop}} = 1,34 \pm 0,04$; $IA_{\text{Intracol.}} = 1,06 \pm 0,04$; $IA_{\text{Intrapop}} = 1,05 \pm 0,06$; ANOVA test; $F_{(2, 237)} = 15,46$; $p < 10^{-5}$; Post-hoc LSD of Fisher, MC Inter= 0,15820; dl = 237, intracoloniaal vs intrapopulation: $p = \text{N.S.}$; intracoloniaal vs interpopulation : $p < 5.10^{-6}$; Intrapopulation vs Interpopulation : $p < 2.10^{-3}$) (Figure II-2).

La durée moyenne des Contacts Antennaires (CA) entre ouvrières de *W. auropunctata* issues d'un même nid est significativement plus basse que dans les deux autres types de rencontres. Aucune différence significative n'a

été décelée entre les rencontres entre des ouvrières de nids étrangers, qu'ils appartiennent ou non à la même population ($CA_{\text{Interpop}} = 87 \pm 4$ sec; $CA_{\text{Intracol}} = 70 \pm 4$ sec; $CA_{\text{Intrapop}} = 85 \pm 6$ sec; ANOVA test, $F_{(2, 237)} = 4,6188$; $p=0,0107$; Post-hoc LSD of Fisher, MC Inter= 1718,9; dl = 237, intracoloniaux vs intrapopulation: $p= 0,053$; intracoloniaux vs interpopulation : $p < 4.10^{-3}$; intrapopulation vs interpopulation : $p= \text{N.S.}$) (Figure II-2).

De même, l'analyse des résultats obtenus à partir des rencontres effectuées uniquement entre les quatre populations situées dans la zone d'Ekouk (EV, B, C3 et C7) montre que l'agressivité est plus forte entre ouvrières issues de populations différentes qu'entre ouvrières provenant de la même population ($IA_{\text{Interpop}} = 1,33 \pm 0,05$; $IA_{\text{Intracol}} = 1,06 \pm 0,04$; $IA_{\text{Intrapop}} = 1,05 \pm 0,06$; ANOVA test: $F_{(2, 127)} = 8,2847$; $p < 4.10^{-4}$, Post-hoc LSD of Fisher, MC Inter= 0,12 ; dl = 127, intracoloniaux vs intrapopulation: $p= \text{N.S.}$; intracoloniaux vs interpopulation : $p < 2.10^{-4}$; intrapopulation vs interpopulation : $p < 2.10^{-3}$). (Figure II-3)

Les mêmes résultats ont été obtenus pour les Contacts Antennaires ($CA_{\text{Interpop}} = 95 \pm 6$ sec; $CA_{\text{Intracol}} = 71 \pm 5$ sec; $CA_{\text{Intrapop}} = 73 \pm 7$ sec; ANOVA test, $F_{(2, 127)} = 3.5850$; $p=0.03058$, Post-hoc LSD of Fisher, MC Inter=1421.8; dl = 127, intracoloniaux vs intrapopulation: $p= \text{N.S.}$; intracoloniaux vs interpopulation : $p < 2.10^{-3}$; intrapopulation vs interpopulation : $p < 2.10^{-2}$) (Figure II-3).

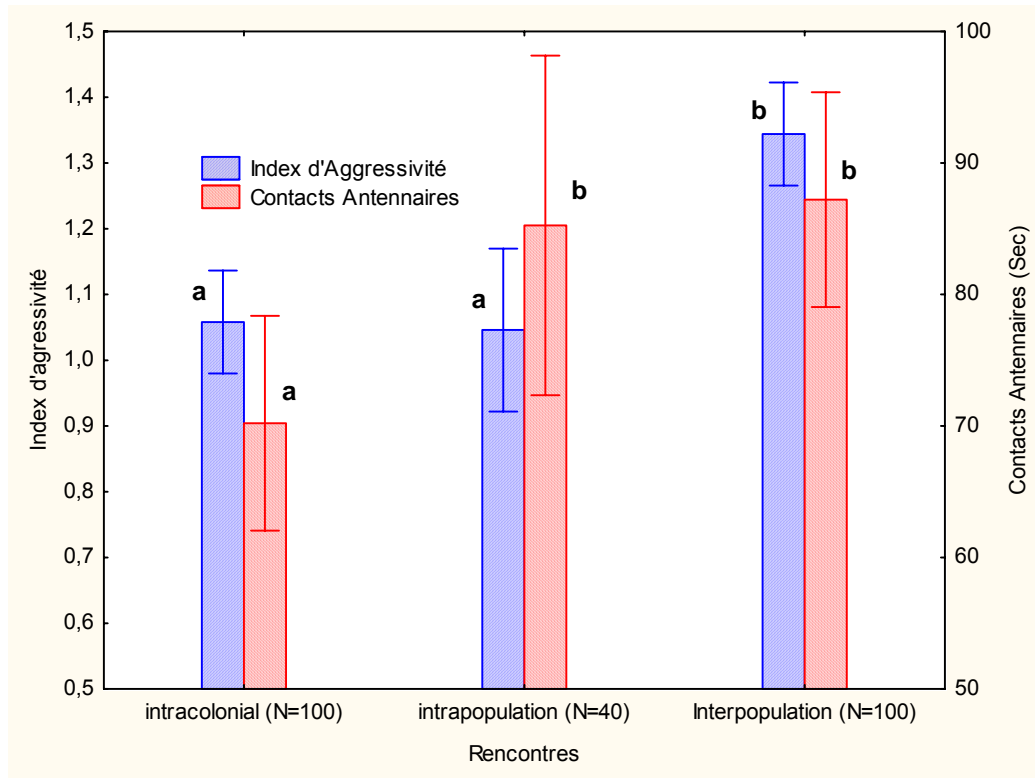


Figure II-2: Comparaison de l'agressivité et de la durée des contacts antennaires développés par *W. auropunctata* pendant les rencontres dyadiques aux niveaux intra-colony (N=100), Intrapopulations (N=40) et Interpopulation (N= 100) au Gabon. (Indice d'agressivité: test ANOVA: $F_{(2, 237)} = 15.464$; $p < 10^{-5}$; Contacts antennaires: test ANOVA: $F_{(2, 237)} = 4.6188$; $p = 0.01077$). (Les Bars représentent la Moyenne \pm 0.95 Intervalle de confiance.)

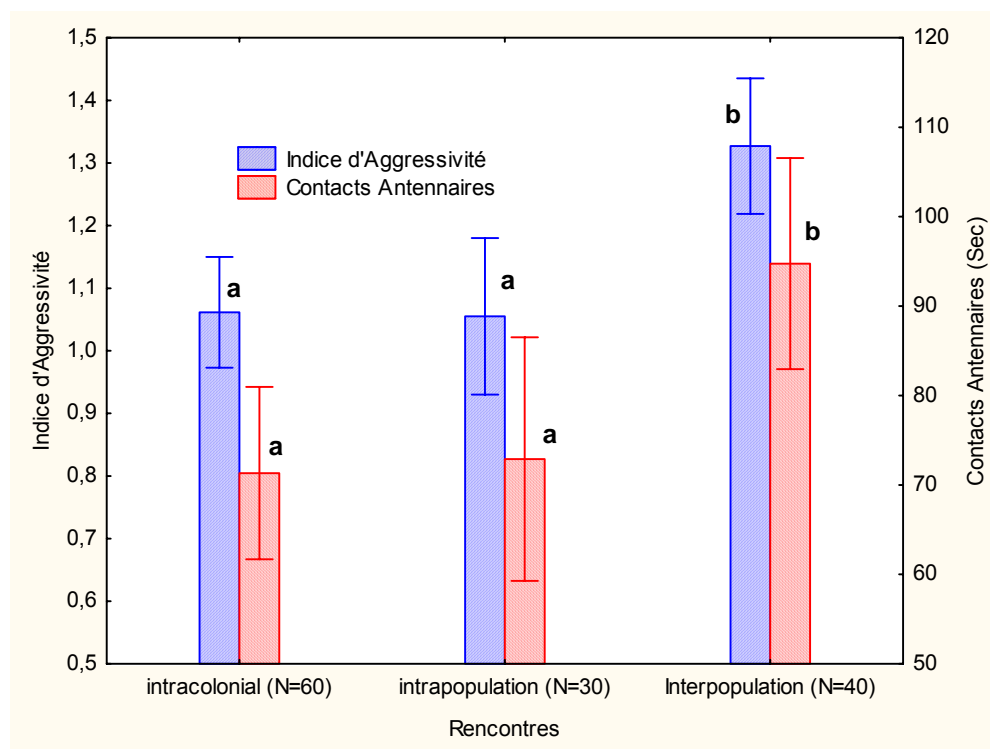


Figure II-3 : Comparaison de l'Indice d'Aggressivité et de la durée des Contacts Antennaires observés lors de rencontres dyadiques entre ouvrières de *W. auropunctata*, provenant des quatre populations proches d'Ekouk, au niveau Intracolony (N=60), Intrapopulation (N=30) and Interpopulation (N=40). (Index d'Aggressivité Anova test: $F_{(2, 127)} = 8,2847$; $p < 4.10^{-4}$; Contacts Antennaires Anova test: $F_{(2, 127)} = 3,5850$; $p = 0,03058$). (Les Bars représentent la Moyenne \pm 0.95 Intervalle de confiance.)

3.2. analyse de la signature chimique des populations de *Wasmannia auropunctata*

Le tableau II-2 montre une analyse comparative des hydrocarbures présents chez *W. auropunctata* au Gabon, en Nouvelle Calédonie et au Brésil. Toutes populations confondues, 55 hydrocarbures différents ont été identifiés dans les profils cuticulaires de *W. auropunctata*. Mais les populations mondiales montrent des variations qualitatives importantes. 19 de ces composés seulement sont présents dans les populations brésiliennes, néo-calédoniennes et gabonaises. Les colonies de Nouvelle Calédonie

présentent 21 composés majoritaires (6 *n*-alcane, 1 alcène, 14 méthyl-alcane) répartis en 16 pics différents. Les colonies brésiliennes ont quant à elles 25 hydrocarbures majoritaires, répartis en 18 pics (7 *n*-alcane, 5 mono- ou di-alcènes, 9 méthyl-alcane).

On retrouve dans les profils gabonais 36 de ces 55 composés (8 *n*-alcane, 7 mono- ou di-alcènes, 14 mono-méthyl-alcane, 6 di-méthyl-alcane), répartis en 27 pics majoritaires entre le C₂₃ et le C₃₈. Les hydrocarbures dominants sont les alcane branchés internes (56% des composés, dont 41,27% de mono-méthyl-alcane et 14.73% de di-méthyl-alcane), suivis par des alcane linéaires 23,5%, les alcènes 17,6% et les alcadiènes 2,9%.

Le profil des colonies de *W. auropunctata* au Gabon apparaît donc qualitativement similaire entre Libreville et Baboni et quantitativement différent de celui de la Nouvelle Calédonie et du Brésil. Le profil des colonies natives ne possède pas de di-méthyl-alcane de même qu'en Nouvelle Calédonie.

Table II-2. Analyse chimique comparative des hydrocarbures cuticulaires des ouvrières de *W. auropunctata* collectées des localités du Gabon, de la Nouvelle Calédonie et du Brésil.

Pics	Composés	New Caledonia	Brazil Santa Luzia	Gabon Libreville	Gabon Baboni
1	Nonadecane	t	+		
2	Eicosane		t		
3	Heneicosene	t	t		
4	Heneicosane	t	+		
5	Docosane	t	t		
6	Tricosadiene	t	+		
7	Tricosene	t	+	t	t
8	Tricosane	+	+++	+	+
9	3-Methyltricosane		+		
10	9-,+11-Methyltricosane			t	t
11	Tetracosadiene		t		
12	Tetracosene		t		

13	Tetracosane	+	t	+	t
14	3-Methyltetracosane		+	t	t
15	Pentacosadiene		+		
16	Pentacosene	t	+	+	t
17	Pentacosane	++++	+	++++	++
18	9-,+11-,+13- Methylpentacosane	t	t	+	+
19	5-Methylpentacosane			t	t
20	3-Methylpentacosane	+	t	t	t
21	Hexacosadiene		t		
22	Hexacosane	+	t	+	t
23	10,x-Dimethylhexacosane			t	t
24	Heptacosadiene		t	t	+
25	Heptacosene	+	++	+	+
26	Heptacosane	++++	++++	+++	++
27	9-,+11-,+13- Methylheptacosane	+		++	++
28	3-Methylheptacosane	+	+		
29	9,17- Dimethylheptacosane			t	+
30	5,9-Dimethylheptacosane			+	+
31	Octacosane	+	t	+	+
32	4-Methyloctacosane		t		
33	10-,+12- Methyloctacosane			t	+
34	Nonacosene		t	+	+
35	Nonacosane	++++	+	+++	++
36	15-Methylnonacosane	+	+++		
37	11-,+13- Methylnonacosane	+	+++	++	++
38	9-Methylnonacosane			++	++
39	7-Methylnonacosane	t	t		
40	5-Methylnonacosane	+	t		
41	3-Methylnonacosane	+	t		
42	9,17- Dimethylnonacosane			+	++
43	Triacotane		+		
44	12-Methyltriacontane			t	t
45	Huntriacontene			t	+
46	Huntriacontane	t	t	t	t
47	9-,+11-,+13,+15- Methylhuntriacontane	+	+	+	t
48	9,17- Dimethylhuntriacontane			+	+
49	9,19-,+11,19- Dimethylhuntriacontane		t		

50	10-,+12-,+14- Methyldotriacontane	++	++
51	Tritriacontene	+	++
52	9-,+11- Methyltritriacontane	t	t
53	9,17-,+9,23- Dimethyltritriacontane	+	+
54	13-,+15-,+17- Methylpentatriacontane	+	+
55	9,17- Dimethylpentatriacontane	+	+

La Figure II-4 montre que parmi les colonies de *W. auropunctata* issues de différents sites, il existe quelques différences concernant la quantité de chaque catégorie des hydrocarbures.

Ainsi, la quantité moyenne des *n*-alcane est plus élevée dans les colonies de *W. auropunctata* issues de Libreville (51,08%) et Okolassi (49,81%) que dans les colonies issues de Baboni (29,66%), Campement7 (33,93%), Campement3 (38,71%), Ekouk (32,97%) et Ntoun (38,17%) (Mann-Whitney U test: $Z=-3,55$, $p<10^{-3}$). Par ailleurs, les profils de *W. auropunctata* issue de Libreville et Okolassi contiennent une quantité moindre d'alcane branchés (respectivement 37,71% et 35,67% de mono- or di-méthyl-alcane) par rapport aux profils de *W. auropunctata* issues de Baboni (54,58%), Campement3 (51,50%), Campement7 (45,75%), Ekouk (45,08%) et Ntoun (45,58%) (Mann-Whitney U test: $Z=3,43$, $p<10^{-3}$). Le pourcentage des alcène ne varie pas d'un site à un autre (11.05%-13.03%: NS) comme les composés inconnus (1.44%-2.74%; NS).

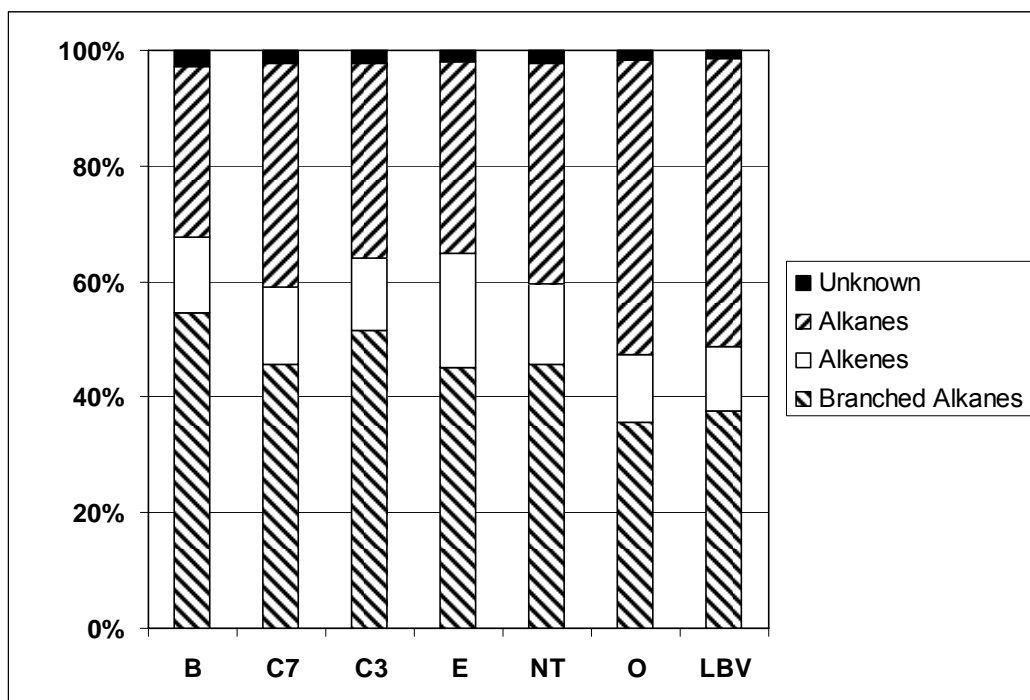


Figure II-4: Intensité cumulative relative (en pourcentage) de composés dans chaque catégorie d'hydrocarbures (Alcanes, Alcènes, Alcanes Branchés et composés inconnus des ouvrières de *W. auropunctata* issues de 7 sites différents du Gabon (Baboni (B); Campement7 (C7); Campement3 (C3); Ekouk Village (EV); Libreville (LBV); Ntoum (NT); Okolassi (O)).

La Figure II-5 montre l'analyse de la hiérarchie cluster basée sur les analyses GC (pourcentages des composés dans chaque catégorie des hydrocarbures) des extraits de *W. auropunctata* collectée dans les 7 sites. Les résultats montrent une divergence entre différentes localités, le premier nœud (13,90) sépare *W. auropunctata* issue de Libreville et Okolassi de *W. auropunctata* collectée dans les autres sites: Ekouk Village, Ntoum, Campement7, Campement3 et Baboni (test de Mann et Whitney: $Z = 3.78$, $P < 10^{-3}$).

Le second noeud (7,80) qui divise Ekouk village des autres sites (Ntoum, Campement7, Campement3 et Baboni) est situé à un niveau non significatif ($Z = 0.85$, $P = 0.39$).

L'analyse du Cluster reflète la proximité chimique entre les colonies de *W. auropunctata* issues de Libreville et Okolassi qui diffère des autres colonies issues des cinq autres sites. Cela révèle aussi qu'il existe une convergence chimique entre Ntoun et le complexe Ekouk village, Campement3, Campement7 et Baboni.

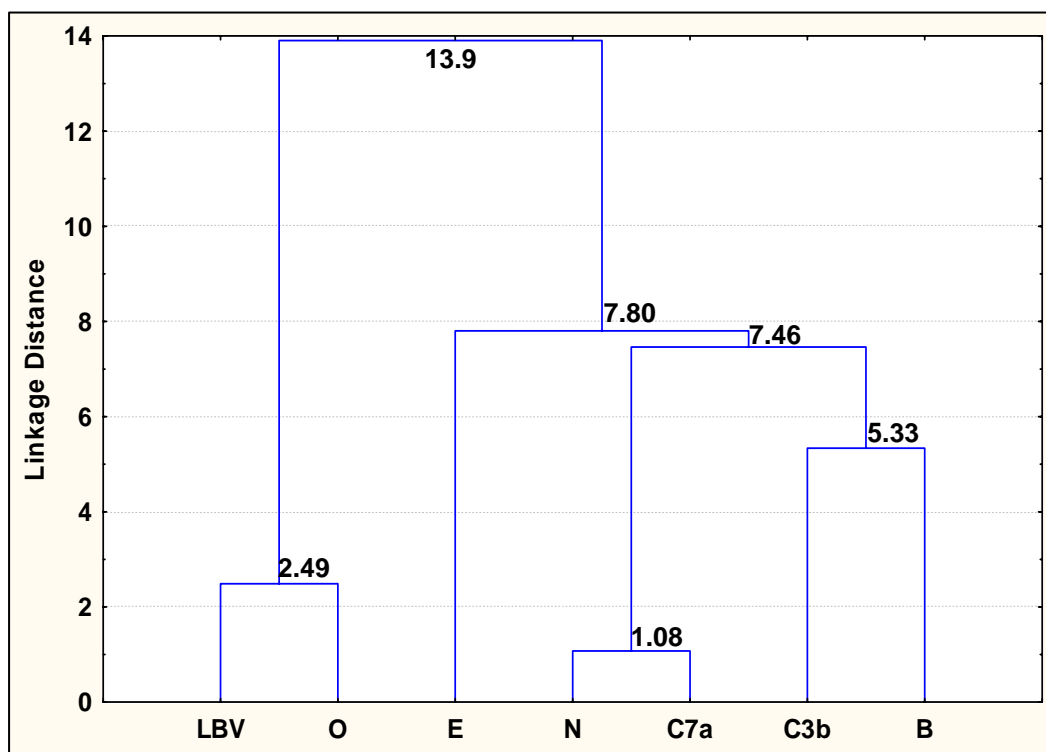


Figure II-5: Analyse cluster par hiérarchie par la méthode de Ward, distances Euclidiennes conduites sur les moyennes des proportions relatives de 27 pics issus de profils cuticulaires des ouvrières de *W. auropunctata* issues de sept sites différents au Gabon (Baboni (B); Campement7 (C7); Campement3 (C3); Ekouk Village (EV); Libreville (LBV); Ntoun (NT); Okolassi (O)).

4. Discussion

4.1. Reconnaissance comportementale entre ouvrières de *Wasmannia auropunctata*

Les résultats ont montré une absence totale d'agressivité entre les nids issus d'une même population. L'ensemble des nids situés à l'intérieur d'une même zone infestée appartiennent donc bien à la même colonie, qui s'étend ainsi sur plusieurs hectares. A l'intérieur de ces populations, les ouvrières semblent pouvoir discriminer les nestmates des non nestmates.

D'autre part, l'indice d'agressivité maximal observé lors des rencontres est du même ordre de grandeur que ceux déjà mesurés, soit chez la même espèce dans d'autres circonstances (Errard *et al.*, 2005), soit chez d'autres espèces invasives (*Formica paralugubris*; Chapuisat *et al.*, 2005). Ces résultats montrent une fois encore, près de cent ans après son introduction, le caractère unicolonial de *W. auropunctata* au Gabon, tout comme en Nouvelle Calédonie et en Israël (Le Breton *et al.*, 2004 ; Errard *et al.*, 2005 ; Vonschak *et al.*, 2009a).

Vonschak *et al.* (2009b) ont montré que l'agressivité entre des colonies fraîchement récoltées et des colonies élevées en laboratoire était très forte, alors que des colonies élevées en laboratoire n'étaient pas agressives entre elles. Dans notre étude, les ouvrières de *W. auropunctata* sont faiblement mais significativement agressives vis-à-vis des autres populations.

La manifestation de cette agressivité, associée à l'augmentation des Contacts Antennaires lors des rencontres entre populations, laisse supposer la capacité des ouvrières de *W. auropunctata* à discriminer les individus issus des autres populations.

L'analyse des résultats concernant le site d'Ekouk semble confirmer que, bien qu'espacés de seulement quelques kilomètres, les différents sites étudiés correspondraient à des populations complètement indépendantes.

On pourrait peut-être qualifier les supercolonies de *W. auropunctata* au Gabon au sens de celles observées chez *L. humile* en Argentine sa zone d'origine où la superficie de distribution est comprise entre (25m-500m) (Pedersen *et al.*, 2006). Cette superficie est concordante à celle que nous avons observée sur le terrain au Gabon par exemple à la « forêt de l'aéroport » et la « coumbiane » à la Lopé et « Baboni » à Ekouk où la superficie varie entre 150 m à 600m. Ainsi on est donc en face de supercolonie de *L. humile* en zone d'origine et non en zone d'introduction en Europe où effectivement la superficie peut atteindre 600 km (Giraud *et al.*, 2002). Ceci contraste avec l'idée soutenue par Wetterer *et al.* (1999), Walker (2006) et Foucaud (2007) qui estiment la distribution à 600 km et la compare à celle de *L. humile* en zone d'introduction et qualifient cette distribution de front d'invasion.

4.2. analyse de la signature chimique des populations de *Wasmannia auropunctata*

Les résultats ont montré que le profil des colonies de *W. auropunctata*, issues de sept différents sites au Gabon, apparaît qualitativement similaire mais est marqué par des différences quantitatives des hydrocarbures cuticulaires, en particulier les *n*-alcanes. Cela confirme le rôle joué par les *n*-alcanes dans la reconnaissance chez les fourmis (Wagner *et al.*, 2000). Les résultats ont montré aussi que les profils des colonies de *W. auropunctata* issues du Gabon diffèrent significativement de ceux de la Nouvelle Calédonie et du Brésil. Les Hydrocarbures branchés sont totalement absents des profils de Nouvelle-Calédonie (Errard *et al.*, 2005) et seules

quelques traces de diméthyl-alcanes apparaissent dans les profils des colonies natives. Nous suggérons que le signal des diméthyl-alcanes joue un rôle déterminant dans la reconnaissance coloniale au Gabon, comme cela a été démontré chez une espèce *Pachycondyla villosa* (Lucas *et al.*, 2005). Les diméthyl-alcanes sont des composés spécifiques de l'espèce et peuvent être spécifiques à la colonie (Martin *et al.*, 2008 ; Martin et Drijfhout, 2009). Ils peuvent donc jouer dans la discrimination des colonies. Martin *et al.* (2008) ont ainsi montré chez *Formica fusca* que la variation de position des isomères C₂₅-diméthyl-alcane était suffisante pour produire un profil unique à la colonie. Les diméthyl-alcanes interviennent aussi dans la reconnaissance de la reine chez *Polyergus breviceps*, *F. fusca* et *Camponotus herculeanus* (Johnson *et al.*, 2001; Martin *et al.* 2008; Guerrieri *et al.*, 2009; Martin et Drijfhout 2009).

Les écosystèmes entre ces trois pays sont différents en terme de nourriture et de compétiteurs, cela suggère aussi que les facteurs environnementaux incluant la nourriture ont affectés les hydrocarbures cuticulaires tant quantitativement que qualitativement (Heinze *et al.*, 1996; Vander Meer et Morel, 1998; Liang et Silvermann, 2000; Wagner *et al.*, 2000; Richard *et al.*, 2004; Dalecky *et al.*, 2007; Sorvari *et al.*, 2008; Vonshak *et al.*, 2009a).

Les résultats ont montré une relation positive entre la similarité des hydrocarbures cuticulaires et le degré d'agressivité entre colonies, confirmant ainsi un début de discrimination chez *W. auropunctata* au Gabon. Cette relation entre les deux phénomènes n'a pas été confirmée chez *Linepithema humile* (Suarez *et al.* 2002).

Sur le site d'Ekouk, les résultats comportementaux et l'analyse chimique confirment bien que l'arrivée des populations de *W. auropunctata* sur Ekouk village n'est pas due à Baboni, Campement 3 et Campement 7, mais plutôt en provenance de Ntoum. Selon les témoignages des villageois l'invasion du village se serait produite récemment avec l'arrivée des denrées alimentaires venant de Ntoum. Ceci renforce l'argument selon lequel le commerce local

et le transport des vivres par la route contribuent à la dissémination de *W. auropunctata* le long des axes routiers.

Quoi qu'il en soit, la concordance entre nos résultats comportementaux et nos analyses chimiques sont confortés par des analyses génétiques, qui montrent l'apparition au sein des populations clonales gabonaises d'évènements de reproduction sexuée, typique des populations natives (Foucaud *et al.*, 2010 ; Estoup comm. Pers.).

La présence si importante de ces diméthyl-alcanes serait peut-être liée à l'ancienneté de l'invasion, à la distribution en patch des différentes populations, isolées les unes des autres, ainsi qu'à des facteurs environnementaux.

Chapitre 3

Etude écologique et éthologique des interactions de *Wasmannia auropunctata* avec *Tetraponera aethiops* et son arbre hôte *Barteria fistulosa*

1. Introduction

Dans les forêts néo-tropicales dont elle est issue, *Wasmannia auropunctata* cohabite avec les autres communautés de fourmis sans dominance apparente (Wetterer et Porter, 2003). D'autres rapportent dans les zones perturbées et les zones agricoles du Brésil et de la Nouvelle Calédonie que cette espèce est considérée parmi d'autres comme une peste agricole car sa présence augmente les populations d'Homoptères (Delabie *et al.*, 1994 ; Fabres et Brown, 2007) et sa piqûre douloureuse est redoutée parmi les fermiers (Delabie *et al.*, 1994 ; Fabres et Brown, 2007). Dans les écosystèmes hors de son berceau d'origine où elle a été introduite, elle a un impact négatif sur les espèces de fourmis natives et le confort humain (Clark *et al.*, 1982 ; Wetterer et Porter, 2003). En effet, son impact sur la diversité des fourmis locales essentiellement terricoles a été documenté au Gabon par Walker (2006) et Mikissa *et al.* (2008), mais aussi dans les îles de Galápagos par Clark *et al.* (1982), ou en Nouvelle Calédonie par Jourdan (1997) Le Breton (2003) et Le Breton *et al.* (2003) et plus récemment en Israël par Vonshak *et al.* (2009b). En revanche l'impact des invasions de *W. auropunctata* sur les fourmis arboricoles est moins documenté, le seul cas documenté a été par Le Breton *et al.* (2005) en Nouvelle Calédonie. Les résultats de cette étude ont montré que *W. auropunctata* est opportuniste dans les sites de nidification car elle était trouvée sur deux espèces d'arbres *Meryta coriacea* (Araliaceae) et *Basselinia pancheri* (Palmaceae). Mais il n'y a pas eu jusqu'à maintenant une documentation sur l'impact de cette fourmi sur les fourmis en association stricte ou obligatoire avec la plante hôte comme c'est le cas ici entre *B. Fistulosa* et *T. aethiops*. Cette fourmi est capable de s'imposer sur les *Barteria* même en présence d'autres fourmis dominantes telles que *Crematogaster striatula*, *Tetramorium aculeatum* et *Oecophylla longinoda*

(Dejean *et al.* 2008a). Ceci laisserait supposer une certaine résistance face aux espèces invasives.

Ainsi que se passe-t-il lorsque *W. auropunctata* arrive sur le territoire de *T. aethiops* ? Les deux fourmis peuvent-elles cohabiter (sur le tronc ou domatie) ou s'exclure mutuellement sur les *B. fistulosa* ? Si oui, quels sont les mécanismes mis en jeu par chaque espèce de fourmis en présence, pour (i) soit éliminer l'adversaire (ii) soit pour se maintenir sur *B. fistulosa* ? De même l'impact de cette fourmi sur la végétation ne l'a été qu'indirectement au travers des homoptères qu'elle transporte et qui attaquent les cultures (Delabie *et al.*, 1994), peu d'études ou presque pas ne documentent pas son impact direct sur la végétation en particulier sur *B. fistulosa*. Ainsi, quel impact la présence de *W. auropunctata* aurait sur le développement de *B. fistulosa* ?

L'objectif de ce chapitre est d'une part d'évaluer l'impact écologique et de *W. auropunctata* sur l'association de *T. aethiops* et de sa plante hôte, l'éviction des fourmis et le devenir de la plante sans leur protection. La mise en évidence d'une étude d'impact impose aussi une approche comportementale des interactions entre les acteurs majeurs en compétition *W. auropunctata* et *T. aethiops*. Ce dernier aspect est crucial pour comprendre l'impact des espèces invasives et supposent beaucoup d'études au laboratoire. Malheureusement, s'il est aisé d'élever les *Wasmannia* au laboratoire ce n'est pas le cas des *Tetraponera* qui ne peuvent survivre sans leur plante. *Barteria fistulosa* est une plante fragile qui ne se laisse guère manipuler en élevage. C'est pourquoi ce chapitre se propose d'établir la réalité de l'impact par une étude expérimentale et de commencer l'étude comportementale par des observations en nature et les premiers essais de cohabitation expérimentale entre *W. auropunctata* et *T. aethiops* au laboratoire.

2. Interactions Ecologiques

2.1. Procédures

2.1.1. Localités et zones d'études.

L'étude a été menée au mois de Mai 2006 puis entre Mars et Août 2007 dans deux localités distinctes distantes de plusieurs centaines de kilomètres, anciennement perturbées et en voie de régénération, les *Barteria* y sont abondants en lisière:

- les forêts secondaires d'Ekouk (0°09'S 10°32'E) : ce sont d'anciennes zones d'exploitation forestière, replantées en Hévéas et bambous puis abandonnées, ainsi qu'une zone de reboisement d'Okoumé. La présence de *W. auropunctata* dans la localité a été signalée depuis 1970 et dans les plantations d'Hévéas depuis 1990. Une zone de reboisement d'okoumé a été sélectionnée en raison de l'absence constatée de *Wasmannia* et constitue une zone d'échantillonnage témoin.
- les forêts secondaires du Parc National de la Lopé (0°20'S 11°60'E). Elles ont fait l'objet d'une exploitation forestière avant d'être abandonnées en 1975 avant la création du Parc National en 2002. Elles forment actuellement une forêt jeune-âgée appelée « forêt de l'aéroport » qui est caractérisée par une forte densité de *W. auropunctata*, présente depuis au moins 1965 (Wetterer *et al.* 1999). La partie ouest de ce massif forestier est cependant préservée puisqu'aucune colonie de *W. auropunctata* n'y a été observée. Cette portion constitue là aussi une zone témoin.

L'étude est donc basée sur deux localités indépendantes comprenant chacune des *Barteria* et deux zones où les *Wasmannia* sont présentes

(*Wa+*) et absentes (*Wa-*)

2.1.2. Occupation des troncs de *Barteria fistulosa* par les fourmis et présence de lianes à la Lopé (échantillonnage Tableau III-1).

Cette étude préliminaire a porté sur 307 *B. fistulosa*, situés dans la zone (*Wa+*) où *W. auropunctata* est présente et sur 233 *B. fistulosa* en zone (*Wa-*) où elle est absente. Chaque arbre de *B. fistulosa* échantillonné, a été mesuré et classé sur une échelle de taille (< 1m, 1-5m, > 5m). La présence sur le tronc de *W. auropunctata* a été observée directement. La présence de *T. aethiops* a été constatée après avoir frappé le tronc de l'arbre. L'état sanitaire des plantes a été également évalué en notant la présence ou non de lianes sur le tronc et les branches. L'analyse statistique a été conduite en étudiant la distribution des deux espèces de fourmis sur les *B. fistulosa* par un test exact de Fisher et l'état sanitaire de cet arbre a été analysé par un test X^2 corrigé de Yates au moyen de Statistica® 6.0.

Tableau III-1 : Nombre d'échantillons de *B. fistulosa* en zone (*Wa+*) et en zone (*Wa-*) au Parc National de la Lopé.

Hauteur de l'arbre	Zone (<i>Wa+</i>)	Zone (<i>Wa-</i>)
<i>Barteria</i> <1m	19	12
1< <i>Barteria</i> <5m	101	152
<i>Barteria</i> >5m	187	69
Total	307	233

2.1.3. Occupation des domaties de *Barteria fistulosa* par les fourmis à Ekouk et Lopé (échantillonnage Tableau III-2).

Lors d'une seconde étude, un échantillonnage de 38 arbres de *B. fistulosa* d'une hauteur comprise entre 2 et 4 m en zone (Wa+) et (Wa-) a été effectué dans les deux localités afin de vérifier la capacité d'occupation de *W. auropunctata* dans les domaties. Toutes les branches de chaque arbre ont été ouvertes avec un sécateur depuis la base jusqu'à l'apex, toutes les domaties présentes ont donc pu être échantillonnées. Deux types de domaties ont été distinguées: (i) les domaties préalablement ouvertes par *T. aethiops* et qui contiennent soit des reines, ouvrières et couvain de *T. aethiops* soit des reines, ouvrières et couvain de *W. auropunctata*, (ii) les domaties closes encore intactes, celles-ci sont générées par la plante et ne contiennent pas de fourmis. Nous avons vérifié si elles pouvaient être colonisées par chacune des espèces de fourmis.

L'occupation des domaties a été analysée à l'aide de tests de permutation (StatXact® 7.0 software) pour comparer les moyennes de 2 groupes indépendants (dans chaque localité, Ekouk ou Lopé).

Tableau III-2: Nombre d'échantillons de domaties issues des arbres de *B. fistulosa* en zone (Wa+) et en zone (Wa-) au niveau de deux localités, Ekouk et Lopé au Gabon.

Localités	Zone (Wa+)		Zone (Wa-)		Total	
	Arbres	Domaties	Arbres	Domaties	Arbres	Domaties
Ekouk	7	111	6	73	13	184
Lopé	11	118	14	308	25	426
Total	18	229	20	381	38	610

2.2. Résultats

2.2.1. Occupation des troncs de *Barteria fistulosa* par les fourmis et présence des lianes à la Lopé

Dans la zone où *W. auropunctata* est absente (*Wa-*) nous avons remarqué qu'il est impossible d'approcher le pied du *Barteria* sans noter la présence d'ouvrières de *Tetraoponera aethiops* au sol et sur l'arbre. Ce n'est jamais le cas dans la zone où *W. auropunctata* est présente (*Wa+*). Ceci constitue un premier résultat attestant de l'impact de cette fourmi invasive sur le comportement habituel des *T. aethiops* dont la protection de la plante hôte s'étend jusqu'à un rayon de deux à trois mètres autour de l'arbre.

Les résultats de la Figure (III-1a et III-1b), au niveau de la taille de chaque arbre, confirment cette observation.

- pour les arbres <1m en zone (*Wa-*) les *T. aethiops* sont peu présentes (17%) ceci est dû à l'absence de domaties sur la plante hôte. En zone (*Wa+*) *T. aethiops* est totalement absente mais les ouvrières de *W. auropunctata* patrouillent sur les 100% des plants.
- pour les arbres de 1 à 5m : en zone (*Wa-*) sur 152 arbres, *T. aethiops* est présente sur 58% et sur 101 arbres en zone (*Wa+*) elle ne représente plus que 2% lorsqu'elle est seule et 1% en coexistence et *W. auropunctata* occupe les 97% restants. *T. aethiops* est donc exclue de sa plante hôte ($\alpha = -0.81$, test exact Fisher, $p=0.0006$)
- pour les arbres >5m : en zone (*Wa-*) sur 69 arbres, *T. aethiops* est présente sur 90% et sur 187 arbres échantillonnés en zone (*Wa+*) *T. aethiops* est présente sur 6% seule et sur 4% les deux coexistent enfin les 90% restants sont occupés par *W. auropunctata*. La même exclusion est donc observée ($\alpha = -0.78$, test exact Fisher, $p<0.0001$)

mais un petit nombre de colonies de *T. aethiops* restent cantonnées dans la partie supérieure des arbres les plus hauts.

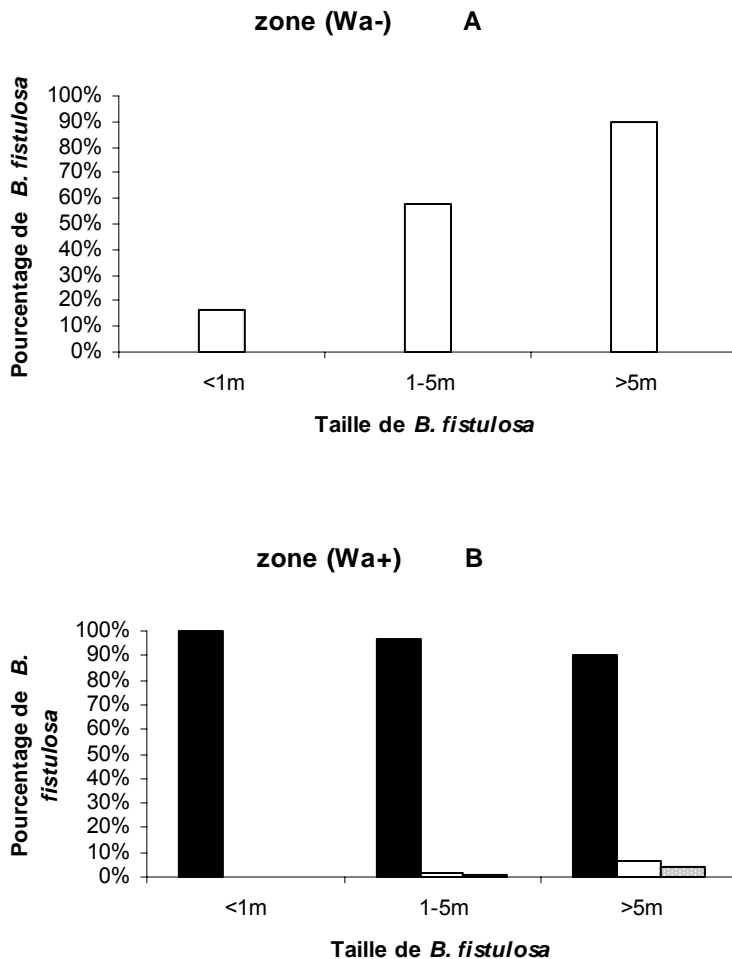
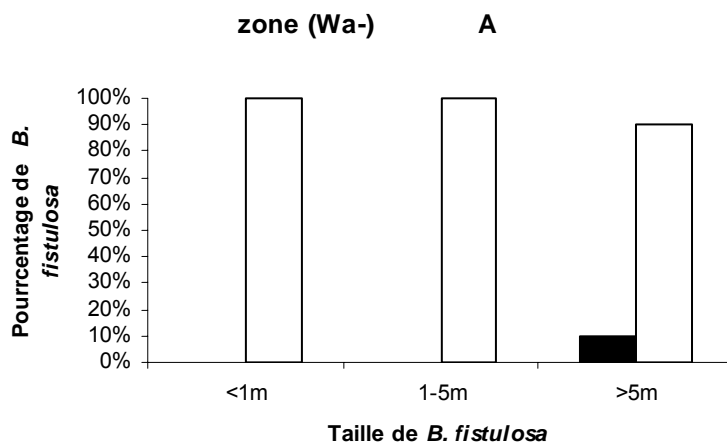


Figure III-1 : Présence de *W. auropunctata* et *T. aethiops* sur les arbres de *B. fistulosa* ayant des hauteurs inférieure à 1m, comprise entre 1m et 5 m et supérieure à 5m en zone (Wa-) (A) et en zone (Wa+) (B) à la Lopé. [en zone (Wa-) <1m N= 12 ; 1-5m N= 152 ; >5m N= 69 et en zone (Wa+) <1m N= 19 ; 1-5m N= 101 ; >5m N= 187]. En (□) *T. aethiops*; en (■) *W. auropunctata* et en (▨) coexistence des fourmis.

Le déplacement de *T. aethiops* est suivi généralement de l'envahissement de l'arbre hôte par les lianes. La Figure (III-2a et III-2b :

- pour les arbres <1m en zone (Wa-) 100% sont dégagés des lianes alors qu'en zone (Wa+) la totalité des arbres sont complètement envahis.
- Pour les arbres de 1 à 5m : en zone (Wa-) aucun arbre n'est envahi alors qu'en zone (Wa+) 77% des arbres échantillonnés sont envahis par les lianes.
- Pour les arbres >5m : en zone (Wa-) 10% sont envahis par les lianes contre 63% en zone (Wa+).



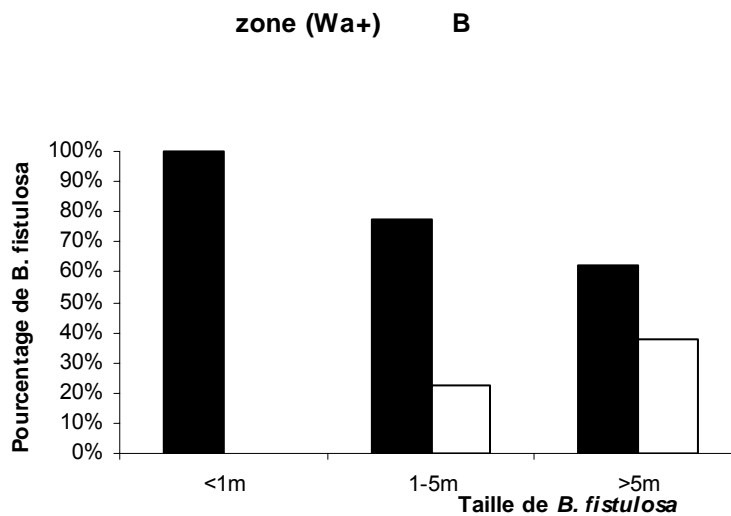


Figure III-2 : Etat sanitaire de *B. fistulosa* en fonction de leur taille en zone (Wa-) (A) et en zone (Wa+) (B) à la Lopé. [en zone (Wa-) <1m N= 12 ; 1-5m N= 152 ; >5m N= 69 et en zone (Wa+) <1m N= 19 ; 1-5m N= 101 ; >5m N= 187]. En (■) *B. fistulosa* envahi par les lianes et en (□) *B. fistulosa* non envahi par les lianes.

Le taux d'occupation de *B. fistulosa* par *T. aethiops* en zone (Wa+) est significativement inférieur à celui observé en zone (Wa-) (Test X^2 Corrigé de Yates, $p < 0,0001$) ainsi que le pourcentage d'arbres envahis par les lianes est significativement supérieur en zone (Wa+) qu'en zone (Wa-) (Test X^2 Corrigé de Yates, $p < 0,0001$) (Figure III-3a et III-3b). Ainsi, la présence des lianes est corrélée négativement avec celle de *T. aethiops* sur l'arbre hôte ($r = -0,85$, Test X^2 Corrigé de Yates, $p < 0,0001$). La Figure III-4 montre un plant de *B. fistulosa* envahi par les lianes en zone (Wa+). Ainsi, en absence de *T. aethiops* la plante se porte mal.

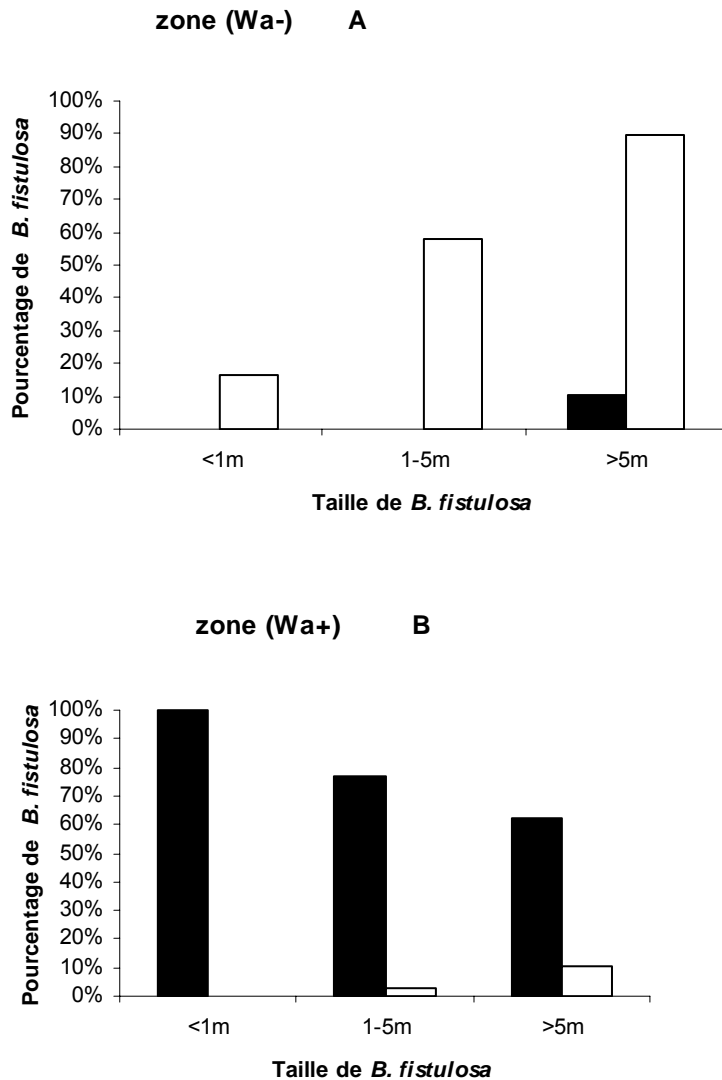


Figure III-3 : Occupation de *B. fistulosa* par la fourmi *T. aethiops* et les lianes en fonction de la taille en zone (Wa-) (A) et en zone (Wa+) (B) à la Lopé. [en zone (Wa-) <1m N= 12 ; 1-5m N= 152 ; >5m N= 69 et en zone (Wa+) <1m N= 19 ; 1-5m N= 101 ; >5m N= 187]. En (■) *B. fistulosa* envahi par les lianes et en (□) présence de *T. aethiops*.



Figure III-4 : Occupation de *B. fistulosa* par les lianes dans la zone (Wa+) à la Lopé.

2.2.2. Occupation des domaties de *Barteria fistulosa* par les fourmis à Ekouk et à la Lopé

Nous avons constaté la présence d'ouvrières, de reines et de couvain de *W. auropunctata* (Figure II-5) et la présence des dépouilles de *T. aethiops* (Figure II-6) lors de l'ouverture des domaties ce qui atteste de leur capacité à s'installer durablement et se reproduire dans ces structures et à provoquer la mort de la fourmi résidente.

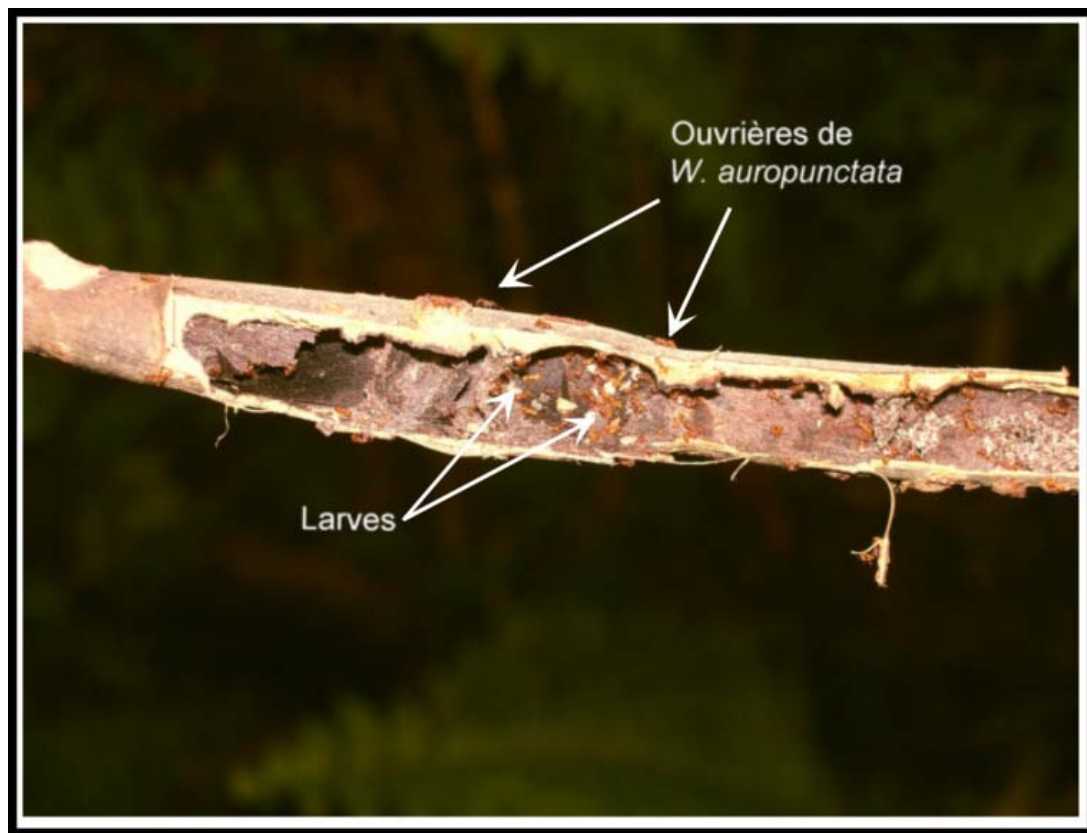


Figure III-5. Occupation de la domatie de *Barteria fistulosa* par *W. auropunctata* au Gabon. Photo Jean Bruno MIKISSA.

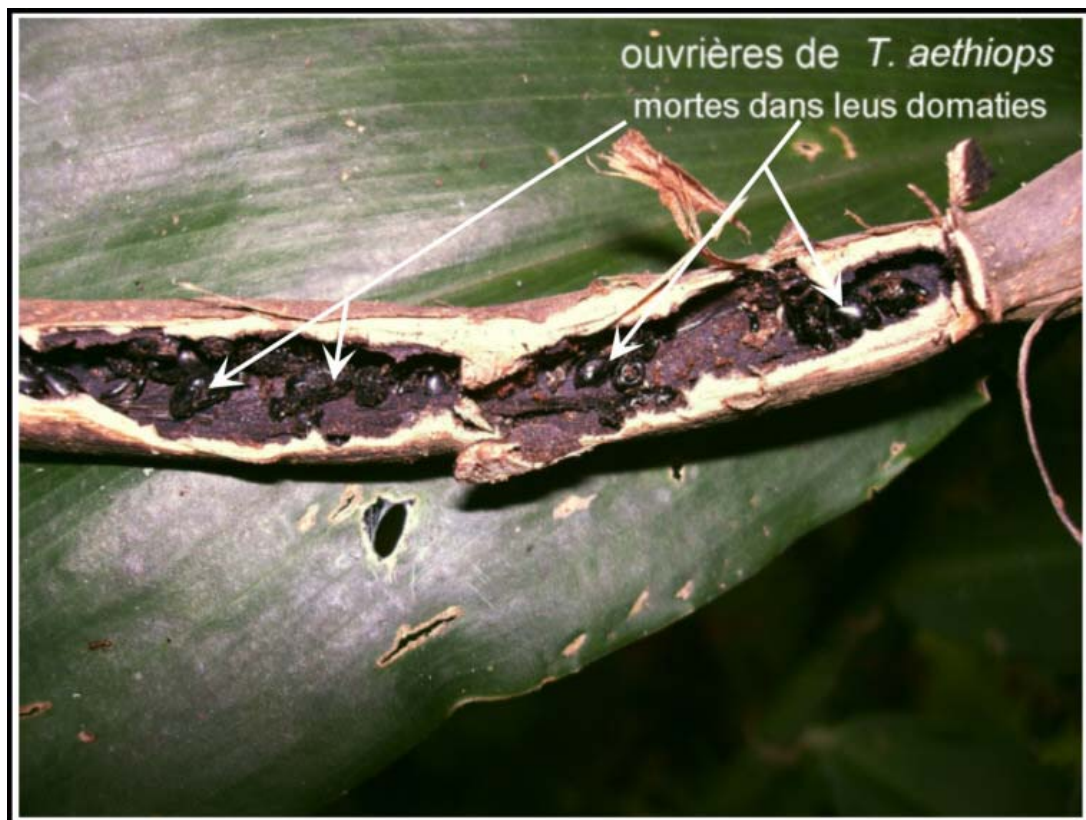


Figure III-6. Dépouilles de *T. aethiops* et présence de *W. auropunctata* à l'intérieur de la domatie de *Barteria fistulosa* au Gabon. Photo Jean Bruno MIKISSA.

La Figure III-7 montre le taux d'occupation des domaties de *B. fistulosa* par les fourmis à Ekouk et à la Lopé dans la zone (Wa+) et en zone (Wa-).

- A Ekouk : *T. aethiops* a occupé en moyenne significativement moins de 1% des 111 domaties issues de 7 arbres en zone (Wa+) contre 99% des 73 domaties échantillonnées sur 6 arbres en zone (Wa-) (Test de permutation, $p < 0,001$) et 1% de ces domaties est encore intact. Cependant, dans la zone (Wa+), 81% de ces domaties étaient occupées par *W. auropunctata* et 18% étaient inoccupées.

- A la Lopé : *T. aethiops* a occupé significativement moins de 20% des 118 domaties échantillonnées sur 11 arbres dans la zone (Wa+) contre 100% des 308 domaties sur 14 arbres en zone (Wa-) (Test de permutation, $p < 0,0001$). Tandis que dans la zone (Wa+), *W. auropunctata* a occupé 50% de ces domaties et 30% de celles-ci sont restées inoccupées.

L'exclusion de *T. aethiops* par *W. auropunctata* paraît avérée jusqu'au cœur des sites de nidification de *T. aethiops*. Seules les domaties intactes sont préservées de l'invasion, il est à noter que dans la zone (Wa+) où la présence des *T. aethiops* est restreinte le nombre de domaties intactes est plus important qu'en zone (Wa-) où *T. aethiops* tend à exploiter chaque nouvelle domatie générée par les *B. fistulosa*.

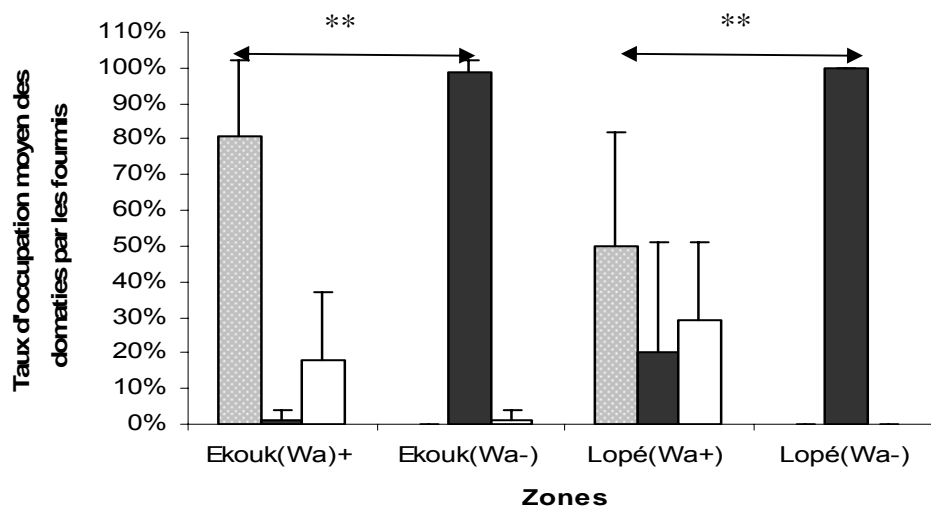


Figure III-7: Taux d'occupation des domaties par les fourmis en zone (W+) et en zone (W-) à Ekouk et à la Lopé. *W. auropunctata* est représentée par les bars rayés (▨), *T. aethiops* en bars noirs (■) et les domaties intactes par les bars clairs (□)

2.3. Conclusion et Discussion

Toutes les études sur *W. auropunctata* dans les zones d'introduction ont montré que la fourmi invasive exclue 99% la myrmécofaune terricole de son habitat (Clark *et al.* 1982 ; Jourdan 1997 ; Le Breton, 2003 ; Le Breton *et al.* 2003 ; Wetterer and Porter 2003 ; Walker 2006).

Nos résultats ont montré que *W. auropunctata* est non seulement capable de coloniser le sol mais aussi de coloniser les *Barteria* ainsi que ses domaties, excluant par la même sa fourmi associée. Ces résultats confirment ceux de Clark *et al.* (1982) où il était mentionné que *W. auropunctata* niche normalement au sol mais est capable de nicher facilement sur les arbres. Nos résultats sont plus précis puisqu'il s'agit ici d'une véritable colonisation dans la mesure où nous avons constaté la présence d'ouvrières, de reines et de couvain de *W. auropunctata* lors de l'ouverture des domaties ce qui atteste de leur capacité à s'installer durablement et se reproduire dans ces structures. Cette capacité d'installation est cependant limitée aux domaties préalablement occupées par *T. aethiops*. Nous avons pu de même observer les premières incursions des ouvrières de *W. auropunctata* dans les domaties occupées par *T. aethiops*. Il semblerait que la stratégie des *Wasmannia* s'apparente à un comportement de harcèlement rythmé par l'activité de *T. aethiops* (Mikissa obs. pers.). Le faible pourcentage d'arbres occupés par *T. aethiops* en zone (Wa+) montre que *W. auropunctata* exerce une pression d'occupation du milieu quasi permanente, aboutissant à chasser progressivement *T. aethiops* des *B. fistulosa*. *T. aethiops* est encore présente dans les arbres de grande taille. Deux hypothèses sont donc possibles : 1) les *B. fistulosa* de grande taille abriteraient de plus grosses colonies de *T. aethiops*, plus à même de résister à l'invasion ; dans ce cas, la population de *T. aethiops* présente sur les arbres > 5m est une population résiduelle qui n'a pas

encore été tuée par *W. auropunctata* ; ou 2) *W. auropunctata* colonisant en priorité le sol et les petits arbres, n'aurait pas la densité de population nécessaire pour coloniser les parties hautes de l'arbre. Pour trancher entre ces deux hypothèses, il est nécessaire de réaliser l'observation directe de la présence de *W. auropunctata* au niveau de la canopée et d'étudier plus finement sa stratégie d'exclusion (Mikissa *et al.* en prep.). Toutefois le scénario le plus probable tiré de nos résultats serait que *W. auropunctata* partant du sol, éprouve plus de difficultés à chasser les derniers îlots de résistance de *T. aethiops* dans la partie la plus élevée des arbres. Il semblerait d'ailleurs que le phénomène soit dynamique et que les domaties intactes de la partie haute de *Barteria* puissent être périodiquement recolonisées par *T. aethiops*.

Une étude récente de Dejean *et al.* (2008a) portant sur la succession des espèces de fourmis en relation avec la croissance de trois espèces d'arbres *Lophira alata*, *Anthocleista vogelii* et *B. fistulosa*, a montré que *T. aethiops* chassait *Crematogaster striatula*, *Tetramorium aculeatum* et *Oecophylla longinoda* de l'arbre hôte. La seule espèce à même de lui résister est *Crematogaster impressa*, qui est capable d'occuper sans interaction directe quelques domaties libérées par *T. aethiops*. Dans notre étude, *W. auropunctata* occupe les domaties par l'exclusion de la fourmi arboricole, de manière définitive. Ainsi, *W. auropunctata* se comporte comme un parasite du mutualisme *B. fistulosa*-*T. aethiops* au sens de Yu (2001). Un autre cas d'exclusion mutuelle a été aussi documenté entre *Petalomyrmex phylax* et *Cataulacus mckeyi* sur l'arbre *Leonardoxa africana* (Gaume et Mckey 1999). De plus *W. auropunctata* est reconnue comme perturbatrice des écosystèmes colombiens (Armbrecht et Ulloa-Chacón, 2003).

Le fait que *W. auropunctata* exclue *T. aethiops* de *B. fistulosa* et ne permette même pas à celle-ci de fonder dans les domaties restées vacantes montre que la fourmi invasive chasse progressivement *T. aethiops* de son

arbre hôte. L'attraction de *T. aethiops* envers *B. fistulosa* est déterminée par les composés volatiles produits par la plante au travers d'un processus de familiarisation (Djiéto-Lordon et Dejean 1999). Ces composés volatiles spécifiques sont capables d'exclure les potentiels parasites et de favoriser la fourmi amie. Cette interprétation ne fonctionne visiblement pas avec la fourmi invasive. L'intérêt de l'association plante-fourmi pour *B. fistulosa* réside dans la capacité de *T. aethiops* à protéger la plante de ses compétiteurs dans leur course vers la lumière, Yumoto and Maruhashi (1999) décrivent la colonisation des jeunes plants de *Barteria* par des fondatrices de *T. aethiops* dès l'apparition de la première domatie. Dans les zones étudiées, la densité de *W. auropunctata* est si forte au niveau du sol qu'elle envahit complètement les jeunes pousses de *B. fistulosa* et semble empêcher ainsi toute fondation de *T. aethiops* sur ces arbres. Elle rend du coup leur développement plus difficile, comme le montre le taux de jeunes plants envahis par la végétation. Cet effet s'exerce aussi sur les arbres plus grands en zone (Wa+), alors qu'en zone (Wa-), *T. aethiops* détruit fréquemment la végétation autour de l'arbre (Yumoto and Maruhashi, 1999) délimitant ainsi un périmètre de 2 à 3 m au pied de l'arbre (Bequaert, 1922, Janzen, 1972). Car chez cette fourmi le comportement d'élagage est obligatoire (Bequaert, 1922; Janzen, 1972 ; Hölldobler et Wilson, 1990 ; Yumoto et Maruhashi, 1999) cela lui permet de lutter contre les agressions intra et interspécifiques.

Il apparaît paradoxal que dans la zone (Wa-) 42% de *B. fistulosa* dont la taille est comprise entre 1 et 5m ne soient pas occupés par les lianes alors qu'ils ne sont pas colonisés par *T. aethiops*. Trois hypothèses peuvent être avancées : 1) les *B. fistulosa* ont grandi plus rapidement ; 2) la compétition pour la lumière entre les *B. fistulosa* et les lianes est moins forte ou 3) le nettoyage du sol par les colonies de *T. aethiops* qui occupent les autres *B. fistulosa* suffit à limiter l'envahissement de ces arbres par les lianes. Les *B. fistulosa* peuvent de même n'être encore colonisés que par des reines

fondatrices qui s'enferment dans les domaties jusqu'à l'apparition des premières ouvrières ; on ne peut alors pas repérer leur présence sans observer minutieusement l'ensemble des domaties.

3. Interactions comportementales

3.1. Protocole

Sept (7) colonies de *W auropunctata* ont été collectées dans les localités suivantes : « forêt de l'aéroport de la Lopé », Okolassi et Ekouk situées respectivement à 300 Km, 25 km et 130 km de Libreville, Gabon. Chaque colonie contenait plusieurs reines, du couvain et 300 à 400 ouvrières.

Treize (13) colonies orphelines de *T. aethiops* ont été récoltées à Okolassi. Chaque colonie contenait du couvain en moyenne (40 jeunes larves, 20 larves âgées, 20 nymphes jeunes et 10 nymphes âgées) et 30 à 60 ouvrières.

Les colonies des deux espèces de fourmis ont été élevées au Laboratoire d'Entomologie de l'ENEF, dans les nids artificiels (tubes à essais en pyrex de dimensions suivantes : $\varnothing = 1,7$ cm et L = 18 cm).

Chaque colonie de *T. aethiops* est connectée à une aire d'approvisionnement constituée d'un bac en plexiglass circulaire dont les parois ont été fluonées mesurant 8,5 cm de haut et 11,5 cm de diamètre. La nourriture, constituée du « Bee Appée » et de fruit de pommes en tranche, a été renouvelée journalièrement dans cette aire d'approvisionnement. Elles sont gardées sous les conditions standards ($26^{\circ}\text{C}\pm 2^{\circ}\text{C}$, 72% RH, 11 :13h D/L).

Chaque colonie de *W. auropunctata* est simplement disposée au centre d'une aire d'approvisionnement et reçoit de la même nourriture que les colonies de *T. aethiops* et élevée dans les mêmes conditions que précédemment.

Pour l'étude de l'interaction comportementale, sept (7) nids de *W. auropunctata* sont prélevés de leur aire d'approvisionnement et connectés sur la partie opposée de l'aire d'approvisionnement de sept colonies de *T. aethiops*. Dans ce dispositif les deux espèces sont connectées à une aire commune d'approvisionnement préalablement exploitée par *T. aethiops* pendant sept jours.

Six nids de *T. aethiops* ne sont pas connectés à ceux de *W. auropunctata* et constituent le lot témoin.

Afin d'évaluer l'effet de cette cohabitation nous avons comptabilisé journalièrement depuis le premier jour de la connection les sorties/entrées de *T. aethiops* du nid pendant 5 min à heure fixe et ceci chaque jour au niveau de chaque colonie connectée et non connectée à celle de *W. auropunctata*.

Ensuite, chaque jour l'état des nids a été également noté, en qualifiant comme suit : attaqué, abandonné/occupé et colonie tuée.

Par ailleurs, le premier jour de la phase de connection, un dispositif de deux connections des nids de *W. auropunctata* à ceux de *T. aethiops* a été pris au hasard sur les sept (7) connections et filmé pendant cinq heures de manière continue. Chaque film du dispositif est dépouillé par tranche de 5 min (60 tranches) et les items comportementaux suivants ont été quantifiés : la durée des combats (ii) les moyens utilisés (morsure, piqûre, appendice attaqué) par chaque espèce de fourmi impliquée dans le combat.

3.2. Résultats

3.2.1. Activité journalière de *Tetraponera aethiops* face à *Wasmannia auropunctata*

La Figure III-8 montre l'activité (sorties/entrées) journalière des ouvrières de *T. aethiops* à l'entrée du nid pendant sept (7) jours en présence et en absence de *W. auropunctata*. Le nombre moyen des sorties/entrées de *T. aethiops* diffère significativement entre la situation où *W. auropunctata* est présente de celle où elle est absente (Test exact de permutation, Jour 1, $p=0,006$; Jour 3, $p=0,01$; Jour 4, $p=0,007$; Jour 5, $p=0,006$; Jour 6, $p=0,009$ et Jour 7, $p=0,002$). Alors qu'il n'y a aucune différence significative entre l'activité de *T. aethiops* le deuxième jour tant en présence qu'en absence de *W. auropunctata* (Test exact de permutation, $p=0,07$). Ce résultat montre que les ouvrières de *W. auropunctata* paralysent les activités des ouvrières de *T. aethiops* les confinant progressivement dans leurs nids jusqu'à ce qu'elles ne puissent plus sortir entraînant ainsi la mort de la colonie. Ce résultat est en cohérence avec les observations faites sur le terrain. En effet, dans les zones non infestées par *W. auropunctata* Bequaert (1922) et Janzen (1972) ont documenté sur la capacité des ouvrières de *T. aethiops* à patrouiller autour de *B. fistulosa* sur un rayon de 2 à 3m ce que nous avons d'ailleurs pu observer aussi. Mais dans les zones infestées par *W. auropunctata*, les ouvrières de *T. aethiops* n'arrivent plus jusqu'à la base de l'arbre même quand elles sont en activité. Une fois de plus les ouvrières de *W. auropunctata* paralysent progressivement l'activité des ouvrières de *T. aethiops* avant d'occuper leurs sites de nidification.

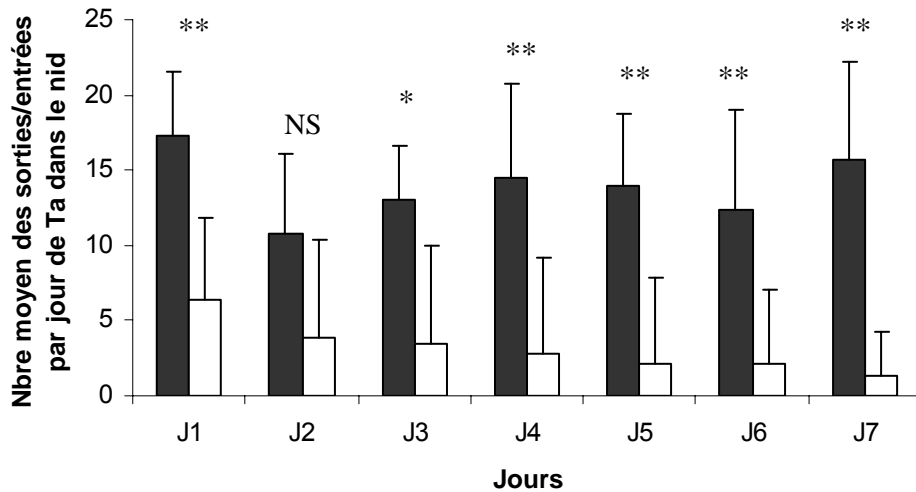


Figure III-8: Evolution de l'activité journalière de *Tetraponera aethiops* (Sorties/entrées dans le nid) penadant sept (7) jours de confrontations contre *Wasmannia auropunctata*. (■) représente *T. aethiops* seule (N= 6) et (□) représente *T. aethiops* en situation de confrontattion avec *Wasmannia auropunctata* (N= 7).

3.2.2. Stratégies comportementales utilisées par *Tetraponera aethiops* et *Wasmannia auropunctata* lors des combats.

Les résultats présentés dans cette partie sont issus du dépouillement de 5 heures de film en continue sur un dispositif de connection de *W. auropunctata* et *T. aethiops* où toutes les interactions ont pu être quantifiés. Les combats n'excèdent pas la première heure d'observation, ce qui veut dire que pendant les quatre heures suivantes les deux protagonistes se retranchent dans le nid ou s'ignorent et s'évitant mutuellement.

L'issue des combats a été évaluée selon que chaque espèce est perdante ou gagnante. Lorsque *T. aethiops* est gagnante elle monopolise les deux nids mis en connection et l'aire de fourragement. Lorsqu'elle est perdante, elle se retranche dans son propre nid et les ouvrières sortent difficilement. Toutes les ouvrières de *W. auropunctata* tuées par les ouvrières de *T. aethiops* sont réduites en pièces rendant quelque fois l'observation des dépouillent de *W. auropunctata* très difficile. Lorsque *W. auropunctata* est gagnante elle ne monopolise que son nid et l'aire de fourragement mais jamais le nid de *T. aethiops*. Toutes les ouvrières de *T. aethiops* tuées dans l'aire commune sont transportées entières de manière coopérative dans le nid de *W. auropunctata*. Nous avons noté toute fois que lorsque les ouvrières de *T. aethiops* sont gagnantes, elles pénètrent dans le nid de *W. auropunctata* et attaquent indistinctement les ouvrières présentes et les reines qu'elles découpent en plusieurs tronçons. La stratégie de défense et d'agression de *T. aethiops* en présence de *W. auropunctata* se réduit à une mise en pièce de *W. auropunctata*. Le même sort est réservé au couvain qui n'est jamais transporté au sein du nid de *T. aethiops*.

La Figure III-9a montre le nombre moyen des morsures infligées par *T. aethiops* à *W. auropunctata* pendant une période moyenne de 5 min. Ce nombre moyen ne diffère pas significativement de la situation où *T. aethiops* remporte la confrontation de celle où elle est perdante (Kolmogorov-Smirnov test: $p > 0.1$). Ceci traduit la capacité de *T. aethiops* à résister face à *W. auropunctata*, mais surtout le fait qu'elle n'utilise que les morsures face à ce compétiteur et non la piqûre comme elle a coutume de le faire face à d'autres compétiteurs.

L'absence de piqûre peut être imputée à la petite taille des ouvrières de *W. auropunctata*.

La Figure III-9b traduit le nombre moyen des morsures et/ou piqûres infligées à *T. aethiops* par les ouvrières de *W. auropunctata* lors des combats. Dans ce cas les résultats varient significativement selon que

W. auropunctata a pris le dessus ou non (Kolmogorov-Smirnov test: $p < 0.005$). Ceci montre que *W. auropunctata* est capable de reculer face à *T. aethiops*.

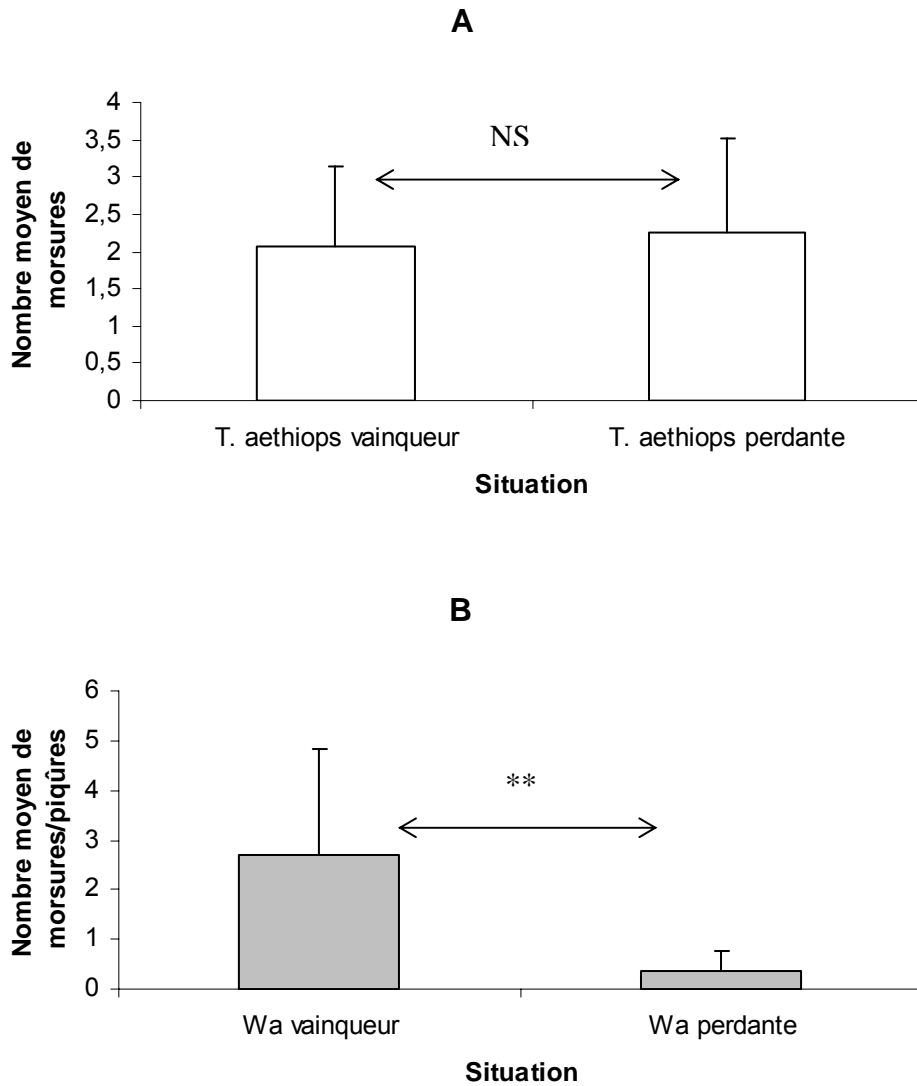


Figure III-9: Nombre moyen des morsures et/ou piqûres infligé à l'adversaire pendant une période de 5 min chez *T. aethiops* (A) et chez *W. auropunctata* (B) pendant les sessions de combats en situation de vainqueur et de perdant. (Wa: *W. auropunctata*)

La Figure III-10 montre le nombre moyen des morsures et/ou piqûres infligées aux appendices de *T. aethiops*. Ainsi, *W. auropunctata* n'attaque jamais les antennes de *T. aethiops* mais plutôt les pattes et l'extrémité de son abdomen. Ceci tendrait à montrer que les ouvrières de *W. auropunctata* évitent soigneusement les mandibules de *T. aethiops* et concentrent leurs attaques sur les pattes et l'extrémité de l'abdomen (Kolmogorov-Smirnov test: $p > 0.1$)

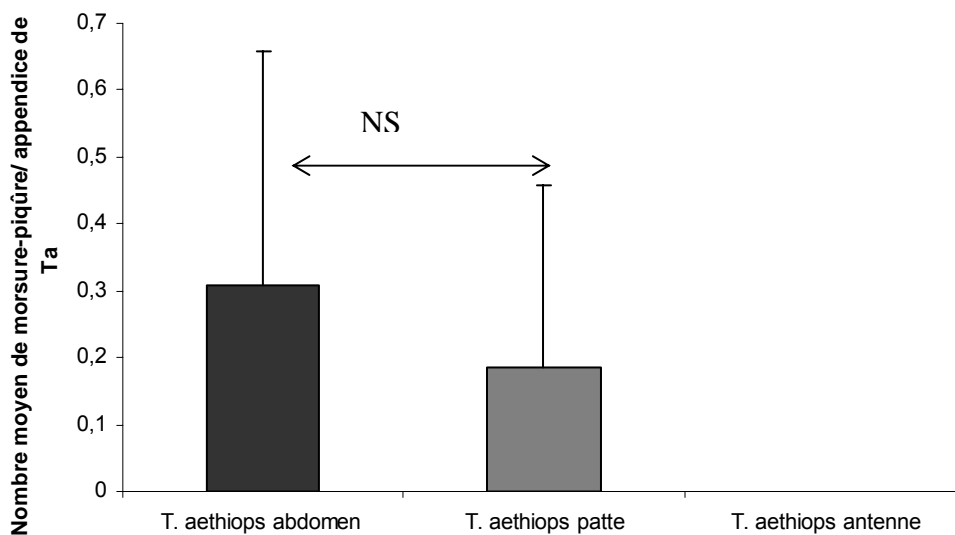


Figure III-10: Nombre moyen de morsures et/ou de piqûres de *Wasmannia auropunctata* en fonction de l'appendice de *Tetraponera aethiops* attaqué pendant les sessions de combat.

Cinétique des épisodes d'incursion de chaque espèce dans le nid adverse pendant 7 jours d'observation

Le Tableau III-3 présente les épisodes d'incursion de chaque fourmi dans le nid adverse. Il montre que *T. aethiops* a attaqué et occupé trois nids

de *W. auropunctata* sur sept après 24 heures de mises en confrontation. C'est dans ces trois connections que les colonies de *T. aethiops* ont survécu pendant sept jours à la fois dans leurs nids et dans ceux de *W. auropunctata*. Ceci confirme la résistance de *T. aethiops* qui pour être effective doit aboutir à l'éradication totale des ouvrières de *W. auropunctata* dès les premières 24 heures de mise en confrontation. Ce phénomène est indépendant des effectifs de départ (de 30 à 60 ouvrières *T. aethiops* confrontées à 300 à 400 ouvrières de *W. auropunctata*).

A l'inverse, *W. auropunctata* n'a attaqué aucun nid de *T. aethiops* le premier jour, c'est à partir du cinquième jour que les ouvrières de *W. auropunctata* commencent à pénétrer le nid de *T. aethiops* suite à la mort des ouvrières de *T. aethiops* rendant ainsi la confrontation inégale. Un délai est donc nécessaire pour que les ouvrières de *W. auropunctata* prennent le dessus. Ce résultat est également cohérent avec nos observations de terrain où nous avons remarqué que 3 ans durant, *T. aethiops* est toujours présente sur les *Barteria* où sa résistance s'est avérée positive. Ceci montre une fois de plus que *W. auropunctata* doit d'abord paralyser les activités de *T. aethiops* avant d'avoir le dessus. En effet, *T. aethiops* est une fourmi qui se déplace très rapidement et donc difficile à saisir. Le seul moment où *W. auropunctata* est capable de la saisir, c'est quand elle est immobile.

Le bilan de cette étude suggère un effet à long terme du nombre d'ouvrières de *W. auropunctata* qui submergent les capacités de résistance des ouvrières de *T. aethiops* qui ont cependant une capacité de résistance seulement à très court terme. A la dominance numérique s'ajoute celle du rythme d'activité car les ouvrières de *W. auropunctata* sont actives 24 heures sur 24 heures (Clark *et al.* 1982) alors que celles de *T. aethiops* sont actives 12 heures sur 24 heures (Janzen, 1972). C'est probablement la nuit que les ouvrières de *W. auropunctata* renforceraient le harcèlement des installations de *T. aethiops*. Nos observations préliminaires sur le terrain ont montré que pendant la nuit *W. auropunctata* assiège *B. fistulosa* mais très

tôt à partir de 7 heures du matin les ouvrières de *T. aethiops* sortent des domaties et les combats reprennent jusqu'à ce que les ouvrières de *W. auropunctata* repartent à la base de l'arbre. Ceci montre une fois de plus que les combats sont dynamiques avec des phases de prédominance de chaque espèce de fourmi.

Tableau III-3 : Episodes d'incursion observés pendant les confrontations de colonies entre *Tetraoponera aethiops* et *Wasmannia auropunctata*.

Connect.	Nids de <i>Tetraoponera aethiops</i>			Nids de <i>Wasmannia auropunctata</i>		Bilan final
	attaqué par <i>W. auropunctata</i>	présence d'ouvrières mortes de <i>T. aethiops</i>	présence d'ouvrières de <i>W. auropunctata</i> au nid	attaqué par <i>T. aethiops</i>	abandonné et occupé par <i>T. aethiops</i>	
1	Non	Oui au 5ème Jour	Oui au 5ème Jour	Non	Non	<i>T. aethiops</i> perdante
2	Non	Oui au 5ème Jour	Oui au 5ème Jour	Non	Non	<i>T. aethiops</i> perdante
3	Non	Non	Non	Oui après 24 heures	Oui après 24 heures	<i>T. aethiops</i> gagnante
4	Non	Non	Non	Oui après 24 heures	Oui après 24 heures	<i>T. aethiops</i> gagnante
5	Non	Oui au 5ème Jour	Oui au 5ème Jour	Non	Non	<i>T. aethiops</i> perdante
6	Non	Oui au 5ème Jour	Oui au 5ème Jour	Non	Non	<i>T. aethiops</i> perdante
7	Non	Non	Non	Oui après 24 heures	Oui après 24 heures	<i>T. aethiops</i> gagnante

3.3. Conclusion et Discussion

Ici, *W. auropunctata* interfère directement en baissant les effectifs de *T. aethiops* en tuant les ouvrières. En effet, les ouvrières de *W. auropunctata* harcellent les pattes des ouvrières de *T. aethiops* et finissent à plusieurs par les tuer (Mikissa obs. pers.). Ce harcèlement diminue ainsi l'activité des ouvrières de *T. aethiops* qui finissent par être confinés à l'intérieur de leurs nids. Des combats intenses entre espèces invasives et espèces natives étaient connus jusque là chez *Linepithema humile* (Rowles et O'Dowd 2007) et se traduisaient par la diminution de l'activité de fourragement chez les espèces natives (Zee et Holway 2006).

Nos résultats montrent ainsi que *W. auropunctata* peut aussi réduire l'activité de fourragement ou de patrouille de *T. aethiops* au cours des combats comme *L. humile* face aux espèces natives.

Les deux espèces de fourmis, *W. auropunctata* et *T. aethiops* adaptent des stratégies de combat face à l'adversaire. En effet, la piqûre très douloureuse de *T. aethiops*, qui a valu au *Barteria* le qualificatif local « d'arbre de l'adultère » (les femmes adultères y étaient attachées durant une nuit en guise de punition), qu'elle utilise facilement contre les insectes herbivores (Bequaert, 1922 ; Janzen, 1972 ; Dejean *et al.* 2008b) tels que les Lepidoptera, Coleoptera ou Orthoptera (Dejean *et al.* 2008b), n'est paradoxalement pas du tout utilisé contre *W. auropunctata*, probablement en raison de la différence de taille entre les deux espèces mais généralement *T. aethiops* utilise ses mandibules pour découper ou dépiecer *W. auropunctata*. Ce comportement de tranchage de l'adversaire a été aussi observé en Guyane par (Le Breton, 2003) chez les ouvrières major des espèces de *Pheidole* face à *W. auropunctata*. Ainsi, la taille jouerait un rôle déterminant dans les combats et même dans l'issue finale.

En effet, McGlynn (1999b, 2000) a démontré que le succès des espèces invasives face aux espèces natives était dû à leur petite taille.

A l'inverse, *W. auropunctata* pendant l'étude n'a pas attaqué les antennes de *T. aethiops*. Nous avons observé que lorsqu'elle se mettait en contact de ces antennes elle simulait le mort ou tout simplement devient immobile. Mais elle n'hésite pas à attaquer avec facilité l'extrémité de l'abdomen et les pattes de *T. aethiops*. Ceci semble être en contradiction avec le comportement connu chez cette fourmi. En effet, Le Breton (2003) en Guyane et Nouvelle Calédonie a décrit les séquences comportementales d'attaques de *W. auropunctata* face aux espèces de *Pheidole* de la manière suivante : les ouvrières de *W. auropunctata* mordent d'abord en premier les pattes ou les antennes de leurs adversaires avant de les piquer entre deux segments et non l'extrémité de l'abdomen comme ce le cas en face de *T. aethiops*.

Le caractère d'agressivité reconnu chez *T. aethiops* par Keller et Gordon (2006) est confirmé par les actes d'incursion fait à l'endroit des nids de *W. auropunctata*, puisqu'elle arrive à les tuer à l'intérieur des nids et à les remplacer dans ceux-ci. Mais cette capacité reste encore expérimentale, car en nature *T. aethiops* n'a pas accès aux nids de *W. auropunctata* qui sont très diffus. Le fait que *W. auropunctata* colonise les nids au laboratoire et les domaties en nature montre une évolution du comportement chez cette fourmi. En effet, nous avons pu observer directement les premières incursions des ouvrières de *W. auropunctata* dans les domaties occupées par *T. aethiops* et même au laboratoire. Jusque là ce comportement d'incursion des nids adverses n'avait jamais été observé et documenté chez *W. auropunctata* (Holway *et al.*, 2002), ce comportement n'a été uniquement observé que chez *L. humile* (Zee et Holway 2006 ; Rowles et O'Dowd 2007 ; Carpintero et Reyes-López 2008), chez *Solenopsis invicta* (Hook et Porter 1990) et chez *Pheidole megacephala* (Dejean *et al.* 2007a). Au cours de ces incursions des nids, elles se font généralement à sens unique cas de

L. humile face à *Pogonomyrmex subnitidus* (Zee et Holway 2006). Or, les seuls comportements connus chez *W. auropunctata* étaient la capacité à monopoliser la nourriture face aux espèces de fourmis natives des îles de Galápagos (Clark *et al.* 1982) et en Nouvelle Calédonie (Delsinne *et al.* 2001) et la capacité à fourrager 24h/24h (Clark *et al.* 1982). Finalement, près d'un siècle après son invasion au Gabon, *W. auropunctata* a su s'adapter aux écosystèmes gabonais et même a su améliorer ses techniques de combat et de reproduction (Foucaud, 2007) pour faire face à l'adversité.

CONCLUSION ET DISCUSSION GENERALE

Wasmannia auropunctata a envahi le Gabon depuis bientôt près d'un siècle. Son impact est d'abord resté discret, mais avec l'intensification des activités d'exploitation forestière et peut-être même d'exploitation forestière (Mikheyev *et al.*, 2008) cette fourmi est en phase d'expansion. Aujourd'hui, sa présence est attestée dans toutes les régions du pays. Elle colonise à la fois le sol et même la strate arboricole au point de déplacer *T. aethiops* de son arbre hôte, confirmant sa capacité d'espèce invasive.

Biogéographie de *Wasmannia auropunctata* au Gabon

L'expansion apparemment inéluctable de *W. auropunctata* sur l'ensemble du territoire gabonais fait apparaître une capacité remarquable d'adaptation à des niches très variées. Toutefois sa large distribution géographique et écologique ne fait pas apparaître actuellement de véritable front d'invasion mais plutôt une distribution en « patch ». Nous avons montré qu'elle a colonisé non seulement les forêts galeries et les savanes (Mikissa *et al.*, 2008), mais aussi les plantations d'hévéaculture, les plantations d'okoumé, où en transportant les psylles elle a eu un impact négatif sur le reboisement de cette essence (Brunck *et al.*, 1990). Nous savons aussi qu'elle colonise les zones déboisées pour l'exploitation pétrolière (Mikheyev *et al.*, 2008), les villes et les villages. Concernant sa présence dans ces zones à forte densité humaine, elle pourrait être imputé au fait que la Loi forestière gabonaise impose aux communautés villageoises de localiser leurs activités dans les 5 km situés de part et d'autre de la voie principale. Ainsi, la route est devenue l'un des principaux moyens de propagation de cette fourmi par les activités commerciales de denrées alimentaires telles que les poissons séchés et/ou les fruits (Mikissa *et al.*, en préparation). Dans les forêts galeries les cours d'eau seraient aussi des supports de propagation selon Walker (2006). Nous avons en effet constaté dans les

CONCLUSION ET DISCUSSION GENERALE

milieux découverts de savane que les fortes pluies génèrent des ruissellements pouvant déplacer des radeaux de fragments de colonies de *Wasmannia* sur une dizaine de mètres (Mikissa *et al* en préparation). Au delà de tous ces facteurs c'est probablement l'intensification de l'exploitation forestière qui a le plus contribué à sa propagation sur le territoire gabonais (Walsh *et al.*, 2004). L'envahissement du Parc National de la Lopé, en est un exemple emblématique, notamment l'écosystème dénommé « Forêt de l'aéroport », ancienne zone d'exploitation forestière qui est envahie par cette espèce. Il en va de même non loin de là dans la forêt de « la Coumbiane » où un transect de plus d'un km dans la forêt à partir de la lisière ne nous a pas permis de situer la limite de *W. auropunctata*. Mais aussi à Ekouk dans la zone dénommée « Baboni » du nom de l'ancien exploitant forestier de la zone. En savane cette fois-ci, du côté de Makokou, nous avons aussi vu une zone de près d'un demi hectare saturée par la fourmi invasive. En dehors de ces quelques observations sur la distribution en front d'invasion tel que le qualifie Foucaud (2007), nous devons cependant les caractériser de « fronts d'invasion localisés » liés à l'exploitation forestière. A l'échelle du pays nous sommes en réalité confrontés à une distribution par patch. La construction du chemin de fer entre Libreville et Franceville en 1985 et l'octroi des permis ouvrant l'exploitation forestière à travers tout le pays dans les années 1990 a provoqué une généralisation de l'exploitation forestière dans le pays. Il ne serait donc pas exclu que le mode de distribution par front d'invasion ne prenne le dessus sur l'actuelle distribution en patch. Dans le futur il serait judicieux de continuer l'étude sur les données historiques de cette fourmi au Gabon afin de pouvoir suivre et surtout contrôler son impact et affiner l'étude de sa distribution dans les zones d'exploitation forestière. Enfin, puisque le Gabon est le théâtre unique au monde d'une invasion très ancienne mais datée, nous envisageons donc que ce pays devienne un modèle prédictif ou un véritable laboratoire d'expérimentation sur les scénarii invasifs.

Reconnaissance comportementale entre ouvrières de *Wasmannia auropunctata*

Les résultats comportementaux obtenus, lors de rencontres dyadiques entre ouvrières de différentes provenances du Gabon, montrent une grande tolérance compatible avec le caractère uni-colonial de *W. auropunctata* comme l'ont démontré Le Breton *et al.* (2004), Errard *et al.* (2005) en Nouvelle Calédonie. Il existe cependant une amorce de discrimination manifestée par des contacts antennaires plus soutenus lorsque les fourmis sont originaires de localités éloignées. Les résultats chimiques ont montré la présence des alcanes branchés en quantité élevée dans le profil cuticulaire de *W. auropunctata* ce qui pourrait expliquer le mode de distribution en patch de la fourmi au Gabon et non en front d'invasion.

La question qu'on se pose aujourd'hui est de savoir si *W. auropunctata* a conservé les diméthylalcanes même après son introduction au Gabon? Ou bien face à la diversité des écosystèmes gabonais, la fourmi a commencé à les reconstituer pour retrouver son statut multicolonial comme en zone d'origine ?

La conséquence pourrait être le retour progressif au statut multicolonial. Il est vrai que les données génétiques confirment l'unicolonialité (Foucaud, 2007) et nos résultats comportementaux le confirment aussi, mais la présence de diméthyl-alcanes en aussi grande quantité dans la souche gabonaise nous pousse à nous interroger sur la notion de supercolonie? Il semblerait actuellement que les diméthyl sont responsables de la reconnaissance sociale ou en l'occurrence coloniale chez les fourmis (Johnson *et al.*, 2001; Martin *et al.*, 2008 ; Guerrieri *et al.*, 2009 ; Martin et Drijfhout, 2009). On pourrait peut-être qualifier les supercolonies de *W. auropunctata* au Gabon au sens de « front d'invasion » analogue à chez *L. humile* en Argentine sa zone d'origine (Pedersen *et al.*, 2006). Ceci concorde avec nos résultats sur le terrain au Gabon par exemple à la « forêt

CONCLUSION ET DISCUSSION GENERALE

de l'aéroport » et la « coumbiane » à la Lopé et « Baboni » à Ekouk. Il faut poursuivre d'autres études comportementale, chimique et génétique à travers tout le pays pour comprendre (i) si on n'est pas en face de plusieurs souches ; (ii) si la souche gabonaise ne subit pas beaucoup de mutations imputables aux conditions climatiques et même de l'écosystème forestier. L'infestation de *W. auropunctata* au Gabon opérée sur une période d'un siècle est atypique car elle alterne au cours de cette longue période d'invasion, phase de stabilisation et phase d'expansion et les patchs servant en quelque sorte de relais entre deux expansions.

Approche écologique des interactions entre *Wasmannia auropunctata* et *Tetraponera aethiops* sur *Barteria fistulosa*

L'étude des interactions, entre *W. auropunctata* et *T. aethiops* a montré que la fourmi invasive remplace la fourmi arboricole dans les domaties de son arbre hôte à 50% voire 80% des cas en fonction de la zone considérée. Cette occupation est liée à la taille des *Barteria* puisqu' au Parc National de la Lopé où la densité de *Barteria* est très élevée, *T. aethiops* résiste dans les arbres supérieurs à 5m. Cette résistance pourrait dépendre de la densité et de la maturité de *B. fistulosa* qui participerait à la reconstitution rapide du stock biologique de la fourmi inféodée à cet arbre. Cette résistance de *T. aethiops* vis-à-vis de *W. auropunctata* a été confirmée sur le terrain par la présence de celle-ci sur un arbre de manière permanente durant trois ans et le reflux de l'envahisseur à la base de cet arbre.

L'élimination de *T. aethiops* par *W. auropunctata* a des conséquences négatives pour cette plante emblématique. En effet, les jeunes plants de *B. fistulosa* inférieurs à 1 m et dépourvus de la fourmi protectrice, sont sujets à l'envahissement des lianes. Les plants équivalents déjà colonisés par *T. aethiops* en sont indemnes. Cette situation montre une fois de plus qu'il n'y

a que *T. aethiops* qui peut assurer la protection de son arbre hôte contre les intrus animal ou plantes compétitrices. Certes *W. auropunctata* n'a pas d'impact direct sur l'arbre mais elle se comporte comme un « parasite du mutualisme » au sens de Yu (2001). Pour la première fois, l'étude a pu mesurer les incursions faites par *W. auropunctata* dans les domaties de *T. aethiops*.

Approche éthologique des interactions entre *Wasmannia auropunctata* et *Tetraponera aethiops*

Lorsque les deux espèces entrent en contact, elles se livrent à des combats meurtriers rentrant dans la définition des interactions par interférences. Des combats intenses entre espèces invasives et espèces natives étaient connus jusque là chez *Linepithema humile* (Rowles et O'Dowd, 2007) et se traduisaient par la diminution de l'activité de fourragement chez les espèces natives (Zee et Holway, 2006). Nos résultats montrent ainsi que *W. auropunctata* peut aussi réduire l'activité de fourragement ou de patrouille de *T. aethiops* au cours des combats comme *L. humile* face aux espèces natives. Aussi avons-nous pu observer directement les premières incursions des ouvrières de *W. auropunctata* dans les domaties occupées par *T. aethiops* et même au laboratoire. Jusque là ce comportement d'incursion des nids adverses n'avait jamais été observé et documenté chez *W. auropunctata* (Holway et al., 2002), ce comportement n'a été uniquement observé que chez *L. humile* (Zee et Holway, 2006 ; Rowles et O'Dowd, 2007 ; Carpintero et Reyes-López, 2008), chez *Solenopsis invicta* (Hook et Porter, 1990) et chez *Pheidole megacephala* (Dejean et al., 2007a). Nos observations ont montré que les ouvrières des deux espèces modifient leurs comportements défensifs en fonction de leurs adversaires. Ainsi *T. aethiops* n'utilise pas son aiguillon contre les ouvrières de *W. auropunctata* alors qu'elle pique

CONCLUSION ET DISCUSSION GENERALE

systématiquement tout intrus présent sur *B. fistulosa* y compris les autres espèces de fourmis comme les *Oecophylla* etc..... *W. auropunctata* n'a pas non plus attaqué les antennes de *T. aethiops* ce qui est contraire au comportement d'attaque rapporté par Le Breton (2003) chez cette fourmi en Guyane et Nouvelle Calédonie où les ouvrières mordent d'abord en premier les pattes ou les antennes de leurs adversaires avant de les piquer entre deux segments. L'asymétrie de taille entre les deux espèces de fourmis les amène probablement à adapter les stratégies de combat. En effet, McGlynn (1999b, 2000) a démontré que le succès des espèces invasives face aux espèces natives est lié à leur petite taille. Mais le caractère agressif de *T. aethiops* a permis à celle-ci de pouvoir résister et opérer des actes d'incursion dans les nids de *W. auropunctata*. Mais cette capacité reste encore expérimentale, car en nature *T. aethiops* n'a pas accès aux nids de *W. auropunctata* qui sont très diffus. Compte tenu de la difficulté de cultiver *B. fistulosa* en laboratoire, car nous avons essayé quelques tentatives mais elles se sont soldées par des échecs, et comme nous savons maintenant que la résistance de *T. aethiops* est plus élevée sur les arbres de 5m de haut, il serait judicieux d'intensifier des études comportementales en nature jour et nuit sur ces arbres afin de pouvoir apprécier toute la stratégie mise en place par chaque espèce de fourmis.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Agosti D. and Johnson N.F. 2005. Antbase. WorldWide Web electronic publication antbase.org version (05/2005).
- Alexander R.D. 1974. The evolution of social behaviour. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **5**: 325-383.
- Angulo E., Boulay R., Rodrigo A., Retena J. and Cerdá X. 2007. Efecto de una especie invasora, *Linepithema humile*, la hormiga argentina, sobre la biodiversidad del parque nacional de Doñana (Huelva): descripción de las interacciones con las hormigas nativas. Proyectos de investigación en parques nacionales: 2003-2006. (L. Ramírez and B. Asensio, eds.), pp. 161-179. OAPN, Ministerio Medio Ambiente, Madrid. ISBN: 978-84-8014-722-4, 2007.
- Apple J.L. and Feener Jr D.H. 2001. Ant visitation of extrafloral nectarines of Passiflora: the effects of nectary attributes and ant behaviour on patterns in facultative ant-plant mutualisms. *Oecologia*. **127**: 409-416.
- Ambrecht I. and Ulloa-Chacón. 2003. The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) as a diversity indicator of ants in tropical dry forest fragments of Colombia. *Environ. Entomol.* **32(3)**: 542-547.
- Barnes R.F.W., Blom A., Alers M.P.T. and Barnes K.L. 1995. An estimate of the numbers of forest elephant in Gabon. *Journal of Tropical Ecology*. **11(1)**: 27-37.
- Bequaert J. 1922. Ants in their diverse relations to the plant world. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **45**: 333-583.
- Berg R. 1975. Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants. *Aust. J. Bot.* **23**: 475-508.
- Blüthgen N., Verhaagh M., Goitia W. and Blüthgen N. 2000a. Ant nests in tank bromeliads- an example of non-specific interaction. *Insect Soc.* **47**: 313-6.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Blüthgen N., Verhaagh M., Goitia W., Jaffé K., Morawetz W. and Barthlott W. 2000b. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectarines. *Oecologia*. **125**: 229-240.
- Bolton B. 1973. The ant genera of West Africa: a synonymic synopsis with keys (Hymenoptera: Formicidae). *Bull. Of the British Mus. (Natural History) Entomol. London*. **27 (6)**: 317-368.
- Breteler F.J. 1999. *Barteria* Hook. f. (Passifloraceae) revised. *Adansonia*. **21(2)**: 307-318.
- Brouat C., Garcia N., Andary C. and Mckey D. 2001. Plant lock and ant key: pairwise coevolution of an exclusion filter in an ant-plant mutualism. *Proc. R. Soc. Lond. B*. **268**: 2131-2141.
- Brown W.L. 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas. Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review (ed. by B.J. Megers, E.S. Ayensu and W.D. Duckworth), pp. 161-185. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Bruneau de Miré P. 1969. Une fourmi utilisée au Cameroun dans la lutte contre les mirides du cacaoyer: *Wasmannia auropunctata* Roger. *Café Cacao Thé*. **13**: 209-212.
- Brunck F., Grison F. and Maitre H.F. 1990: L'okoumé (*Aucoumea klaineana* P.). *Centre Technique Forestier Tropical*. pp. 102.
- Bustos X. and Cherix D. 1998. Contribution à la biologie de *Tapinoma melanocephalum* (Fabricius) (Hymenoptera: Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux*. **11**: 95-101.
- Caballé G. et Fontes J. 1978. Les inventaires forestiers au Gabon: applications à la phytogéographie. *Bois et Forêt des Tropiques*. **177**: 15-33.
- Cadet X. 2005. Histoire des Fang, Peuple Gabonais. *Thèse de Doctorat*, Université de Lille-Charles de Gaulle, Lille. 500 pp.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Cammell M.E., Way M.J. and Paiva M.R. 1996. Diversity and structure of ant communities associated with oak, pine, eucalyptus and arable habitats in Portugal. *Insectes Soc.* **43**: 37-46.
- Carpintero S., Retena J., Cerdá X., Reyes-López J. and Arias de Reyna L. 2007. Exploitative strategies of the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*) and native ant species in a Southern Spanish pine forest. *Environ. Entomol.* **36**: DOI. 1100-1111.
- Carpintero S. and Reyes-López J. 2008. The role of competitive dominance in the invasive ability of the Argentine ant (*Linepithema humile*). *Biol. Invasions.* **10**: 25-35.
- Cerdá X., Retena J. and Manzaneda A. 1998. The role of competition by dominants and temperatura in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. *Oecologia.* **117**: 404–412.
- Cerdá X. and Retana J. 1998. Interference interactions and nest usurpation between two subordinate ant species. *Oecologia.* **113**: 577–583.
- Chapuisat M., Bernasconi C., Hoehn S. and Reuter M. 2005. Nestmate recognition in the unicolonial ant *Formica paralugubris*. *Behavioral Ecology.* **16**(1): 15-19.
- Clark D. B., Guayasamín C., Pazmiño O., Donoso C. and Páez de Villacís Y. 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica.* **14**: 196-207.
- Colautti R.I. and Maclsaac H.J. 2004. A neutral terminologie to define "invasive" species. *Diversity Distrib.* **10**: 135-141.
- Crozier R.H. and Dix M.W. 1979. Analysis of two genetic models for the innate components of colony odor in social Hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **4**: 217-224.
- Dalecky A., Renucci M., Tirard A., Debout G., Roux M., Kjellberg F., Provost E. 2007. Changes in composition of cuticular biochemicals of the facultatively polygynous ant *Petalomyrmex phylax* during range

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- expansion in Cameroon with respect to social, spatial and genetic variation. *Molecular Ecology*. **16**: 3778-3791.
- Davidson D.W. and Mckey D. 1993. Ant-plant symbioses: stalking the chuyachaqui. *Trends Ecol. Evol.* **8(9)**: 326-332.
- Debout G. 2003. Parasite et mutualisme de protection : le cas de *Cataulacus mckeyi*, fourmi symbiotique de *Leonardoxa africana africana*. Thèse de Doctorat de l'Université de Montpellier II, Montpellier. 181 pp.
- Debout G.D.G., Dalecky A., Ngomi Ngomi A. and Mckey D.B. 2009. Dynamics of species coexistence: maintenance of a plant-ant competitive metacommunity. *Oikos*. **118**: 873-884.
- Dejean A., Lenoir A. and Godzinska E.J. 1994a. The hunting behaviour of *Polyrhachis laboriosa*, a nondominant arboreal ant of the African equatorial forest (Hymenoptera, Formicidae, Formicinae). *Sociobiology*. **23**: 293-313.
- Dejean A., Akoa A., Djieto-Lordon C. and Lenoir A. 1994b. Mosaic ant territories in an African secondary rain forest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*. **23(3)**: 275-292.
- Dejean A., Kenne M. and Moreau C.S. 2007a. Predatory abilities favour the success of the invasive ant *Pheidole megacephala* in an introduced area. *J. Appl. Entomol.* **131(9-10)**: 625-629.
- Dejean A., Corbara B., Orivel J. and Leponce M. 2007b. Rainforest canopy ants: the implications of territoriality and predatory behaviour. *Functional Ecosystems and Communities*. **1**: 105-120.
- Dejean A., Djiéto-Lordon C., Céréghino R. and Leponce M. 2008a. Ontogenetic succession and the ant mosaic: an empirical approach using pioneer trees. *Basic and Applied Ecology*. **9(3)**: 316-323.
- Dejean A., Djiéto-Lordon C. and Orivel J. 2008b. The plant-ant *Tetraponera aethiops* (Pseudomyrmecinae) protects its host myrmecophyte *Barteria fistulosa* (Passifloraceae) through aggressiveness and predation. *Biological Journal of the Linnean Society*. **93(1)**: 63-69.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Dejean A., Fisher B.L., Corbara B., Rarevohitra R., Randrianaivo R., Rajemison B., Leponce M. 2010. Spatial distribution of dominant arboreal ants in a Malagasy coastal rainforest: gaps and presence of an invasive species. *PLoS ONE*. **5(2)**: e9319. Doi: 10.1371/journal.pone.0009319.
- Delabie J.H.C., Encarnaçao A.M.V. and Cazorla I.M. 1994. Relations between the Little Fire Ant, *Wasmannia auropunctata*, and its Associated Mealybug *Planococcus citri* in Brazilian Cocoa Farms. In: Williams D.F. (ed) Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species. Westview Press, Boulder, CO., pp 91-103.
- Delabie J.H.C. 2001. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (*Sternorrhyncha* and *Auchenorrhyncha*): an Overview. *Neotrop. Entomol.* **30(4)**: 501-516.
- De La Fuente M.A.S. and Marquis R.J. 1999. The role of ant-tended extra-floral nectaries in the protection and benefit of neotropical rainforest tree. *Oecologia*. **118**: 192-202.
- Delsinne T., Jourdan H. and Chazeau J. 2001. Premières données sur la monopolisation de ressources par l'envahisseur *Wasmannia auropunctata* (Roger) au sein d'une myrmécofaune de forêt sèche néo-calédonienne. *Actes Coll. Ins. Soc.* **14**: 1-5.
- De Souza A.L.B., Delabie J.H.C. and Fowler H.G. 1998. *Wasmannia* spp. (Hym. Formicidae) and insect damages to cocoa in Brazilian farms. *Journal of Applied Entomology*. **122**: 339-341.
- Di Giusto B., Anstett M.C., Dounias E., Mckey D.B. 2001. Variation in the effectiveness of biotic defence: the case of an opportunistic ant-plant protection mutualism. *Oecologia*. **129**: 367-375.
- Djiéto-Lordon C. and Dejean A. 1999. Innate attraction supplants experience during host plant selection in an obligate plant-ant. *Behav. Process.* **46**: 181-187.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Djiéto-Lordon C., Dejean A., Giberneau M., Hossaert-Mkey M. and Mckey D. 2004. Symbiotic mutualism with a community of opportunistic ants: protection, competition, and ant occupancy of the myrmecophyte *Barteria nigritana* (Passifloraceae). *Acta Oecologica*. **26**: 109-116.
- Dutra H.P., Freitas A.V.L. and Oliveira P.S. 2006. Dual ant attraction in the neotropical shrub *Urera baccifera* (Urticaceae): the role of ant visitation to pearl bodies and fruits in herbivore deterrence and leaf longevity. *Funct. Ecol.* **20**: 252–260.
- Emery C. 1912. Etudes sur les Myrmicinae. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*. **56**: 94-105.
- Errard C. and Hefetz A. 1997. Label familiarity and discriminatory ability of ants reared in mixed groups. *Insectes Soc.* **44(3)**: 189-198.
- Errard C., Delabie J., Jourdan H., Hefetz A. 2005. Intercontinental chemical variation in the invasive ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera, Formicidae): A key to the invasive success of a tramp species. *Naturwissenschaften*. **92**: 319-323.
- Errard C., Hefetz A. and Jaisson P. 2006. Social discrimination tuning in ants: template formation and chemical similarity. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **59**: 9-14.
- Estoup A. et Fournier D. 2005. « Guerre des sexes chez une fourmi: reproduction clonale des mâles et des reines ». *M/S Médecine sciences*. **21(11)**: 907-909.
- Fabres G. and Brown Jr.W.L. 1978. The recent introduction of the pest ant *Wasmannia auropunctata* into New Caledonia. *J. Austr. Entomol. Soc.* **17**: 139-142.
- Fabres G. and Brown Jr.W.L. 2007. The recent introduction of the pest ant *Wasmannia auropunctata* into New Calédonie. *Austr. J. Entomol.* **17(2)**: 139-142.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Federle W., Maschwitz U. and Hölldobler B. 2002. Pruning of host plant neighbours as defence against enema ant invasions: *Crematogaster* ant partners of *Macaranga* protected by “wax barriers” prune less than their congeners. *Oecologia*. **132**: 264-270.
- Fiala B. and Maschwitz U. 1991. Extrafloral nectaries in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysia: comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophytism. *Biol. J. Linnean Society*. **44**: 287-305.
- Fiala B. and Maschwitz U. 1992a. Food bodies and their significance for obligate ant-association in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Biol. J. Linnean Society*. **110**: 61-75.
- Fiala B. and Maschwitz U. 1992b. Domatia as most important adaptations in the evolution of myrmecophytes in the paleotropical tree genus *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Plant Systematics and Evolution*. **180**: 53-64.
- Fisher B. L. 2004. Diversity Patterns of Ants (Hymenoptera: Formicidae) Along an Elevational Gradient on Monts Doudou in Southwestern Gabon. *California Academy of Sciences Memoir*. **28**: 269-286.
- Foucaud J. 2007. Biologie évolutive d’une fourmi envahissante à la sexualité insolite. *Thèse de Doctorat* de Montpellier SupAgro, Montpellier. 246 pp.
- Foucaud J., Orivel J., Loiseau A., Delabie J.H.C, Jourdan H., I Konghouleux D., Vonshak M., Tindo M., Mercier J.L., Fresneau D., Mikissa J.B., McGlynn T., Mikheyev S.A., Oettler J., Estoup A. 2009. Worldwide invasion by the little fire ant: routes of introduction and eco-evolutionary pathways. *Dig Evol Applicat*. DOI 10.1111/j. 1752-4571.2010.00119.x
- Fournier D., Estoup A., Orivel J., Foucaud J., Jourdan H., Le Breton J. and Keller L. 2005. Clonal reproduction by males and females in the little fire ant. *Nature*. **435(30)**: 1230-1234.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Fresneau D. 1980. Fermeture des sociétés et marquage territorial chez des fourmis ponérines du genre *Neoponera*. *Biologie-Ecologie Méditerranéenne*. **7(3)** : 205-206.
- Fresneau D. 1994. Biologie et comportement social d'une fourmi ponérine néotropicale (*Pachycondyla apicalis*). Thèse d'Etat ès-sciences, Université Paris XIII Nord, Paris. 265 pp.
- Fresneau D. et Errard C. 1994. L'identité coloniale et sa "représentation" chez les fourmis. *Intellectica*. **2(19)**: 91-115.
- Garcia-Llorente M., Martín-López B., González J.A., Alcorlo P. and Montes C. 2008. Social perceptions of the impacts and benefits of invasive alien species: Implications for management. *Biological Conservation*. **141**: 2969-2983.
- Gaume L., Mckey D. and Anstett M.C. 1997. Benefits conferred by "timid" ants: active anti-herbivore protection of the rainforest tree *Leonardoxa Africana* by the minute ant *Petalomyrmex phylax*. *Oecologia*. **112**: 209-216.
- Gaume L. and McKey D. 1998. Protection against herbivores of the myrmecophyte *Leonardoxa africana* (Baill.) Aubrèv. T3 by its principal ant inhabitant *Aphomomyrmex afer* Emery. *CR Acad Sc.* **321**: 593–601.
- Gaume L. and Mckey D. 1999. An ant-plant mutualism and its host-specific parasite: activity rhythms, young leaf patrolling, and effects on herbivores of two specialist plant-ants inhabiting the same myrmecophyte. *Oikos*. **84**: 130-144.
- Gause G.F. 1934. The struggle for existence. Hafner, New York.
- Giraud T., Pedersen J.S. and Keller L. 2002. Evolution of supercolonies: the argentine ants of Southern Europe. *PNAS*. **99(9)**: 6075-6079.
- GISP 2008. Invasive Species Specialist Group Global Invasive Species Database and Early Warning System. WWW document, URL <http://www.issg.org/database>.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Goudard A. 2007. Fonctionnement des écosystèmes et invasions biologiques: importance de la biodiversité et des interactions interspécifiques. *Thèse de Doctorat* de l'Université Paris VI, Paris. 216 pp.
- Grangier J. 2008. Stabilité évolutive d'un mutualisme plante/fourmis obligatoire et spécifique. *Thèse de doctorat* de l'Université de Toulouse, Toulouse. 188 pp
- Greenslade P.J.M. 1971. Interspecific competition and frequency changes among ants in Solomon Island coconut plantations. *Journal of Applied Ecology*. **8(2)**: 323-352.
- Guerrieri F.J., Nehring V., Jørgensen C.G., Nielsen J., Galizia C.G. and d'Ettorre P. 2009. Ants recognize foes and not friends. *Proc. R.Soc.B*. DOI: 10.1098/rspb.2008.1860.
- Hamilton W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. II. *J. Theor. Biol.* **7**: 17-52.
- Heil M., Fiala B. and Linsenmair K.E. 1999. Reduced chitinase activities in ant plants of the genus *Macaranga*. *Naturwissenschaften*. **86**: 146-149.
- Heil M., Fiala B., Maschwitz U. and Linsenmair K.E. 2001. On benefits of indirect defence: short-and long-term studies of antiherbivore protection via mutualistic ants. *Oecologia*. **126**: 395-403.
- Heil M., Hilpert A., Fiala B., Hashim R.B., Strohm E., Zotz G. and Linsenmair K.E. 2002. Nutrient allocation of *Macaranga triloba* ant plants to growth, photosynthesis and indirect defence. *Functional Ecology*. **16**: 475-483.
- Heinze J., Foitzik S., Hippert A. and Hölldobler B. 1996. Apparent dear-enemy phenomenon and environment-based recognition cues in the ant *Leptothorax nylanderi*. *Ethology*. **102(6)**: 510-522.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Herbers J.M. 1993. Ecological determinants of queen number in ants. *In Queen Number and Sociality in Insects* (L. Keller Ed.), Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, pp. 262-293.
- Heterick B. 1997. The interaction between the coastal brown ant, *Pheidole megacephala* (Fabricius), and other invertebrate fauna of Mt Coot-tha (Brisbane, Australia). *Austral Ecology*. **22(2)**: 218-221.
- Heterick B.E, Casella J. and Majer J.D. 2000. Influence of Argentine and coastal brown (Hymenoptera: Formicidae) invasions on ant communities in Perth gardens, Western Australia. *Urban Ecosystems*. **4(4)**: 277-292.
- Hoffmann B.D. 1998. The big-headed ant *Pheidole megacephala*: a new threat to monsoonal northwestern Australia. *Pac.Conserv.Biol.* **4**: 250-255.
- Hoffmann B.D., Andersen A.N and Hill G.J.E. 1999. Impact of an introduced ant on native rain forest invertebrates: *Pheidole megacephala* in monsoonal Australia. *Oecologia*. **120**: 595-604.
- Hölldobler B. and Wilson E.O. 1990. *The Ants*. Springer-Verlag, Berlin. 732 pp.
- Hölldobler B. and Wilson E.O. 1994. *Journey to the Ants: A story of Scientific Exploration*. Belknap Press of Harvard University Press. 247 pp.
- Holway D. 1998a. Factors governing rate of invasion: a natural experiment using Argentine ants. *Oecologia*. **115**: 206-212.
- Holway D. 1998b. Effect of Argentine ant invasions on ground-dwelling arthropods in northern California riparian woodlands. *Oecologia*. **116**: 252-258.
- Holway D.A. 1999. Competition mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology*. **80(1)**:238-251.
- Holway D.A. and Suarez A.V. 1999. Animal behaviour: an essential component of invasion biology. *Tree*. **14(8)**: 328-330.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Holway D.A. and Case T.J. 2001. Effects of colony-level variation on competitive ability in the invasive Argentine ant. *Anim. Behav.* **61**:1181-92.
- Holway D.A., Suarez A.V. and Case T.J. 1998. Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. *Science*. **282**: 949-952.
- Holway D.A., Lach L., Suarez A.V., Tsutsui N.D. and Case T.J. 2002. The causes and consequences of ant invasions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **33**: 181-233.
- Hook A.W. and Porter S.D. 1990. Destruction of Harvester ant colonies by invading fire ants in South-Central Texas (Hymenoptera: Formicidae). *The Southwestern Naturalist*. **35(4)**: 477-478.
- Human K. G. and Gordon D.M. 1996. Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ants species. *Oecologia*. **3**:405-412.
- Human K. G. and Gordon D.M. 1997. Effects of Argentine ants on invertebrate biodiversity in northern California. *Conserv. Biol.*, **11**: 1242-1248.
- Human K. G. and Gordon D.M. 1999. Behavioral interactions of the invasive Argentine ant with native ant species. *Insectes soc.* **46**:159-163.
- Human K.G., Weiss S., Weiss A., Sandler B. and Gordon D.M. 1998. Effects of abiotic factors on the distribution and activity of the invasive Argentine ant (Hymenoptera: Formicidae). *Environ. Entomol.* **27**: 822-833.
- Huxley C.R. and Cutter D.F. eds 1991. Ant-plant interactions. Oxford, UK: Oxford Univ. Press.
- Ingram K.K. 2002. Flexibility in nest density and social structure in invasive populations of the Argentine ant, *Linepithema humile*. *Oecologia*. **133**: 492-500.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Itino T. and Itioka T. 2001. Interspecific variation and ontogenetic change in antiherbivore defense in myrmecophytic *Macaranga* species. *Ecol. Research*. **16**: 765-774.
- Janzen D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*. **20**: 249-275.
- Janzen D.H. 1967. Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *University of Kansas Science bulletin*. **47(6)**: 315-558.
- Janzen D.H. 1972. Protection of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmecinae) in Nigeria Rain Forest. *Ecology*. **53**: 885-892.
- Janzen D.H. 1974. Epiphytic myrmecophytes in Sarawak: mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica*. **6(4)**: 237-259.
- Janzen D.H. 1975. *Pseudomyrmex nigropilosa*: a parasite of mutualism. *Science*. **188**: 936-937.
- Johnson C.A., Vander Meer R.K. and Lavine B. 2001. Changes in the cuticular hydrocarbon profile of the slave-maker ant queen, *Polyergus breviceps* Emery, after killing a *Formica* host queen (Hymenoptera: Formicidae). *J. Chem. Ecol.* **27**: 1787-1804.
- Jones S.R. and Phillips S.A. 1987. Aggressive and defensive propensities of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) and three indigenous ant species in Texas. *Tex. J. Sci.* **39(2)**: 107-115.
- Jones S.R. and Phillips S.A. 1990. Resource collecting abilities of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) compared with those of three sympatric Texas ants. *Southwest. Nat.* **35(4)**: 416-422.
- Jourdan H. 1997. Threats on Pacific islands: the spread of the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae). *Pac. Conserv. Biol.* **3**:61-64.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Jourdan H. 1999. Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata*. *Ph.D thesis*, Université Paul Sabatier, Toulouse. 389 pp.
- Jourdan H., Bonnet de Larbogne L. and Chazeau J. 2002. The recent introduction of the neotropical tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) into the Vanuatu archipelago (Southwest Pacific). *Sociobiology*. **40**:483-509.
- Keller L. et Gordon E. 2006. La vie des Fourmis. Odile Jacob, Paris. pp. 303.
- Kempf W.W. 1972. Catalogo abreviado das formigas da regio Neotropical. *Studia entomologica*. **15**: 3-334.
- Kennedy T.A. 1998. Patterns of an invasion by Argentine ants (*Linepithema humile*) in a riparian corridor and its effects on ant diversity. *Am. Midl. Nat.* **140**: 343-350.
- Le Breton, J. 2003. Etude 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. *Ph.D.Thesis*, Université Toulouse III, Toulouse. 234 pp.
- Le Breton J., Chazeau J. and 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., Delabie J.H.C., Chazeau J., Dejean A. and Jourdan H. 2004. Experimental evidence of large-scale unicoloniality in the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger). *Journal of Insect Behavior*. **17**(2): 263-271.
- Le Breton J., Jourdan H., Chazeau J., Orivel J. and Dejean A. 2005. Niche opportunity and ant invasion: the case of *Wasmannia auropunctata* in New Caledonian rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. **21**: 93-98.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Lenoir A., Fresneau D., Errard C. and Hefetz A. 1999. Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. *In information processing in Social Insects* (Detrain C., Deneuborg J.L., Pasteels J. ed.). Birkhäuser, Basel, pp 219-237.
- Leston D. 1973. The ant mosaïc, tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *Pest Articles and News Summaries*. **19**: 311-341.
- Letourneau D.K. 1990. Code of ant-plant mutualism broken by parasite. *Science*. **248**: 215-217.
- Letourneau D.K. 1998. Ants, stem-borers, and fungal pathogens: experimental test of a fitness advantage in piper ant-plants. *Ecology*. **79**: 593-603.
- Liang D. and Silvermann J. 2000. You are what you eat: Diet modifies cuticular hydrocarbons and nestmate recognition in the Argentine ant, *Linepithema humile*. *Naturwissenschaften*. **87(9)**: 412-416.
- Lodge D.M. Shradler-Frechette K. 2003. Nonindigenous Species: Ecological Explanation, Environmental Ethics, and Public Policy. *Conservation Biology*. **17**: 31-37.
- Longino J.T. and Fernández F. 2007. Taxonomic review of the genus *Wasmannia*, pp. 271-289. In *Advances in ant systematics (Hymenoptera: Formicidae): homage to E.O. Wilson-50 years of contributions* (R.R. Snelling, B.L. Fisher, and P.S. Ward (eds.)). *Memoirs of the American Entomological Institute*, 80.
- Lovell S.J. and Stone S.F. 2005. The economic impacts of aquatic invasive species: A Review of the Literature. Working Paper # 05-02.
- Lowe S., Brown M. and Boudjelas S. 2000. 100 of the world's worst invasive alien species. *Aliens*. **12**: 1-12.
- Lubin Y.D., 1984. Changes in the native fauna of the Galapagos Islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biol. J. Lim. Soc.*, **21**: 229-242.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Lucas C., Pho D.B., Jallon J.M. and Fresneau D. 2005. Role of cuticular hydrocarbons in the chemical recognition between ant species in the *Pachycondyla villosa* species complex. *Journal of Insect Physiology* **51(10)**: 1148-1157.
- Madden D. and Young T.P. 1992. Symbiotic ants as an alternative against giraffe herbivory in spinescent *Acacia drepanolobium*. *Oecologia*. **91**: 235-238.
- Majer J.D. 1972. The ant mosaic in Ghana cocoa farms. *Bull. Ent. Res.* **62**: 151-160.
- Majer J.D. 1976. The maintenance of the ant-mosaic in Ghana cocoa farms. *Appl. Ecol.* **13**: 123-144.
- Majer J.D. 1993. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia, its structure and influence on arthropod diversity. In *Hymenoptera and Biodiversity* (LaSalle J. and Gauld I.D eds). CAB International, Wallingford, UK, pp. 115-141.
- Markin G.P. 1970. Food distribution within laboratory colonies of the Argentine ant, *Tridomyrmex humilis* (Mayr). *Insectes Soc.* **17(2)**: 127-158.
- Martin S. and Drijfhout F. 2009. A review of ant cuticular hydrocarbons. *J. Chem. Ecol.* **35**: 1151-1161.
- Martin S.J., Helanterä H. And Drijfhout F.P. 2008. Colony-specific hydrocarbons identify nest mates in two species of *Formica* ant. *J. Chem. Ecol.* **34**: 1072-1080.
- McGlynn T.P. 1999a. The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. *Journal of Biogeography*. **26**: 535-548.
- McGlynn T. P. 1999b. Non-Native ants are smaller than related native ants. *Am. Nat.* **154**: 690–699.
- McGlynn T. P. 2000. Do lanchester's laws of combat describe competition in ants? *Behavioral Ecology*. **11 (6)**: 686-690.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Mckey D. 1974. Ant-plants: selective eating of an unoccupied *Barteria* by a *Colobus* monkey. *Biotropica*. **6**: 269–270.
- Mckey D. 1984. Interaction of the Ant-Plant *Leonardoxa africana* (Caesalpiniaceae) with its obligate inhabitants in a Rainforest in Cameroon. *Biotropica*. **16(2)**: 81-99.
- Mckey D., Gaume L. et Dalecky A. 1999. Les symbioses entre plantes et fourmis arboricoles. *Année Biol.* **38**: 169-194.
- Mckey D.B. 2000. *Leonardoxa Africana* (Leguminosae: Caesalpinioideae): a complex of mostly allopatric subspecies. *Adansonia*. **22**: 71-109.
- Meier R.E. 1994. Coexisting patterns and foraging behaviour of introduced and native ants (Hymenoptera Formicidae) in the Galapagos Islands (Ecuador). In *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species* (Williams D.F. eds). Westview Press, Boulder, CO.332 p., pp. 44-62.
- Mercier J.L. 1997. Les communications sociales chez la fourmi *Polyrhachis laboriosa* (Hymenoptera : Formicidae). Ph.D.*Thesis*, Université Paris XIII, Paris, France, 252 pp.
- Mercier J.L. 1999. Territorialité et agressivité intra- et interspécifique dans les mosaïques de fourmis arboricoles. *Année Biol.*, **38** : 149-168.
- Mikheyev A.S., Tchignoumba L., Henderson A. and Alonso A. 2008. Effect of propagule pressure on the establishment and spread of the little fire ant *Wasmannia auropunctata* in a Gabonese oilfield. *Diversity and distrib.*, **14**: 301-306.
- Mikissa J.B., Delabie J.H.C., Mercier J.L. and Fresneau D. 2008. Preliminary Assessment on the Interactions of *Wasmannia auropunctata* in Native Ant Communities (Hymenoptera: Formicidae) of a Mosaic Gallery Forest/Savannah in Lope National Park, Gabon. *Sociobiology*. **50(1)**: 207-218.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Morris J.R. and Steigman K.L. 1993. Effects of polygyne fire ant invasion on native of a Blackland Prairie in Texas. *The Southwestern Naturalist*. **38(2)**: 136-140.
- Morrison L.W. 1996. Community organization in recently assembled fauna : the case of Polynesian ants. *Oecologia*. **107**: 243-256.
- Morrison L.W. 1999. Indirect effects of phorid fly parasitoids on the mechanisms of interspecific competition among ants. *Oecologia*. **121**: 113-122.
- Morrison L.W. 2000. Mechanisms of *Pseudacteon* parasitoid (Diptera : Phoridae) effects on exploitative and interference competition in host *Solenopsis* ants (Hymenoptera : Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **93(4)**: 841-849.
- Morrison L.W. 2002. Long-term impacts of an Arthropod-community invasion by the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ecology*. **83(8)**: 2337-2345.
- Ness J.H. and Bronstein J.L. 2004. The effects of invasive ants on prospective ant mutualists. *Biological Invasions*. **6**: 445-61.
- O'Dowd D.J. and Hay M.E. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. *Ecology*. **61(3)**: 531-540.
- Oliveira P.S. 1997. The ecological function of extrafloral nectaries: Herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Funct. Ecol.* **11**:323–330.
- Orivel J. and Dejean A. 1999. Selection of epiphyte seeds by ant-garden ants. *Ecoscience*. **6**: 51-55.
- Passera L. 1994. Characteristics of tramp species. *In Exotic Ants : Biology, Impact, and Control of Introduced Species* (D.F. Williams, Ed.), Westview Press, Boulder, San Francisco et Oxford, pp.23-43.
- Passera L. et Aron S. 2005. Les fourmis : comportement, organisation sociale et évolution. *Les Presses scientifiques du CNRS*, Ottawa, Canada. 480 pp.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Passera L. 2006. La véritable histoire des fourmis. Editions Fayard, France. pp.303.
- Peakall R and Beattie A.J. 1995. Does ant dispersal of seeds in *Sclerolaena diacantha* (Chenopodiaceae) generate local spatial genetic structure? *Heredity*. **75**: 351-361.
- Pedersen J.S., Krieger M.J.B., Vogel V., Giraud T. and Keller L. 2006. Native supercolonies of unrelated individuals in the invasive argentine ant. *Evolution*. **60**(4): 782-791.
- Pfeiffer M., Huttenlocher H. and Ayasse M. 2009. Myrmecochorous plants use chemical mimicry to cheat seed-dispersing ants. *Functional Ecology*. DOI: 1111/j. 1365-2435.01661.X
- Porter S.D. Savignano D.A. 1990. Invasion of Polygyne Fire Ants decimates native ants and disrupts Arthropod community. *Ecology*. **71**(6): 2095-2106.
- Ramsey M. 1995. Ant pollination of the perennial herb *Blandfordia grandiflora* (Liliaceae). *Oikos*. **74**: 265-272.
- Raponda-Walker A. et Sillans R. 1995. Les plantes utiles du Gabon. Fondation Raponda-Walker. Centre Culturel Français, Libreville, pp. 614.
- Richard F.J., Hefetz A., Christides J.P., Errard C. 2004. Food influence on colonial recognition and chemical signature between nestmates in the fungus-growing ant *Acromyrmex subterraneus subterraneus*. *Chemoecology* **14**:9–16.
- Room P.M. 1971. The relative distributions of ants species in Ghana's cocoa farms. *Journal of Animal Ecology*. **40**(3): 735-751.
- Room P.M. 1975. Relative distributions of ant species in cocoa plantations in Papua New Guinea. *Journal of Applied Ecology*. **12**(1): 47-61.
- Roque-Albelo L., Causton C.E. and Mieleles A. 2000. The ants of Marchena Island, twelve years after the introduction of the little fire ant *Wasmannia auropunctata*. *Notic. Galapagos*. **61**: 17-20.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ross K.G. and Keller L. 1995. Ecology and evolution of social organization: insights from fire ants and other highly eusocial insects. *Annual Review of Ecology and systematics*. **26**: 631-656.
- Rosumek F.B., Silveira F.A.O., De S. Neves F., de U Barbosa N.P., Diniz L., Oki Y., Pezzini F., Fernandes G.W. and Cornelissen T. 2009. Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia*. DOI 10.1007/s00442-009-1309-x.
- Rowles A.D. and O'Dowd D.J. 2007. Interference competition by Argentine ants displaces native ants: implications for biotic resistance to invasion. *Biol. Invasions*. **9**: 73-85.
- Rudgers J.A. 2004. Enemies of herbivores can shape plant traits: Selection in a facultative ant–plant mutualism. *Ecology*. **85**:192–205.
- Santschi F. 1914. Formicides de l'Afrique occidentale et australe du voyage de M. le Professeur F. Silvestri. *Bollettino del Laboratorio di Zoologia generale e agraria (Portici, Italia)* **8**: 309-385.
- Santschi F. 1915. Descriptions de fourmis nouvelles d'Afrique et d'Amérique. *Annales de la Société Entomologique de France* **84** : 497-513.
- Schemske D.W. 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): an experimental analysis of ant protection. *Journal of Ecology*. **68**: 959-967.
- Schweitzer, A. 1931. The primeval forest. John Hopkins University Press, Baltimore, MD. 239 pp.
- Schweitzer, A. 1951. The animal world of Albert Schweitzer. Beacon Press, Boston, MA. 207 pp.
- Silberglied R. 1972. The little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, a serious pest in the Galapagos Islands. *Noticias Galapagos*. **19**: 13-15.
- Silvermann J. and Liang D. 2001. Colony disassociation following diet partitioning in a unicolonial ant. *Naturwissenschaften*. **88**: 73-77.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Smith F. 1852. Descriptions of some hymenopterous insects captured in India, with notes on their economy, by Ezra T. Downes, Esq., who presented them to the Honourable the East India company. *Annals and Magazine of Natural History*. **9**: 44-50.
- Solbrig O.T. and Cantino P.D. 1975. Reproductive adaptations in *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoidae) [Bruchidae beetle damage]. *Journal of the Arnold Arboretum*. **56(2)**: 185-210.
- Sorvari J., Theodora P., Turillazzi S., Hakkarainen H. and Sundström L. 2008. Food resources, chemical signalling, and nestmate recognition in the ant *Formica aquilonia*. *Behavioral Ecology* 10.1093/beheco/arm160.
- Steiner F.M., Schlick-Steiner B.C., Trager J.C., Moder K., Sanetra M., Christian E. and Stauffer C. 2006. Tetramorium tsushimae, a new invasive ant in North America. *Biol. Invas.* **8**: 117-123.
- Stuart. and Adams (eds.) 1990. Biodiversity in Sub-Saharan Africa and its Islands: Conservation, Management and Sustainable Use. Occasional papers of the IUCN Species Survival Commission N° 6.
- Suarez A.V., De Moraes C. And Ippolito A.1998. Defense of *Acacia collinsii* by an Obligate and Nonobligate Ant Species: the Significance of Encroaching Vegetation. *Biotropica*. **30(3)**: 480-482.
- Suarez A.V., Tsutsui N.D., Holway D.A. and Case T.J. 1999. Behavioral and generic differentiation between native and introduced populations of the Argentine ant. *Biological Invasions*. **1**: 43-53.
- Suarez A.V., Holway D.A., Liang D., Tsutsui N.D. and Case T.J. 2002. Spatiotemporal patterns of intraspecific aggression in the invasive Argentine ant. *Animal Behaviour*. **64**: 697-706.
- Tennant L.E. 1994. The ecology of *Wasmannia auropunctata* in primary tropical rainforest in Costa Rica and Panama. In *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. (D.F. Williams Ed.), Westview Press, Boulder, CO, pp. 80-90.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Tennant L.E. and Porter S.D. 1991. Comparison of diets of two fire ants species (Hymenoptera: Formicidae): solid and liquid components. *Journal Entomol. Sci.* **26**:450-465.
- Thomas M.L., Payne-Makrisâ C.M, Suarez A.V, Tsutsui N.D. and Holway D.A. 2006. When supercolonies collide: territorial aggression in an invasive and unicolonial social insect. *Molecular Ecology*, **15**: 4303-4315.
- Traniello J.F.A. 1989. Foraging strategies of ants. *Annu. Rev. Entomol.* **34**: 191-210.
- Tschinkel W. R. 1998. An experimental study of pleometrotic colony founding in the fire ant, *Solenopsis invicta*: what is the basis for association? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **43**: 247-257.
- Tsutsui N.D., Suarez A.V., Holway D.A. and Case T.J. 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *PNAS.* **97(11)**: 5948-5953.
- Tsutsui N.D., Suarez A.V., Holway D.A. and Case T.J. 2001. Relationships among native and introduced populations of the Argentine ant (*Linepithema humile*) and the source of introduced populations. *Molecular Ecology.* **10**: 2151-2161.
- Tsutsui N.D. and Suarez A.V. 2003. The Colony Structure and Population Biology of Invasive Ants. *Conservation Biology.* **17(1)**: 48-58.
- Tsutsui N.D., Kauppinen S.N., Oyafuso A.F. and Grosberg R.K. 2003. The distribution and evolutionary history of Wolbachia infection in native and introduced populations of the invasive argentine ant (*Linepithema humile*). *Molecular Ecology.* **12**: 3057-3068.
- Tutin C.E.G. and Fernandez M. 1984. Nationwide census of gorilla (*Gorilla g. gorilla*) and chimpanzee (*Pan t. troglodytes*) populations in Gabon. *American Journal of Primatology.* **6**:313-336.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ulloa-Chácon P. 1990. Biologie de la reproduction chez la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae). *Ph.D. thesis*, Université de Lausanne, Faculté des Sciences.
- Ulloa-Chacón P. and Cherix D. 1990. The little fire ant *Wasmannia auropunctata* R. (Hymenoptera: Formicidae). pp. 281-289. In a world perspective (R.K. Vander Meer, K. Jaffee and A. Cedeño eds.), Applied Myrmecology. Westview Press, Boulder, CO.
- Vander Meer R.K., Morel L. 1998. Nestmate recognition in ants. In: *Pheromone Communication in Social Insects* (eds Vander Meer RK, Breed M, Winston M, Espelie KE), pp.79-103. Westview Press, Boulder, Colorado
- Vanderwoude C., Lobry de Bruyn L.A. and House A.P.N. 2000. Response of an open-forest ant community to invasion by the introduced ant, *Pheidole megacephala*. *Austral Ecology*. **25(3)**: 253-259.
- Vitousek P.M., D'Antonio C.M., Loope L.L. and Westbrooks R. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*. **84(5)**: 468-478.
- Vonshak M., Dayan T., Foucaud J., Estoup A. and Hefetz A. 2009a. The interplay between genetic and environmental effects on colony insularity in the clonal invasive little fire ant *Wasmannia auropunctata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63: 1667-1677.
- Vonshak M., Dayan T., Ionescu-Hirsh A., Freidberg A. and Hefetz A. 2009b. The little fire ant *Wasmannia auropunctata*: a new invasive species in the Middle East and its impact on the local arthropod fauna. *Biological Invasions* DOI 10.1007/s10530-009-9593-2.
- Wagner D., Tissot M., Cuevas W. and Gordon D.M. 2000. Harvester ants utilize cuticular hydrocarbons in nestmate recognition. *J Chem Ecol* **26**:2245–2257.
- Walker K.L. 2006. Impact of the little Fire Ant, *Wasmannia auropunctata*, on Native Forest Ants in Gabon. *Biotropica* **38 (5)**: 666-673.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Walsh D. P., Henschel P., Kate A., Tutin C. E. G., Telfer P. and Sally A. L. 2004. Logging Speeds Little Red Fire Ant Invasion of Africa. *Biotropica*. **36 (4)**: 637-641.
- Ward P.S. 1987. Distribution of the introduced Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) in natural habitats of the lower Sacramento Valley and its effects on the indigenous ant fauna. *Hilgardia*. **55(2)**: 1-19.
- Ward P.S. 1990. The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): generic revision and relationship to other formicids. *Systematic Entomology*. **15**: 449-489.
- Wetterer J.K. 1997. Alien ants of the Pacific Islands. *Aliens*. **6**: 3-4.
- Wetterer J.K. 1998. Nonindigenous ants associated with geothermal and human disturbance in Hawai'i Volcanoes National Park. *Pac. Sci.* **52(1)**: 40-50.
- Wetterer J. K., Walsh P. D. and White L. J. T. 1999. *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae), a destructive tramp ant, in wildlife refuges of Gabon. *Afr. Entomol.* **7**: 292-295.
- Wetterer J.K. and Porter S.D. 2003. The little Fire Ant, *Wasmannia auropunctata*: Distribution, impact and control. *Sociobiology*. **41(3)**: 1-41.
- Wheeler W.M. 1919. A singular neotropical ant (*Pseudomyrma filiformis* Fabricius). *Psyche*. **26**: 124-131.
- Wheeler W.M. 1922. A synonymic list of the ants of the Ethiopian region. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **45**: 711-1004.
- Wheeler G.C. and Wheeler J. 1985. A simplified conspectus of the Formicidae. *Trans. Of the Am. Ent. Soc.* **111**: 255-264.
- White F. 1983. The vegetation of Africa: a descriptive memoir to accompany the Unesco/AETFAT/ UNSO vegetation map of Africa. *Natural Resources Research*. UNESCO, Paris, France.
- Williams D.F. 1994. Exotic ants: Biology, Impact, and control of introduced species. Boulder, CO: Westview Press. pp. 332.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Wilson E.O. 1971b. Competitive and aggressive behaviour. *In Man et Beast: Comparative Social Behavior* . (J.F. Eisenberg et W. Dillon Eds.), Smithsonian Institute Press.
- Yu D.W. and Pierce N.E. 1998. A castration parasite of an ant-plant mutualism. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **265**: 375-382.
- Yu D. W. 2001. Parasites of mutualisms. *Biol. Journal of the Linnean Society.* **72**: 529–546.
- Yumoto T. and Maruhashi T. 1999. Pruning behaviour and intercolony competition of *Tetraoponera (Pachysima) aethiops* (Pseudomyrmecinae, Hymenoptera) in *Barteria fistulosa* in a tropical forest, Democratic Republic of Congo. *Ecol. Res.* **14**: 393-404.
- Zee J. and Holway D. 2006. Nest raiding by the invasive Argentine ant on colonies of the harvester ant, *Pogonomyrmex subnitidus*. *Insect. Soc.* **53**: 161-167.

Site Web consulté pour les images.

<http://www.myrmecos.net/index.html>

ANNEXES

ARTICES

Articles premier auteur

Article 1: MIKISSA J.-B., DELABIE J. H. C., MERCIER J.-L. & FRESNEAU D. Preliminary assessment on the Interactions of *Wasmannia auropunctata* in native ant communities (Hymenoptera:Formicidae) of a Mosaic Gallery Forest/Savannah in Lope National Park, Gabon. *Sociobiology* **50 (1)**: 207-218.

Article 2: MIKISSA J.-B., JEFFERY K., FRESNEAU D. & MERCIER J.-L. Interference of the mutualistic relationship between *Tetraoponera aethiops* (Smith) and *Barteria fistulosa* (Mast.) by the invasive little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Soumis à Biological Invasions).

ARTICLE 3: MIKISSA J.-B., DEVERS S., ERRARD C., HEFETZ A., FRESNEAU D. & MERCIER J.-L. Evolution of unicoloniality of *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera, Formicidae) in Gabon : what happens after one century ?
. (En préparation)

Article en collaboration

ARTICLE 4: Foucaud J., Orivel J., Loiseau A., Delabie J.H.C., Jourdan H, I Konghouleux D., Vonshak M., Tindo M., Mercier J.L., Fresneau D., **Mikissa J.B.**, McGlynn T., Mikheyev S.A., Oettler J., Estoup A. 2009. Worldwide invasion by the little fire ant: routes of introduction and eco-evolutionary pathways. *Dig Evol Applicat.* DOI 10.1111/j. 1752-4571.2010.00119.x

Communication

Mikissa J.B., Devers S., Errard C., Fresneau D., Mercier J.L. (2007). Etude de l'unicolonialité de *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera, Formicidae) au Gabon: analyses comportementale et chimique. Journées du GDR, 25-26 Octobre, Dijon, France.

Preliminary Assessment on the Interactions of *Wasmannia auropunctata* in Native Ant Communities (Hymenoptera: Formicidae) of a Mosaic Gallery Forest/Savannah in Lopé National Park, Gabon

by

Jean Bruno Mikissa¹, Jacques H. C. Delabie², Jean-Luc Mercier³ & Dominique Fresneau⁴

ABSTRACT

This study was carried out in a savannah/forest mosaic at the Lopé National Park, in Gabon. Ninety-six pitfall traps were used, 39 in gallery forest and 57 in savannah. The foragers of eighteen morph species were collected in both habitats: 16 in gallery forest and 15 in savannah. *Wasmannia auropunctata* is the most frequent in the gallery forest, recorded in 90% of the samples, against 55% in savannah. On the other hand, *Pheidole megacephala* was found in 80% of the samples, *Camponotus negus* in 75% and *Polyrhachis latispina* in 60%, all of them more frequent in savannah than in gallery forest. Generally speaking, the other species were found in both habitats, except *Camponotus sericeus* which forages only in the savannah. Interactions in the savannah are much more complex than in the gallery forest.

Key words: Gabon, Lopé National Park, forest-savannah mosaic, community, *Wasmannia auropunctata*.

INTRODUCTION

Ants constitute an especially diverse and ecologically important group whose social behavior and ecological dominance have been the subjects of intensive biological studies (Hölldobler & Wilson 1990; Passera & Aron

¹SCBD de Paris 13 Nord, LEEC UMR-CNRS n° 7153, 99, av. J.B. Clément F-93430 Villetaneuse, France. École Nationale des Eaux et Forêts (ENEF), BP 6652, Libreville, Gabon. Jmikissa@caramail.com

²UPA Laboratório de Mirmecologia, Convention UESC/CEPLAC, Centro de Pesquisas do Cacau, C.P. 07, 45600-000 Itabuna, Bahia, Brazil. delabie@cepec.gov.br

³Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, UMR CNRS 6035, Université de Tours, Tours Cedex 1, France. jean-luc.mercier@univ-tours.fr

⁴SCBD de Paris 13 Nord, LEEC UMR-CNRS n° 7153, 99, av. J.B. Clément F-93430 Villetaneuse, France. DominiqueFresneau@leec.univ-paris13.fr

2006). They include around 11,000 described species, but more or less the same number of species remain to be discovered, principally in the tropics (Hölldobler & Wilson 1994; antbase.org, consulted on 12.02.2007). Ants have been considered as an ecological group of special interest given their properties as indicators of biodiversity (Roth *et al.* 1994), disturbance (Burbidge *et al.* 1992; Brown 1989; Delabie *et al.* 2006) and rehabilitation or successional stages in ecosystems (Majer 1983, 1985, 1992; Cabrera & Jaffe 1993; Roth *et al.* 1994).

Gallery forests grow along the banks of rivers where they lodge a range of animal species which live close to the water. This kind of forest exists in large forest formations, but they naturally expand in the savannah biome following the rivers. During the long dry periods that touched Africa, those gallery forests regularly played an important role allowing many animal and plant species to survive outside large forest refuges (White & Abernethy 1996).

In Gabon, 310 ant species in 56 genera were recorded from Monts Doudou, which has the highest species richness of ants yet recorded in Africa (Fisher 2004). Lévieux (1983) affirmed that there are around 120 underground and soil dwelling species in Ivory Coast savannas while only about 30 in forest grounds. The ant fauna of these areas, particularly their community structure, has been poorly studied (Lévieux 1983). Several types of forest savannah mosaic coexist in Lopé National Park, one of the thirteen parks created recently in Gabon, where entomological studies were seldom carried out until now. This situation is astonishing, since Gabon is one country of the Congo Basin that has the best potential for conservation of African animal and vegetal diversity (Walker 2006), while its biodiversity remains almost unknown in the country.

Biological invasions in this region have also gone largely unexamined, one of the most relevant is that of the Neotropical ant *Wasmannia auropunctata*. This species, which is both an opportunistic and efficient competitor, is able to displace the local myrmecofauna (e.g., Ulloa-Chacón & Cherix 1990). High populations of *W. auropunctata* have been related to marked reductions of other ant species, and also impacts on reptiles and mammals, especially in regions where it has been introduced, such as the Galapagos islands, New Caledonia, Vanuatu and Gabon (Clark *et al.* 1982; Wetterer *et al.* 1999; Lebreton *et al.* 2003), and also in agricultural lands in its native range, such

as cocoa farms in Brazil (Delabie 1988, Majer *et al.* 1994). The first record of *W. auropunctata* infestation in Africa is dated 1913, in the Gabonese capital of Libreville (Santschi 1914). Furthermore, several undocumented sources (Mikissa, pers. obs.) suggest a secondary voluntary introduction in cocoa farms in Gabon around 1920 to protect cacao culture against its insect pests. In Cameroon, Bruneau de Miré (1969) reported *W. auropunctata*'s occurrence near Kribi (02°50'N, 09°50'E). In this area, *W. auropunctata* was used as a biological control agent for some insect pests, such as cocoa capsids (Hemiptera; Miridae).

In Gabon, with no native competitors, *W. auropunctata* spread progressively throughout the country, threatening the animal biodiversity. *Wasmannia auropunctata* usually forms aggregations of nests on leaves of the exceptionally thick understory vegetation. It becomes difficult to walk through some zones of heavy infestation, such as Airport forest at Lopé, without having a physical contact with *W. auropunctata* and, consequently, suffering numerous painful stings (Walsh *et al.* 2004). The occurrence of *W. auropunctata* at Lopé was first recorded in 1982, in the garage area of a logging camp recently abandoned, which later became the first gorilla study area of the Station d'Etudes des Gorilles et Chimpanzés (SEGC). Villagers confirm that *W. auropunctata* was absent locally until logging roads were drawn during the 1970s (Walsh *et al.* 2004).

Here, we focused on the spread of *W. auropunctata* in the Gabonese savannah biome, aiming to understand its interactions with the ant communities in the gallery forest / savannah mosaics.

METHODS

Study area

The study was conducted in July 2006 at the Lopé National Park, Gabon (0°10'S to 0°16'S 11°33'E to 11°39'E). This park covers 5,000 km² and is characterized by an equatorial climate (Af- according Köppen's classification) due to its proximity to the Chaillu Massif Chain. The average temperatures oscillate between 27°C and 31°C in April (the hotter month) and 20°C and 22°C in July (the colder month). The average precipitation is around 1500mm/year. The vegetation represents roughly 85% tropical forest and 15% savannah and forest/savannah mosaic (Tutin & Fernandez, Pers. Com. 2002).

The sites for the study of *W. auropunctata*' spread were forest galleries and savannas along the Lopé, Mingoumé and Offoué rivers (Fig. 1).

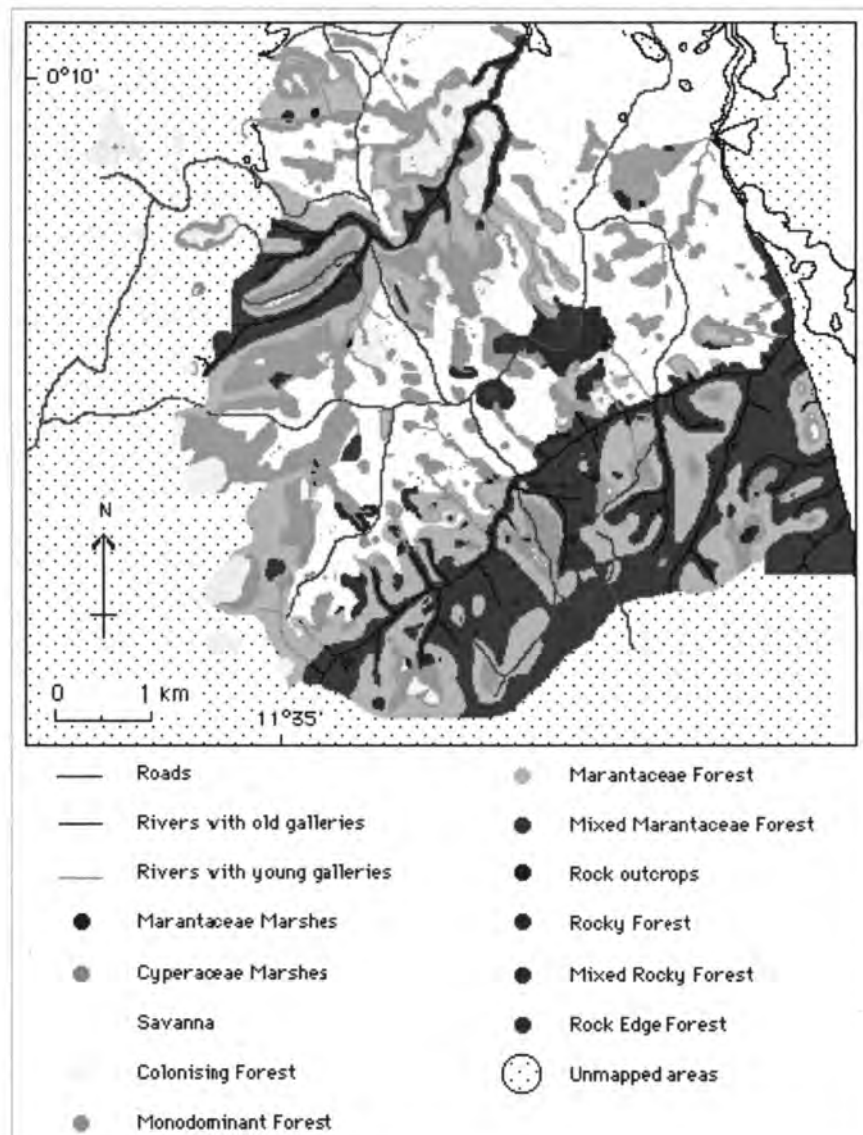


Fig.1. Mosaic Savannah/Forest in Lopé Park, Gabon.

Sampling of the ant community

Ants were sampled for each gallery forest savannah system in three different sites. Three linear transects, extending perpendicularly to the river from the river margins to 100m inside the savannah, were drawn in parallel in each gallery forest savannah. The pitfall traps consisted of plastic containers (25 mm internal diameter). They were half filled with a mixture of soapy water and rock salt (Bestelmeyer *et al.* 2000; Basset *et al.* 2004). During the experiment, 96 pitfall traps were placed along the transects at intervals of 10m between traps. Traps were left in the field for three days.

The ants were preserved in 90% alcohol for further mounting and identification at the laboratory. Vouchers are conserved in the collections of Ecole Nationale des Eaux et Forêts (ENEF) at Libreville, Gabon, and at the Mirmecology Laboratory (CPDC), CEPEC/CEPLAC, at Ilhéus, Bahia, Brazil.

Statistical analyses

The relative frequency of each ant species was calculated as a function of the number of traps where it was recorded in each area (savannah and gallery forest). For the data analysis we considered only the ants occurring in up to 5% of the traps, for a total of nine species. The positive or negative interactions between species (species foraging in the same areas) were tested by Chi² analysis with Yates' correction, which is an adaptation of the Room's model (1971) used to study associations between ants which form species mosaics in cocoa plantations in Papua New Guinea, Brazil and other countries (Room 1971; Majer *et al.* 1994).

The number of times where each species respectively showed significant ($p < 0.05$) positive or negative associations with another species was then totalled and the Index of Dominance (ID) (Majer *et al.* 1994) was calculated as follows:

$$\text{Index of dominance (ID)} = (N - P) / (N + P)$$

where N is the number of negative associations and P is that of positive associations.

When $ID < -0.8$, the ant species is qualified as non dominant, whether ID is between -0.8 and $+0.8$, the ant species is said to be sub dominant and when $ID > +0.8$ the species is considered dominant.

RESULTS

Ant species richness in savannah and in gallery forest

A total of 18 ant species or morpho-species was recorded during the study, 16 from the gallery forest and 15 in savannah, belonging to nine genera (Table 1). The most represented subfamily was Formicinae (10 species), followed by Myrmicinae (7 species) and Ponerinae (1 species).

Distribution of *Wasmannia auropunctata* and other ants

Fig. 2 shows the relative frequency of the ants which numerously dominate the gallery forest or the savannah. *Wasmannia auropunctata* is present in up to 90% of the pitfall traps in the gallery forest while in the savannah it is present in only 55%. In contrast, *Pheidole megacephala* and *Camponotus negus* are more frequent in the savannah than in the gallery forest: 80% and 75% in savannah, respectively, and 20% and 22% in gallery forest, while *Camponotus sericeus* occurs only in the savannah.

Table 1. Ant species recorded through pitfall trapping at Lopé National Park, Gabon, July 2006.

Species	gallery forest	savannah
Formicinae		
<i>Camponotus brutus</i>	+	-
<i>Camponotus</i> sp. cf. <i>acvapimensis</i>	+	+
<i>Camponotus</i> sp. gp. <i>maculatus</i>	+	+
<i>Camponotus</i> (<i>Myrmosericus</i>) sp.	+	-
<i>Camponotus negus</i>	+	+
<i>Camponotus sericeus</i>	-	+
<i>Camponotus chapini</i>	-	+
<i>Paratrechina longicornis</i>	+	+
<i>Polyrhachis latispina</i>	+	+
<i>Polyrhachis nigritana</i>	+	+
Ponerinae		
<i>Odontomachus troglodytes</i>	+	+
Myrmicinae		
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger) 1863	+	+
<i>Pheidole megacephala</i>	+	+
<i>Pheidole</i> sp.1	+	+
<i>Cataulacus guinensis</i>	+	-
<i>Monomorium</i> sp.1	+	+
<i>Crematogaster cuvierae</i>	+	+
<i>Crematogaster</i> sp.1	+	+

Table 2. Status and Index of dominance of some ants in Lopé gallery forest and savannah areas, Gabon, July 2006.

Species	Savannah		Gallery forest	
	Index of dominance	Status	Index of dominance	Status
<i>Wasmannia auropunctata</i>	0.51	Sub-dominant	0.77	Sub-dominant
<i>Odontomachus troglodytes</i>			-0.14	Sub-dominant
<i>Camponotus</i> sp. cf. <i>acvapimensis</i>	0.13	Sub-dominant	-0.18	Sub-dominant
<i>Pheidole megacephala</i>			-0.25	Sub-dominant
<i>Polyrhachis latispina</i>			-0.27	Sub-dominant
<i>Paratrechina longicornis</i>	0.71	Sub-dominant		
<i>Camponotus sericeus</i>	0.28	Sub-dominant		
<i>Camponotus</i> sp. gp. <i>maculatus</i>	0.05	Sub-dominant		
<i>Camponotus negus</i>	-0.21	Sub-dominant	-0.33	Sub-dominant

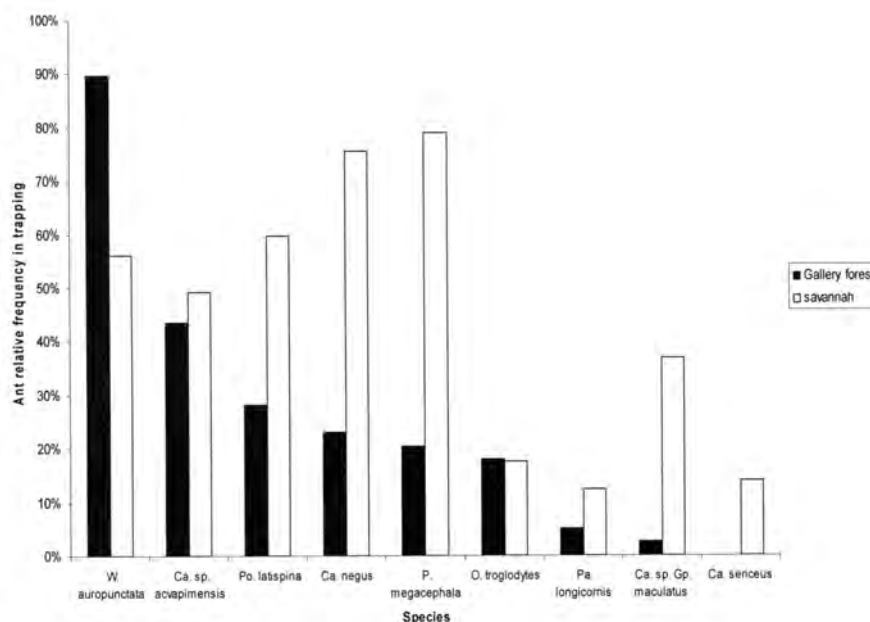


Fig.2. Relative frequency of ants in Lopé National Park savannah and gallery forest, July 2006, pitfall trapping.

Interspecific interactions

Table 2 exhibits the status of the species in each area as well as their index of dominance (ID). In both areas, all species obtained a sub-dominant score: none of the studied ants appear to be exclusive to any one territory..

Fig. 3 shows positive and negative significant interactions ($p < 0.05$) between the referred ants. More interspecific competition events occurred in

the savannah than in the gallery forest. In the savannah we noted four pairs of species with positive interactions (*W. auropunctata*/ *Camponotus* sp. cf. *acvapimensis*, *Camponotus* sp. gp. *maculatus*/ *C. sericeus*, *C. sp. cf. acvapimensis*/ *C. negus* and *C. negus*/ *C. sp. gp. maculatus*), against three in gallery forest (*W. auropunctata*/ *O. troglodytes*, *Polyrhachis latispina*/ *C. sp. cf. acvapimensis* and *Po. latispina*/ *C. negus*.)

The other observed interactions are negative, meaning that two given species are found together less frequently than would be expected by random sampling. *W. auropunctata* interacts negatively in the savannah with *C. sericeus* ($\text{Chi}^2 = 5.85$, $p < 0.0157$), *Paratrechina longicornis* ($\text{Chi}^2 = 3.90$, $p < 0.0482$) and *C. sp. gp. maculatus* ($\text{Chi}^2 = 16.27$, $p < 0.001$). Furthermore,

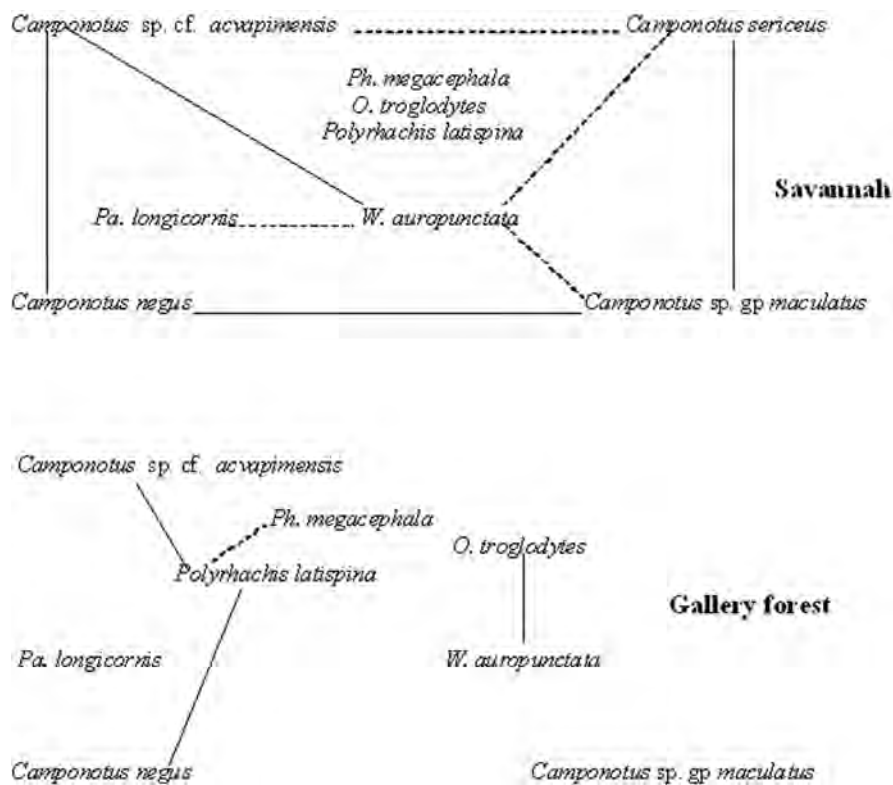


Fig.3. Representations of positive (solid lines) and negative (broken lines) interactions between ants at Lopé National Park, in savannah and gallery forest, following Room's model (1971).

C. sp. cf. acvapimensis shows a negative interaction with *C. sericeus* ($\text{Chi}^2 = 6.02, p < 0.0141$).

In the gallery forest, only a single significant negative interaction ($\text{Chi}^2 = 3.91, p < 0.0480$) exists, between *Ph. megacephala* and *Po. latispina*. The other species found have no significant interactions between them or with others (*Pa. longicornis* and *C. sp. gp. maculatus*) that show interactions with other ants on the savannah.

DISCUSSION

Distribution and specific richness

As we found the savannah to be richer in species than the gallery forest, our result corroborates Kolo's (2006) results for the Ivory Coast, but contrasts with Lévieux (1983) due obviously to our different methods of trapping. The ants *C. sp. cf. acvapimensis*, *C. sp. gp. maculatus*, *Ph. megacephala* and *O. troglodytes* have their nests between 0 and 50 cm in the savannah grounds as Lévieux (1983) observed, while *C. sericeus* is tree-dwelling ant typical of savannah (Delage, 1971). The exotic little fire ant *W. auropunctata* is found in savannah at 60 m from the river margins, a little longer than the observation of Walker (2006) who found *W. auropunctata* at 20-30 m. In savannahs, *W. auropunctata* was found under stones, in rolled dead leaves, corroborating that this ant is a true generalist in the choice of its nest sites (Ulloa-Chacón and Cherix 1990; Young 1986; Blüthgen *et al.* 2000).

Wasmannia auropunctata's interactions with other ants

Our results made evident that interspecific competition is stronger in savannah than in gallery forest. In fact, it appears that a competition occurs for foraging areas between *W. auropunctata* and *C. sericeus*, since both of them dwell on the savannah trees and forage on the ground. Furthermore, both ants forage in the soil in search of honeydew produced by mealybugs living on roots. In particular, *W. auropunctata* utilizes Homoptera honeydew as up to 60% of its food source (Clark *et al.* 1982; Mikissa pers. obs.). Finally, *W. auropunctata* interacts negatively with *P. longicornis*, as shown by the traditional use of the latter by local human populations aiming at controlling *W. auropunctata* expansion. This form of control is highly successful according to the villagers. In a Neotropical rainforest within the natural range of *W.*

auropunctata, Tennant (1994) found that several other ants, particularly of the genus *Pheidole*, compete successfully with *W. auropunctata* and can keep its population density naturally low (Le Breton *et al.* 2003). Despite negative interactions, *W. auropunctata* coexists with several native ant species, overlapping ant species with similar dietary requirements and foraging behaviors (Le Breton *et al.* 2003).

ACKNOWLEDGMENTS

This research was made possible through financial support from the Tropical Ecological Research Institute of Gabon (IRET) and the Wildlife Conservation Society (WCS) Gabon. The first author thanks particularly Ludovic Ngok Banak, Max Ondo, Yves Mihindou, Kath Jeffery and Kate Abernethy for technical and moral support. He is grateful too for all field assistants who subjected themselves to stings of *W. auropunctata*. JHCD is supported by a grant of CNPq (Brazil) and participated in this study as an Invited Professor at IRBI, Université François Rabelais, Tours (France).

LITERATURE CITED

- Basset, Y., J. F. Mavoungou, J. B. Mikissa, O. Missa, S. E. Miller, R. L. Kitching & A. Alonso 2004. Discriminatory power of different arthropod data sets for the biological monitoring of anthropogenic disturbance in tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13: 709-732.
- Bestelmyer, B., D. Agosti, L. Alonso, R. Brandao, W. Brown, J. H. C. Delabie & R. Silvestre 2000. Field techniques for the study of ground-dwelling ants. *In*: Agosti, D., J. D. Majer, L. E. Alonso & T. Schultz (eds.), *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington 122-154 pp.
- Blüthgen, N., M. Verhaagh, W. Goitia & N. Blüthgen 2000. Ant nests in tank bromeliads- an example of non-specific interaction. *Insectes Soc.* 47: 313-6.
- Brown, K. Jr. 1989. The Conservation of Neotropical environments. Insects as indicators, *In*: Collins, N. M. & J. A. Thomas (eds.), *The conservation of insects and their habitats. Fifteenth symposium of Royal entomological Society of London*. Academic Hartcourt Brace Jovanovich Pubs, London pp. 354-404.
- Bruneau De Miré, P. 1969. Une fourmi utilisée au Cameroun dans la lutte contre les mirides du cacaoyer : *Wasmannia auropunctata* Roger. *Café Cacao Thé* 13 : 209-212.
- Burbidge, A. H., K. Leicester, S. McDavitt & J. D. Majer 1992. Ants as indicators of disturbance at Yanchep National Park, Western Australia. *J. R. Soc. W. A.* 75: 89-95.

- Cabrera, M. & K. Jaffé 1993. Hormigas como bioindicadoras de la velocidad de recuperación de ecosistemas. *In*: Sociedad Venezolana de Entomología (eds.), Resúmenes V Congreso Latinoamericano y XIII Congreso Venezolano de Entomología, Paríamar, Venezuela pp. 204.
- Clark, D. B., C. Guayasamín, O. Pazmiño, C. Donoso & Y. Pérez de Villacís 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica* 14:196-207.
- Delabie, J. H. C. 1988. Ocorrência de *Wasmannia auropunctata* (Roger, 1863) (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) em cacauais na Bahia, Brasil. *Rev. Theobroma* 18: 29-37.
- Delabie, J. H. C., V. R. L. M. Paim, I. C. Nascimento, S. Campiolo & C. S. F. Mariano 2006. As formigas como indicadores biológicos do impacto humano em manguezais da costa sudeste da Bahia. *Neotropical Entomology* 35 (5): 602-615.
- Delage-Darchen, B. 1971. Contribution à l'étude écologique d'une savane de Côte-d'Ivoire (Lamto). Les fourmis des strates herbacées et arborées. *Biologia Gabonica* 7:461-496.
- Fisher, B. L. 2004. Monts Doudou, Gabon : A floral and faunal inventory with reference to elevational variatio., California Academy of Sciences, San Francisco, California, pp. 295.
- Hölldobler, B. & E. O. Wilson 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732 pp.
- Hölldobler, B. & E. O. Wilson 1994. *Journey to the Ants: A story of Scientific Exploration*. The Belknap Press of Harvard University Press. 247 pp.
- Kolo, Y. 2006. Dynamique spatiale et diversité des fourmis de la litière et du sol dans une mosaïque forêt-savane en Côte-d'Ivoire. Phd. thesis, Université Paris IV Pierre et Marie Curie. Pp. 150.
- Le Breton, J., J. Chazeau & H. Jourdan 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.
- Lévieux, J. 1977. La nutrition des fourmis tropicales: V.- Eléments de synthèse. les modes d'exploitation de la biocénose. *Insectes Sociaux* 3 : 235-260.
- Lévieux, J. 1983. Le rôle des fourmis du sol dans les réseaux trophique d'une savane humide et d'une forêt hygrophile de Côte d'Ivoire. *Bulletin de la Société de Zoologie de France* 108: 35-36.
- Majer, J. D. 1983. Ants: bio-indicators of mine-site rehabilitation, land use and land conservation. *Environ. Management* 7 (4): 375-383.
- Majer, J. D. 1985. Recolonisation by ants of rehabilitated mineral sand mines on North Stradbroke Island, Queensland, with particular reference to seed removal. *Austr. J. Ecol.* 10 : 31-48.
- Majer, J. D. 1992. Ant recolonization of rehabilitated bauxite mines of Pocos de Caldas. Brazil. *J. Trop. Ecol.* 8: 97-108.

- Majer, J. D., J. H. C. Delabie & M. R. B. Smith 1994. Arboreal community patterns in Brazilian cocoa farms. *Biotropica* 26 (1): 73-83.
- Passera, L. & S. Aron 2006. Les fourmis, comportement, organisation sociale et évolution. Ottawa: Presses Scientifiques du CNRC, 480pp.
- Roth, D. S., I. Perfecto & B. Rathcke 1994. The effects of management systems on ground foraging ant diversity in Costa Rica. *Ecol. Appl.* 4 (3): 423-436.
- Room, P. M. 1971. The relative distribution of ants species in Ghana's cocoa farms. *Journal of Animal Ecology* 40: 735-751.
- Santschi, F. 1914. Formicides de l'Afrique occidentale et australe du voyage de M. le Professeur F. Silvestri. *Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria (Portici, Italia)* 8:309-385.
- Tennant, L. E. 1994. The Ecology of *Wasmannia auropunctata* in primary tropical rainforest in Costa Rica and Panama. *In*: Williams, D. F. ed., *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, CO. 80-90 pp.
- Ulloa-Chacón, P. & D. Cherix 1990. Perspectives on control of the fire ant (*Wasmannia auropunctata*) on the Galapagos Islands, *In*: D. F. Williams (ed.), *Exotic Ants: Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, CO. pp. 63-72. .
- Walker, K. L. 2006. Impact of the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, on native forest ants in Gabon. *Biotropica* 38 (5): 666-673.
- Walsh, D. P., P. Henschel, A. Kate, C. E. G. Tutin, P. Telfer & A. L. Sally 2004. Logging speeds little red fire ant invasion of Africa. *Biotropica* 36 (4): 637-641.
- Wetterer, J. K., P. D. Walsh & L. J. T. White 1999. *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae), a destructive tramp-ant, in wildlife refuges of Gabon.. *Afr. Entomol.* 7: 292-295.
- White, L. J. T., K. Abernethy 1996. Guide de la végétation de la Réserve de la Lopé. Multipress-Gabon. 229pp.
- Young, A. M. 1986. Notes on the distribution and abundance of ground and arboreal-nesting ants (Hymenoptera : Formicidae) in some Costa Rican cacao habitats. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 88 : 550-71.



Interference of the mutualistic relationship between *Tetraponera aethiops* (Smith) and *Barteria fistulosa* (Mast.) by the invasive little fire ant *Wasmannia auropunctata*

J. Bruno Mikissa^{1,2}, Kath Jeffery³, Dominique Fresneau¹ and J.L. Mercier⁴

¹ Université Paris 13 Nord, LEEC EA-4443, 99, av. J.B. Clément F-93430 Villetaneuse, France.

² École Nationale des Eaux et Forêts (ENEF), BP 3960, Libreville, Gabon.

³ Centre International de Recherche Médical de Franceville BP 769 Franceville, Gabon.

⁴ Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, UMR CNRS 6035, Université de Tours, Tours Cedex 1, France.

Corresponding author : J. Bruno MIKISSA, Tél : 0033149403261 ; Tél: 0024107492389 Fax : email : bruno.mikissa@leec.univ-paris13.fr.

Abstract

The mutualistic relationship between *Tetraponera aethiops* Smith (Pseudomyrmecinae) and *Barteria fistulosa* allows the ants to both continuously clean the leaves of the plant and attack other herbivorous insects and even vertebrates. In return, the plant provides *T. aethiops* with permanent nesting sites in the form of hollow branches (domatia) In this study we evaluate the presence or absence of the native arboreal ant *T. aethiops* and the invasive ant *Wasmannia auropunctata* in the domatia of *B. fistulosa* trees at heights between 2 - 4 m in areas infested and not infested by *W. auropunctata*, in two localities in Gabon: Ekouk (an Okoumé reforestation area) and Lopé National Park. In addition, indeed to evaluate the capacity of *T. aethiops* to resist against *W. auropunctata* we recorded the presence of these ants on the trunks of *B. fistulosa* trees of different heights within areas infested and non-infested by *W. auropunctata* in Lopé National Park. In the infested areas (Wa+) at Ekouk and Lopé, *W. auropunctata* was present in 81% of 111 domatia and 50% of 118 domatia. While *T. aethiops* represented 1% of 111 domatia and 20% of 118 domatia respectively at Ekouk and Lopé.

Furthermore, in the (Wa+) area at Lopé, *W. auropunctata* was present in 100% of 19 trees < 1m in height, 97% of 101 trees 1- 5m in height, and 90% of 187 trees >5m in height. In this same area 100% of 19 *B. fistulosa* trees <1m, 77% of 101 *B. fistulosa* trees 1- 5m and 63% of 187 *B. fistulosa* trees <1m in height were invaded by lianas. These results suggest that *W. auropunctata* is capable of excluding the aggressive arboreal ant, *T. aethiops* from its host tree *B. fistulosa* and favourising the invasion of *B. fistulosa* by vines.

Keywords: interspecific competition, invasive ant, *Wasmannia auropunctata*, *Tetraponera aethiops*, *Barteria fistulosa*, mutualism.

Introduction

Ant-plant interactions are very diverse and are characterized by a variety of relationships from simple voluntary and non-specific associations (opportunistic mutualism) (McKey et al. 1999; Blüthgen et al. 2000b; Di Giusto et al. 2001; Rudgers 2004), to obligate and specific associations (symbiotic mutualism) (McKey et al. 1999; Stand 2003; Grangier, 2008). In the former case, ants regularly explore the foliage of the plant and exploit the energy-rich nectar produced by flowers and extra-floral nectaries (Oliveira 1997; Blüthgen et al. 2000a; Apple and Feener 2001; Rudgers 2004). In the case of stricter mutualistic relationships, the plant provides the ants nesting sites in the form of hollow branches (domatia) (Fiala and Maschwitz 1992b; Brouat et al. 2001) and often extra-floral nectar (Fiala and Maschwitz 1991) or lipid-rich food bodies (Fiala and Maschwitz 1992a; Heil et al. 2002; Dutra et al. 2006). In return, the ants protect the plant against insect herbivores (Gaume et al. 1997; Gaume and McKey 1998; Itino and Itioka 2001; Heil et al. 2001; Djiéto-Lordon et al. 2004; Rosumek et al. 2009) competing plants, such as lianas (Federle et al. 2002) and fungal pathogens (Letourneau 1998; Heil et al. 1999). African tropical forests are home to many cases of opportunistic mutualism but also obligate mutualism, such as *Petalomyrmex phylax* and *Leonardoxa africana* (McKey et al. 1999; Brouat et al. 2001). The ants continually rid its host plant of vines or plants that can compete with it (Bequaert 1922, Janzen 1972; Maruhashi and Yumoto 1999), also protecting against insect and mammalian herbivores (Dejean et al. 2008b ; Janzen 1972, McKey 1974).

Barteria fistulosa (Passifloraceae) is a small tree that grows in degraded or secondary forest, measuring up to 15m high and living in patches (Janzen 1972). Species of this genus are fast-growing pioneer plants that develop along forest edges and in Chablis (Yumoto and Maruhashi 1999), but also in areas of forest recolonization (Loumeto and Hüttel, 1997). *Barteria fistulosa* is one of four species of the genus and is characterized by an obligate association with very aggressive ants, *Tetraponera aethiops*, which it hosts (Breteler 1999; Djiéto-Lordon and Dejean 1999). *T. aethiops* lives exclusively on their host plant, establishing nests in domatia on branches and operating extra-floral nectar (Dejean et al. 2008a) as well as honeydew released by *Homoptera* that also inhabit the tree's domatia (Yumoto and Maruhashi 1999, White and Abernethy 1996; Mikissi obs. pers.).

Wasmannia auropunctata (Roger) (Myrmicinae) is known as the "little fire ant", and is native to South America, Central America and the Caribbean region (Kempf 1972). Its introduction to Gabon prior to 1913 is the earliest known introduction of *W. auropunctata* outside the Neotropics (Santschi 1914). The Gabonese populations are genetically similar to those found in Guadeloupe, New Caledonia and Tahiti (Foucaud et al. 2009). They are probably the origin of the Cameroonian population, where their expansion was facilitated by their use in the biological control of the Miridae (Bruneau de Mire 1969). Wherever they move, they have a negative impact on native biodiversity.

Wasmannia auropunctata is one of 17 ant species listed in the IUCN invasive species database, and is considered the second greatest global threat to biodiversity after habitat reduction (GISP 2008). It also causes adverse effects through skin bites which can affect humans, domestic mammals such as cats (Wetterer et al. 1999), and may affect wild animals such as elephants, bush pigs panthers and leopards (Wetterer et al. 1999; Walsh et al. 2004) Its impact on the diversity of local, terrestrial ants has been documented in Gabon (Walker 2006; Mikissa et al. 2008), but also the Galapagos Islands (Clark et al. 1982), New Caledonia (Jourdan 1997; Le Breton et al. 2003) and more recently in Israel (Vonshak et al. 2009).

However, the impacts of *W. auropunctata* invasions on arboreal ants is less well documented (Le Breton et al. 2005) and even less is known about ants in strict association with host plants, such as the case here between *B. fistulosa* and *T. aethiops*. *T. aethiops* is able to survive on *B. fistulosa* in the presence of other dominant ant species such as *Crematogaster striatula*, *Tetramorium aculeatum* and *Oecophylla longinoda* (Dejean et al. 2008a). This would suggest a capacity to resist invasive ant species.

Our study focuses on the impact of *W. auropunctata* on the *T. aethiops* - *B. fistulosa* association in *W. auropunctata* infested areas. We wanted to investigate (i) if *W. auropunctata* and *T. aethiops* can coexist (on the trunk or in the domatia) or whether they are mutually exclusive on *B. fistulosa* (ii) the impact of the presence of *W. auropunctata* on the development of *B. fistulosa*.

Materials and Methods

Sites of study.

The study was conducted in May 2006 and between March and August 2007 in two distinct locations separated by several hundred kilometres. Both areas were formerly disturbed and are regenerative, and *B. fistulosa* is abundant along the forest edges.

1. Ekouk, Gabon (0 ° 09'S 10 ° 32'E). The first study site comprises a patch of secondary forest in a former logging zone, replanted with rubber trees and bamboos and then abandoned, plus an area of Okoumé reforestation. The presence of *W. auropunctata* in the area has been reported since 1970 and in the rubber plantations since 1990. An area of non-infested Okoumé reforestation was selected as a control site.
2. Lopé National Park (0 ° 20'S 11 ° 60'E). The second study site comprises secondary forest which was logged until 1975, prior to the creation of the National Park in 2002. This area now forms a mature forest called "the airport forest" which is characterized by a high density of *W. auropunctata*, present since at least 1965 (Wetterer et al. 1999). The western part of this forest, however, is not infested with *W. auropunctata*: this area was selected again as a control site.

Study of the occupation of *B. fistulosa* trunks by ants and the presence of lianas in Lopé (Table 1).

This first study focused on 307 *B. fistulosa* trees located in an area where *W. auropunctata* was present (Wa+), and on 233 *B. fistulosa* trees in an area where it was absent (Wa-). Each sampled *B. fistulosa* tree was measured and ranked on a scale of size (<1m, 1-5m, > 5m). The presence of *W. auropunctata* was recorded through direct examination of the tree, and the presence of *T. aethiops* was noted after hitting the trunk of the tree. The health status of *B. fistulosa* was also assessed by noting the presence or absence of vines on the trunk and branches. Statistical analysis on the distribution of the two species of ants on *B. fistulosa* was carried out by Fisher's exact test, and on the health status of the tree by a Yates-corrected X² test using Statistica ® 6.0.

Occupation of *B. fistulosa* domatia by ants at Ekouk and Lopé (Table 2)

During the second study, a sample of 38 trees of *B. fistulosa* at heights between 2 - 4 m in Wa+ and Wa- areas was carried out in both sampling locations to test the ability of *W. auropunctata* to occupy domatia. All the branches of each tree were opened from base to apex with secateurs, thus enabling all the domatia to be sampled. Two types of domatia were distinguished: (i) domatia previously opened by *T. aethiops* and containing either queens, workers and eggs of *T. aethiops* or queens, workers and eggs of *W. auropunctata*, (ii) closed, intact domatia generated by the plant and not containing ants. We tested whether these domatia could be colonized by either ant species.

Domatia occupation was analyzed using permutation tests (StatXact ® 7.0 software) to compare means of two independent groups (in each locality, Lope or Ekouk).

Results

1) Occupation of *B. fistulosa* trunks by ants and the presence of lianas in Lopé.

The results of Fig. 1a and 1b, at the height of each tree, showed that:

- for trees <1m: in (Wa-) areas *T. aethiops* was poorly represented (17%); this was due to the absence of domatia on the host plant. In (Wa+) areas *T. aethiops* was totally absent, but the workers of *W. auropunctata* patrolled all the plants.
- for trees 1-5m: in (Wa-) areas, *T. aethiops* was present in 58% of the 152 trees surveyed, whereas in (Wa+) areas it occupied only 2% of trees and co-existed with *W. auropunctata* on 1% of trees. *W. auropunctata* occupied the remaining 97%. *T. aethiops* was therefore excluded from its host plant ($r = -0.81$, Fisher exact test, $p = 0.0006$).

- for trees > 5m: in (Wa-) areas, *T. aethiops* was present in 90% of 69 trees sampled, whereas in (Wa+) zones they occupied only 6% of trees and in 4% of these trees they coexisted with *W. auropunctata*. 90% of the remaining trees were occupied by *W. auropunctata*. The same exclusion was observed ($r\alpha = -0.78$, Fisher exact test, $p < 0.0001$) although a small number of colonies of *T. aethiops* were confined to the top of the tallest trees.

The displacement of *T. aethiops* was generally followed by the invasion of the host tree with vines (Fig. 2a and 2b):

- for trees <1m: in (Wa-) areas 100% of the trees were cleared of lianas whereas in (Wa+) areas all the trees were completely invaded with lianas.
- for trees 1-5m: in (Wa-) areas no tree was invaded with lianas, whereas 77% of sampled trees in (Wa+) areas were overgrown with creepers.
- for trees > 5m: in (Wa-) areas 10% of the trees were overgrown with vines, compared to 63% in (Wa+) areas.

The rate of occupancy of *B. fistulosa* by *T. aethiops* in (Wa+) areas is significantly lower than that observed in (Wa-) zones (X^2 Test corrected by Yates, $p < 0.0001$), and similarly, the percentage of trees overgrown with vines was significantly higher in (Wa+) zones than in (Wa-) zones (X^2 Test corrected by Yates, $p < 0.0001$) (Fig. 3a and 3b). The presence of lianas is negatively correlated with that of *T. aethiops* on the host tree ($r\alpha = -0.85$, X^2 test Fixed Yates, $p < 0.0001$).

2) Occupation of *B. fistulosa* domatia by ants at Ekouk and Lopé

Fig. 4 shows the rate of occupancy of *B. fistulosa* domatia by ants in (Wa+) and (Wa-) areas of Ekouk and Lopé.

- At Ekouk locality, *T. aethiops* occupied on average significantly less than 1% of the 111 domatia from 7 trees in the (Wa+) against 99% of the 73 sampled domatia on 6 trees in the (Wa-) area (permutation test, $p < 0.001$). However, in the (Wa+), 81% of these domatia were occupied by *W. auropunctata* and 18% were unoccupied.
- At Lopé locality, *T. aethiops* significantly occupied less than 20% of the 118 sampled domatia from 11 trees in the (Wa+) against 100% of the 308 domatia sampled on 14 trees in (Wa-) area (permutation test, $p < 0.0001$). While in the (Wa+), *W. auropunctata* occupied 50% of these domatia and 29% of them remained unoccupied.

The exclusion of *T. aethiops* by *W. auropunctata* seems to occur directly at *T. aethiops* nesting sites. Only intact domatia were safe from invasion. It should be noted that in the area (Wa+) where the presence of *T. aethiops* was reduced, the number of intact domatia was greater than in (Wa-) areas where *T. aethiops* occupied nearly all domatia generated by *B. fistulosa*.

Discussion

All studies realized on *W. auropunctata* outside of its native range showed that the invasive ant excluded 99% of soilborne myrmecofauna from their habitat (Clark et al. 1982; Jourdan 1997; Le Breton et al. 2003; Wetterer and Porter 2003, Walker 2006). Our results show that *W. auropunctata* is not only able to colonize the soil but also to colonize *B. fistulosa* and its domatia, excluding its associated ant. These results confirm those of Clark et al. (1982) who noted that *W. auropunctata* normally nests on the ground but is easily able to nest on trees. Our results are more accurate since by detecting the presence of workers, queens and eggs of *W. auropunctata* at domatia openings in *B. fistulosa* we have evidence to show that they can settle permanently and reproduce within these structures. Their capacity to invade domatia is dependent on prior occupation by *T. aethiops*. We were also able to directly observe the first incursions of *W. auropunctata* workers into domatia occupied by *T. aethiops*. It seems that the strategy taken by *W. auropunctata* is similar to the harassing behavior displayed by *T. aethiops* (Mikissa pers. obs.). The low percentage of trees occupied by *T. aethiops* in (Wa+) areas suggests that there is almost constant occupation pressure exerted by *W. auropunctata*, leading to progressively expel *T. aethiops* from *B. fistulosa*. However, *T. aethiops* maintained its

presence in the tallest trees sampled. Two hypotheses are possible: 1) Tall *B. fistulosa* trees house the largest colonies of *T. aethiops*, which are better able to resist invasion, in this case the population of *T. aethiops* present on trees > 5m high is a residual population that has not yet been killed by *W. auropunctata*, or 2) *W. auropunctata* primarily colonize the soil and small trees, and do not have the population densities necessary to colonize the upper parts of the tree. In order to test these two hypotheses, it would be necessary to directly observe the presence of *W. auropunctata* at the tree canopy to examine its exclusion strategy in more detail (Mikissa et al. in prep.). However the most likely explanation drawn from our results is that *W. auropunctata* invade from the ground, and thus have more difficulty in driving *T. aethiops* from the highest part of the tree. It also seems that the phenomenon is dynamic and that intact domatia in the upper parts of *B. fistulosa* can be periodically re-colonized by *T. aethiops*.

A recent study by Dejean et al. (2008a) on the succession of ant species in relation to growth in three tree species (*Lophira alata*, *Anthocleista vogelii* and *B. Fistulosa*), showed that *T.aethiops* drove *Crematogaster striatula*, *Tetramorium aculeatum* and *Oecophylla longinoda* from its host tree. The only species able to resist was *Crematogaster impressa*, which is able to occupy a few domatia released by *T. aethiops* without direct interaction. In our study, *W. auropunctata* occupied domatia through permanent exclusion of the arboreal ant. Thus, *W. auropunctata* behaves like a parasite of the *B. fistulosa*-*T. aethiops* mutualism as per Yu (2001). Another case of mutual exclusion has been documented between *Petalomyrmex phylax* and *Cataulacus mckeyi* on the *Leonardoxa africana* tree (McKey and Gaume, 1999),.

The fact that *W. auropunctata* excludes *T. aethiops* from *B. fistulosa* and does not even allow it to remain in vacant domatia shows that the invasive ant gradually drives *T. aethiops* from its host tree. The attraction of *T. aethiops* to *B. fistulosa* is determined by volatile compounds produced by the plant through a process of familiarization (Djiéto Lordon and Dejean 1999). These specific volatile compounds are able to exclude potential parasites and favour the helper ant. This phenomenon is not observed with the invasive ant. Moreover, the painful sting of *T. aethiops*, which earned *B. fistulosa* the local name "adulterous tree" (adulterous women were attached overnight as punishment), and which it readily uses against herbivorous insects such as Lepidoptera, Coleoptera and Orthoptera (Dejean et al. 2008b), is paradoxically not used at all against *W. auropunctata*, probably because of the difference in size between the two species (McGlynn 1999; McGlynn 2000).

In our study, the ground-level density of *W. auropunctata* was so high that the young shoots of *B. fistulosa* were completely invaded and seemed to prevent any colonization of *T. aethiops* on these trees. This makes the development of the plant more difficult, as shown by the rate of seedlings invaded by vegetation. This effect is also exerted on the larger trees in (Wa+) areas compared to (Wa-) areas, where *T. aethiops* frequently destroys the vegetation around the tree like this has reported by Janzen (1972) in Nigeria and Yumoto and Maruhashi (1999) in Republic Democratic of Congo (RDC). It appears paradoxical that in (Wa-) areas 42% of *B. fistulosa* between 1 and 5m in height were not occupied by vines, despite not being colonized by *T. aethiops*. Three hypotheses can be proposed: 1) *B. fistulosa* grew faster 2) competition for light between *B. fistulosa* and lianas was weaker, or 3) the colonies of *T. aethiops* occupying other *B. fistulosa* trees cleaned the forest floor enough to restrict the invasion of trees by lianas. *B. fistulosa* may well be still colonized by founding queens who get stuck in the domatia until the appearance of the first workers; however we cannot detect their presence without close scrutiny of all domatia.

Finally, *T. aethiops* can resist faced with *W. auropunctata*, but this resistance is linked with the height of *B. fistulosa*. Lastly the replacement of *W. auropunctata* on *B. fistulosa* is correlated with invasion this one by the lianas.

Acknowledgements

This research was made possible through technical support from the Tropical Ecological Research Institute of Gabon (IRET) and Wildlife Conservation Society (WCS). Also the first author thanks particularly Jean Luc Durand for his statistic support, Ludovic Ngok Banak, Ghislain Ella, Mikolo Yobo Christian, Fiona Maisels, Celestin Massimba, Lekossi Guy and the WCS Lope field team for their support.

References

- Apple JL, Feener Jr DH (2001) Ant visitation of extrafloral nectarines of *Passiflora*: the effects of nectary attributes and ant behaviour on patterns in facultative ant-plant mutualisms. *Oecologia* 127: 409-416.
- Bequaert J (1922) Ants in their diverse relations to the plant world. *Bull Am Mus Nat Hist* 45: 333-583.
- Blüthgen N, Verhaagh M, Goitía W, Blüthgen N (2000a) Ant nests in tank bromeliads-an example of non-specific interaction. *Insectes Soc* 47: 313-316.
- Blüthgen N, Verhaagh M, Goitía W, Jaffé K, Morawetz W, Barthlott W (2000b) How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectarines. *Oecologia* 125: 229-240.
- Breteler FJ (1999) *Barteria* Hook. f. (Passifloraceae) revised. *Adansonia* 21: 307-318.
- Brouat C, Garcia N, Andary C, Mckey D (2001) Plant lock and ant key: pairwise coevolution of an exclusion filter in an ant-plant mutualism. *Proc R Soc Lond B* 268: 2131-2141.
- Bruneau de Miré P (1969) Une fourmi utilisée au Cameroun dans la lutte contre les mirides du cacaoyer: *Wasmannia auropunctata* Roger. *Café Cacao Thé* 13: 209-212.
- Clark DB, Guayasamín C, Pazmiño O, Donoso C, Páez de Villacis Y (1982) The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica* 14: 196-207.
- Debout G (2003) Parasite et mutualisme de protection : le cas de *Cataulacus mckeyi*, fourmi symbiotique de *Leonardoxa africana africana*. Thèse de Doctorat de l'Université de Montpellier II, Montpellier. 181 pp.
- Dejean A, Djiéto-Lordon C, Céréghino R, Leponce M (2008a) Ontogenetic succession and the ant mosaic: an empirical approach using pioneer trees. *Basic and Applied Ecology* 9: 316-323.
- Dejean A, Djiéto-Lordon C, Orivel J (2008b) The plant-ant *Tetraponera aethiops* (Pseudomyrmecinae) protects its host myrmecophyte *Barteria fistulosa* (Passifloraceae) through aggressiveness and predation. *Biol J Linnean Society* 93: 63-69.
- Di Giusto B, Anstett MC, Dounias E, Mckey DB (2001) Variation in the effectiveness of biotic defence: the case of an opportunistic ant-plant protection mutualism. *Oecologia* 129: 367-375.
- Djiéto-Lordon C, Dejean A (1999) Innate attraction supplants experience during host plant selection in an obligate plant-ant. *Behav Process* 46: 181-187
- Djiéto-Lordon C, Dejean A, Giberneau M, Hossaert-Mkey M, Mckey D (2004) Symbiotic mutualism with a community of opportunistic ants: protection, competition, and ant occupancy of the myrmecophyte *Barteria nigriflora* (Passifloraceae). *Acta Oecologica* 26: 109-116.
- Dutra HP, Freitas AVL, Oliveira PS (2006) Dual ant attraction in the neotropical shrub *Urera baccifera* (Urticaceae): the role of ant visitation to pearl bodies and fruits in herbivore deterrence and leaf longevity. *Funct Ecol* 20: 252-260.

- Federle W, Maschwitz U, Hölldobler B (2002) Pruning of host plant neighbours as defence against enema ant invasions: *Crematogaster* ant partners of *Macaranga* protected by “wax barriers” prune less than their congeners. *Oecologia* 132: 264-270.
- Fiala B, Maschwitz U (1991) Extrafloral nectaries in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysia: comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophytism. *Biol J Linnean Society* 44: 287-305.
- Fiala B, Maschwitz U (1992a) Food bodies and their significance for obligate ant-association in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Biol J Linnean Society* 110: 61-75.
- Fiala B, Maschwitz U (1992b) Domatia as most important adaptations in the evolution of myrmecophytes in the paleotropical tree genus *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 180: 53-64.
- Foucaud J, Orivel J, Loiseau A, Delabie JHC, Jourdan H, Konghouleux D, Vonshak M, Tindo M, Mercier JL, Fresneau D, Mikissa JB, McGlynn T, Mikheyev S A, Oettler J, Estoup A (2009) Worldwide invasion by the little fire ant: routes of introduction and eco-evolutionary pathways. *Evol Applicat* DOI 10.1111/j. 1752-4571.2010.00119.x
- Gaume L, Mckey D, Anstett MC (1997) Benefits conferred by “timid” ants: active anti-herbivore protection of the rainforest tree *Leonardoxa Africana* by the minute ant *Petalomyrmex phylax*. *Oecologia* 112: 209-216.
- Gaume L, McKey D (1998) Protection against herbivores of the myrmecophyte *Leonardoxa africana* (Baill.) Aubrèv. T3 by its principal ant inhabitant *Aphomyrmex afer* Emery. *CR Acad Sc* 321: 593–601.
- Gaume L, Mckey D (1999) An ant-plant mutualism and its host-specific parasite: activity rhythms, young leaf patrolling, and effects on herbivores of two specialist plant-ants inhabiting the same myrmecophyte. *Oikos* 84: 130-144.
- Grangier J (2008) Stabilité évolutive d’un mutualisme plante/fourmis obligatoire et spécifique. Thèse de doctorat de l’Université de Toulouse, Toulouse, France. 188 pp
- GISP (2008) Invasive Species Specialist Group Global Invasive Species Database and Early Warning System. WWW document URL <http://www.issg.org/database>.
- Heil M, Fiala B, Linsenmair KE (1999) Reduced chitinase activities in ant plants of the genus *Macaranga*. *Naturwissenschaften* 86: 146-149.
- Heil M, Fiala B, Maschwitz U, Linsenmair KE (2001) On benefits of indirect defence: short-and long-term studies of antiherbivore protection via mutualistic ants. *Oecologia* 126: 395-403.
- Heil M, Hilpert A, Fiala B, Hashim RB, Strohm E, Zotz G, Linsenmair KE (2002) Nutrient allocation of *Macaranga triloba* ant plants to growth, photosynthesis and indirect defence. *Functional Ecology* 16: 475-483.
- Itino T, Itioka T (2001) Interspecific variation and ontogenetic change in antiherbivore defense in myrmecophytic *Macaranga* species. *Ecol Research* 16: 765-774.
- Janzen DH (1972) Protection of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmecinae) in Nigeria Rain Forest. *Ecology* 53: 885-892

- Jourdan H (1997) Threats on Pacific islands: the spread of the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae). *Pac Conserv Biol* 3:61-64.
- Kempf WW (1972) Catálogo abreviado das formigas de região neotropical (Hymenoptera : Formicidae). *Stud Entomol* 15: 33-34.
- 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. *Aust Ecol* 28: 204-209.
- Letourneau DK (1998) Ants, stem-borers, and fungal pathogens: experimental test of a fitness advantage in piper ant-plants. *Ecology* 79: 593-603.
- Loumeto JJ, Huttel, C (1997) Understorey vegetation in fast-growing tree plantations on savanna soils in Congo. *Forest Ecology and Management* 99: 65–81.
- McGlynn TP (1999) Non-Native ants are smaller than related native ants. *Am Nat* 154: 690–699.
- McGlynn TP (2000) Do lanchester's laws of combat describe competition in ants? *Behavioral Ecology* 11 (6): 686-690.
- Mckey D (1974) Ant-plants: selective eating of an unoccupied *Barteria* by a *Colobus* monkey. *Biotropica* 6: 269–270.
- Mckey D, Gaume L, Dalecky A (1999) Les symbioses entre plantes et fourmis arboricoles. *Année Biol* 38 : 169-194.
- Mikissa JB, Delabie JHC, Mercier JL, Fresneau D (2008) Preliminary Assessment on the Interactions of *Wasmannia auropunctata* in Native Ant Communities (Hymenoptera: Formicidae) of a Mosaic Gallery Forest/Savannah in Lope National Park, Gabon. *Sociobiology* 501: 207-218.
- Oliveira PS (1997) The ecological function of extrafloral nectaries: Herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Funct Ecol* 11:323–330.
- Rosumek FB, Silveira FAO, De S. Neves F, de U Barbosa NP, Diniz L, Oki Y, Pezzini F, Fernandes GW, Cornelissen T (2009) Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia* DOI 10.1007/s00442-009-1309-x.
- Rudgers JA (2004) Enemies of herbivores can shape plant traits: Selection in a facultative ant–plant mutualism. *Ecology* 85:192–205.
- Santschi F (1914) Formicides de l'Afrique occidentale et australe du voyage de M. le Professeur F. Silvestri. *Bollettino del Laboratorio di Zoologia generale e agraria (Portici, Italia)* 8: 309-385.
- Vonshak M,, Dayan T,, Ionescu-Hirsh A, Freidberg A, Hefetz A (2009) The little fire ant *Wasmannia auropunctata*: a new invasive species in the Middle East and its impact on the local arthropod fauna. *Biological Invasions* DOI 10.1007/s10530-009-9593-2.
- Walker KL (2006) Impact of the little Fire Ant, *Wasmannia auropunctata*, on Native Forest Ants in Gabon. *Biotropica* 38: 666-673.
- Walsh DP, Henschel P, Kate A, Tutin CEG, Telfer P, Sally AL (2004) Logging Speeds Little Red Fire Ant Invasion of Africa. *Biotropica* 36: 637-641.

- Wetterer JK, Walsh PD, White LJT (1999) *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae), a destructive tramp-ant, in wildlife refuges of Gabon. *Afr Entomol* 7: 292-295.
- Wetterer JK, Porter SD (2003) The Little Fire Ant, *Wasmannia auropunctata*: Distribution, Impact and Control. *Sociobiology* 413: 1-41.
- White L, Abernethy K (1996) Guide de la végétation de la Lopé. Projet ECOFAC Gabon. Multipress-Gabon, Libreville pp 229.
- Yu DW (2001) Parasites of mutualisms. *Biol J Linnean Society* 72: 529–546.
- Yumoto T, Maruhashi T (1999) Pruning behaviour and intercolony competition of *Tetraoponera* (*Pachysima*) *aethiops* (Pseudomyrmecinae, Hymenoptera) in *Barteria fistulosa* in a tropical forest, Democratic Republic of Congo. *Ecol Res* 14: 393-404.

Figures and Tables

Table 1 : Number of *B. fistulosa* trees sampled in (Wa+) and (Wa-) areas within Lopé National Park.

Tree Height (m)	(Wa+) area	(Wa-) area
<1	19	12
1-5	101	152
>5	187	69
Total	307	233

Table 2: Number of samples of domatia from *B. fistulosa* trees in (Wa+) and (Wa-) areas at Ekouk and Lopé in Gabon.

Site	(Wa+) area		(Wa-) area		Total	
	Trees	Domatia	Trees	Domatia	Trees	Domatia
Ekouk	7	111	6	73	13	184
Lopé	11	118	14	308	25	426
Total	18	229	20	381	38	610

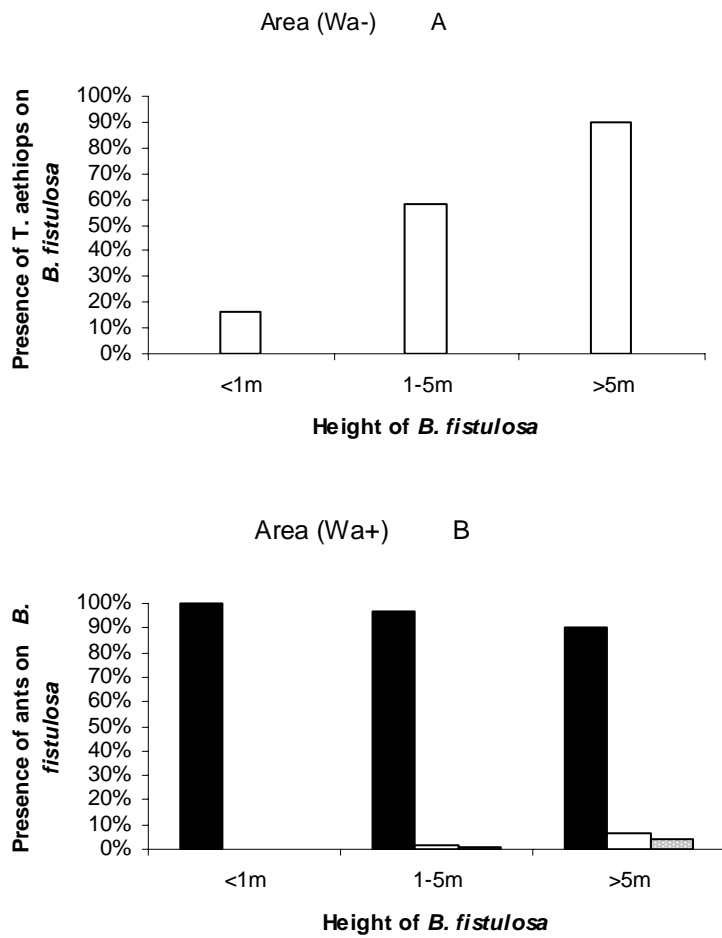
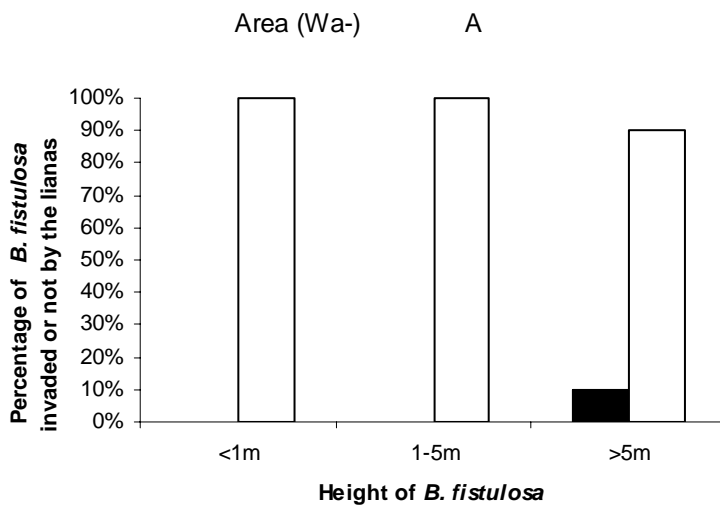


Fig. 1 Presence of *W. auropunctata* and *T. aethiops* on *B. fistulosa* trees <1m, 1- 5 m and > 5m in height in (A) (Wa-) area and (B) (Wa+) area at Lopé. [In the (Wa-) area <1m N= 12; 1-5m N= 152; >5m N= 69 and in the (Wa+) area <1m N= 19; 1-5m N= 101; >5m N= 187]. (□) = *T. aethiops*; (■) = *W. auropunctata* and (▨) = coexistence of the ants.



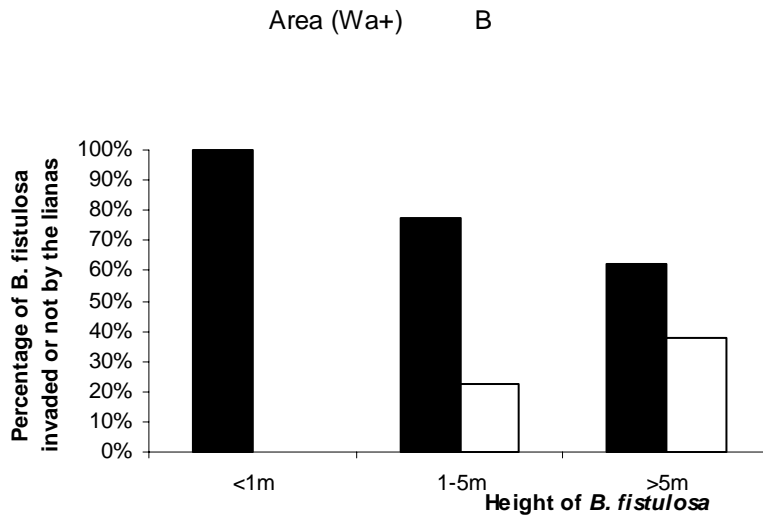
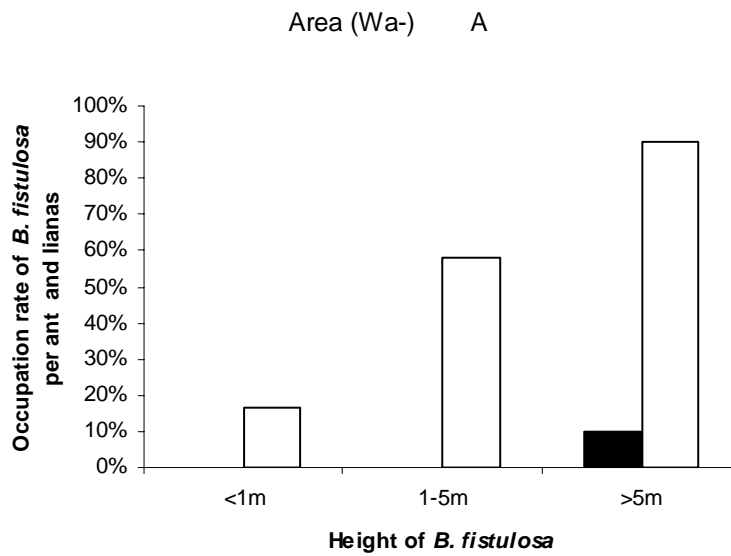


Fig. 2 Health of *B. fistulosa* according to their size in (A) (Wa-) area and (B) (Wa+) area at Lopé. [In the (Wa-) area <1m N= 12; 1-5m N= 152; >5m N= 69 and in the (Wa+) area <1m N= 19; 1-5m N= 101; >5m N= 187]. (■) = *B. fistulosa* invaded by the lianas and (□) = *B. fistulosa* not invaded by the lianas



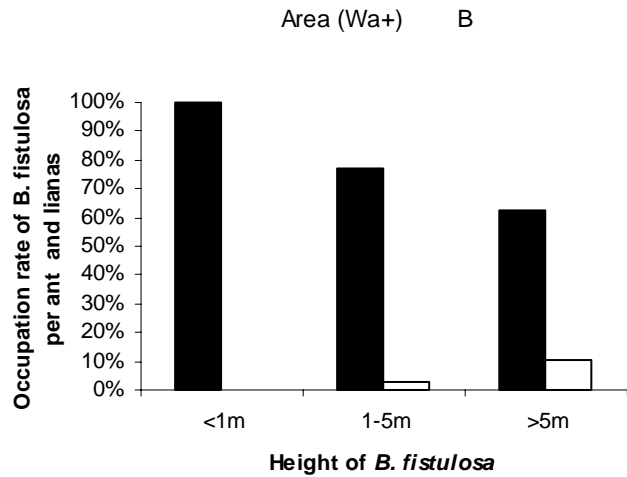


Fig. 3 Occupation of *B. fistulosa* by *T. aethiops* and invasion by lianas according to tree height in (A) (Wa-) area and (B) (Wa+) area at Lopé [In the (Wa-) area <1m N= 12; 1-5m N= 152; >5m N= 69 and in the (Wa+) area <1m N= 19; 1-5m N= 101; >5m N= 187]. (■) = *B. fistulosa* invaded by the lianas and (□) = presence of *T. aethiops*

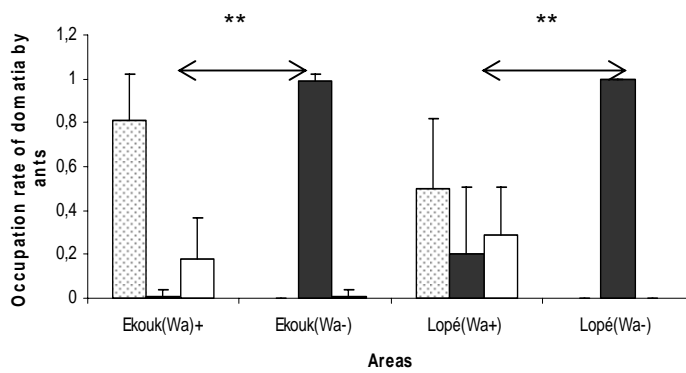


Fig. 4 Occupancy rate of domatia by ants in (W+) areas and (Wa-) areas in Ekouk and Lopé. (▨) = *W. auropunctata*, (■) = *T. aethiops* and (□) = intact domatia

1 **Evolution of unicoloniality of *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera, Formicidae) in**
2 **Gabon : what happens after one century ?**

3
4 **J. Bruno Mikissa^{1, 2}, S. Devers³, C. Errard⁴, Abraham Hefetz⁵, Dominique Fresneau¹**
5 **and J.L. Mercier^{3,6}**

6
7 ¹ Université Paris 13 Nord, LEEC UMR-CNRS 7153, 99, av. J.B. Clément F-93430 Villetaneuse, France.

8
9 ² École Nationale des Eaux et Forêts (ENEF), BP 6652, Libreville, Gabon

10
11 ³ Institut de Recherche sur la Biologie de l’Insecte, UMR CNRS 6035, Université de Tours, Tours Cedex 1,
12 France

13
14 ⁴ Domaine des Blains, F-36350 La Pérouille, France

15
16 ⁵ Tel Aviv Univ, Dept Zool, George S Wise Fac Life Sci, IL-69978 Tel Aviv, Israel

17
18 ⁶ IUT de Tours, 27 rue du Pont Volant, 37082 Tours, France.

19
20
21 **Abstract**

22 The little fire ant *Wasmannia auropunctata* has been invading Gabon since the beginning of
23 the 20th century. In order to evaluate the colony structure of this species, behavioural and
24 chemical studies were performed on seven different populations 2 to 130km distant from one
25 another along the main road of the country. We tested the hypothesis that the patchy
26 distribution of *W. auropunctata* populations in Gabon is correlated to interpopulation
27 aggressiveness and variability of cuticular hydrocarbon profiles. However, we did not find a
28 high level of aggressiveness among the different populations, although ants from different
29 populations significantly discriminate nestmates from non-nestmates and their behaviour is
30 highly correlated with the chemical data. Our results showed for the first time that the
31 distribution of *W. auropunctata* in Gabon 1) is the result of multiple local spreads along the
32 roads and 2) may not be as unicolonial as expected, suggesting a return to the former native
33 multicolonial organisation.

34
35 **Key words:** Formicinae, tramp species, *Wasmannia auropunctata*, cuticular hydrocarbon
36 profile, intraspecific aggressiveness.

37 **Introduction**

38 The Congo Basin Rain Forest region is one of the last hotspots of biodiversity in the world.
39 This tropical forest region has been known for housing a very high diversity of vegetal and
40 animal species (Besselink *et al.*. 1998, Walker 2006). Gabon's investment in the field of
41 conservation led to the recent establishment of a 13 national park-network, allowing the
42 country to protect the biodiversity of large areas from ecological threats (e.g. forest
43 exploitation, biological invasions).

44 The neotropical invasive little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, has been recorded for the
45 first time in Africa (Libreville, Gabon) in 1913 (Santschi 1914). Some undocumented sources
46 suggest a voluntary introduction of the ant in 1920 to protect cacao culture against their insect
47 pests (Mikissa *et al.* 2007). The success of *W. auropunctata* can be attributed to its rapid
48 widespread all over the country, favoured by the absence of any predator, by its successful
49 budding reproductive strategy and by its high interspecific aggressiveness (Passera 1994). In
50 heavily infested areas, *W. auropunctata* causes numerous painful stings and consequently the
51 local populations is obliged to abandon the exploitation of their fields (Walsh *et al.* 2004).
52 Large populations of *W. auropunctata* caused the reduction of other ant species, impact on
53 reptiles and mammals especially in regions where it has been introduced, such as the
54 Galapagos islands, New Caledonia and Vanuatu Islands, Gabon (Clark *et al.* 1982 ; Lubin
55 1984 ; Ulloa-Chacón and Cherix 1994 ; Wetterer 1997; Wetterer *et al.* 1999 ; Jourdan 1999;
56 Jourdan *et al.* 2002 ; Armbrecht and Ulloa-Chacón 2003 ; Le Breton *et al.* 2003; Walker
57 2006), and also in agricultural lands in Brazil and Israel (Delabie 1988; Majer *et al.* 1994;
58 Vonshak *et al.* 2009).

59 In many invaded countries, the distribution of *W. auropunctata* is considered to be a
60 continuous front, so that it forms a unicolonial population (Le Breton *et al.* 2004, Errard *et al.*
61 2005; Vonshak *et al.* 2009b). In Gabon, the different areas known to be invaded by *W.*

62 *auropunctata* are distant and localized, though the ant spread through all the country. The
63 same distribution was observed in native areas of the Argentine ant *Linepithema humile*
64 (Pedersen *et al.* 2006). In this work, we assumed that this nearly 100 years old and patchy
65 distribution would impact on the unicolonial structure of *W. auropunctata* population in
66 Gabon.

67

68 **Materials and methods**

69 **Sampling**

70 We collected 12 nests of *W. auropunctata* in May 2006 from four different distant sites in
71 Gabon: Libreville (LBV), Okolassi (O), Ntoum (NT) and Ekouk (the site of Ekouk includes 4
72 different populations of *W. auropunctata* around the same locality: Ekouk Village (EV),
73 Baboni (B), Campement3 (C3) and Campement7 (C7); figure1). A nest means an aggregate
74 set up by workers, brood and queens. A population means a set of interconnected aggregates.
75 Ants were found close to houses (LBV, O, NT and EV) or in cultivated areas that were
76 abandoned a long time before because of the presence of *W. auropunctata* (hevea and
77 Bamboo plantation for B, fields for C3 and C7). All the nests were reared under laboratory
78 conditions (Temperature 26°, Humidity 70% RH).

79

80 **Behavioural assays**

81 During the month following the sampling, we performed behavioural assays by quantifying
82 the intraspecific aggression between nests of *W. auropunctata* using dyadic encounters
83 according to Errard and Hefetz (1997). For each test, one worker was confronted with either a
84 nestmate or a non-nestmate in a neutral arena (Plastic arena: 1 cm diameter, 1 cm high) whose
85 walls were coated with Fluon to prevent the ants from climbing out. During 5 min we scored
86 interactions between the workers on a scale from 1 to 4: 1 = touch (physical contact but no

87 aggressive response; may include antennation or trophallaxis), 2 = mandible opening, 3 =
88 aggressiveness (physical attack by one or both workers, including biting and pulling legs or
89 antennae), 4 = fighting (prolonged aggressiveness, including prolonged biting and pulling and
90 the use of the sting by one or both ants).

91 The frequencies and duration of each behavioural display were recorded, and the overall
92 aggression exhibited in each encounter was calculated using the following formula:

$$\frac{\sum_{i=1}^n AI_i * t_i}{T}$$

93
94 Where AI_i represents the index of aggression, t_i the duration of each act and T , the total
95 interaction time defined as the sum of durations in which the ants were in physical contact.

96 For each confrontation, we conducted 10 replications and used each worker only once.

97 All the behavioural assays were conducted under double blind conditions, thus avoiding
98 experimenter bias. Different kinds of encounters were conducted (table 1), for a total of 240
99 aggression tests.

100 Levels of aggressiveness between colony pairs were compared using ANOVA (Statistica ®
101 6.0). A post hoc test (LSD Fisher test) was then performed to identify the groups that differed
102 from the others.

103

104 **Chemical analyses**

105 All the cuticular extracts were performed during the 15 days following the sampling. The
106 cuticular compounds of whole ants killed by freezing were extracted by immersing 50
107 workers from each nest in 800 µl of pentane for 1 hour.

108 The solvent was then allowed to evaporate and the extracts re-dissolved in 1 ml of pentane
109 containing eicosane (n-C20) as internal standard, of which 2 µl were injected into the gas

110 chromatograph (GC) on column injector port (Varian 3300), with a flame ionisation detector,
111 equipped with a capillary column (Perkin Elmer, 20 m * 0.18 mm, thickness 0.18 µm, column
112 Dinethypolysiloxane (5% diphenyl)). The injector was the splitless type, the carrying gas
113 helium at a pressure of 4 bars and the temperature was programmed to rise from 60°C during
114 2 min, to 300°C at 10°C per minute, then kept for 10 min at 300°C.

115 The identified peaks were recorded, numbered, and used for statistical analyses.

116 For each cuticular profile, the relative value (area) of each peak with respect to the total was
117 calculated and expressed as a percentage.

118 We used a hierarchical cluster analysis (Ward's method, Euclidean distance, Statistica ®) to
119 estimate the similarity (or the divergence) of the chemical profiles of the different colonies.

120 These analyses were performed from 29 extracts (5O, 3EV, 3LBV, 5NT, 3C7, 3C3, 7B) and
121 only 27 peaks were included in the statistical analyses. For the present study, we used
122 previous identification of cuticular hydrocarbons of *W. auropunctata* from New Caledonia
123 and Brazil (Errard et al. 2005). Table 2 lists the identified compounds in four localities (LBV
124 and B (Gabon), New Caledonia, Brazil).

125

126 **Results**

127 **Behavioural assays**

128 The average Aggressiveness Index (AI) in interpopulation group is equal to 1.34 ± 0.04 and is
129 globally significantly higher in the interpopulation group than in the two other groups, namely
130 intra-population and intra-nest, the control ($AI_{Interpop} = 1.34 \pm 0.04$; $AI_{Intranest} = 1.06 \pm 0.04$;
131 $AI_{Intrapop} = 1.05 \pm 0.06$; ANOVA test; $F_{(2, 237)} = 15.46$; $p < 10^{-5}$; Post-hoc LSD of Fisher, MC
132 Inter = 0.15820; dl = 237, intranest vs intrapopulation: $p = N.S.$; intranest vs interpopulation :
133 $p < 5.10^{-6}$; Intrapopulation vs Interpopulation : $p < 2.10^{-3}$).

134 The average duration of Antennal Contact (AC) between different colonies of *W.*
135 *auropunctata* (Fig. 2) is significantly lower in the intranest group than in the two other groups
136 ($AC_{\text{Interpop}} = 87 \pm 4$ sec; $AC_{\text{Intranest}} = 70 \pm 4$ sec; $AC_{\text{Intrapop}} = 85 \pm 6$ sec; ANOVA test, $F_{(2, 237)} =$
137 4.6188 ; $p=0.0107$; Post-hoc LSD of Fisher, MC Inter= 1718.9; $dl = 237$, intranest vs
138 intrapopulation: $p= 0.053$; intranest vs interpopulation : $p < 4.10^{-3}$; intrapopulation vs
139 interpopulation : $p= \text{N.S.}$).

140 These results showed that colonies of *W. auropunctata* discriminate one another.

141

142 **Chemical analyses**

143 Each colony of *W. auropunctata* from the different Gabon sites possesses the same specific
144 chemical profile: 36 common compounds. Only few quantitative differences were observed.
145 For *W. auropunctata* from Libreville and Baboni (Table 2), we found 37 major quantitative
146 compounds: 7 *n*-alkanes, 7 mono- or di-alkenes, 17 mono-methyl-alkanes, 6 di-methyl-
147 alkanes. For *W. auropunctata* from New Caledonia, the most relevant hydrocarbons were: 6
148 *n*-alkanes, 1 alkene, 14 methyl-alkanes. For *W. auropunctata* from Brazil, the most relevant
149 hydrocarbons were: 7 *n*-alkanes, 5 mono- or di-alkenes, 9 methyl-alkanes.

150 The profiles of the colonies of the seven different sites of *W. auropunctata* in Gabon appear
151 qualitatively similar, and they qualitatively differ from the *W. auropunctata* from New
152 Caledonia and from Brazil that do not possess any di-methyl alkane compounds.

153 The chemical analysis has given for each individual tested the same 37 constitutive
154 compounds of cuticular compounds, ranging in size from C_{23} to C_{38} . These hydrocarbons
155 were dominated by internally branched alkanes (56% whose 41.27% of mono-methylalkanes
156 and 14.73% of di-methylalkanes) followed by linear alkanes (23.5%), alkenes (17.6%) and by
157 alkadienes (2.9%).

158 Figure 3 shows that among colonies of *W. auropunctata* from different sites, while the
159 profiles were qualitatively the same, some differences appeared concerning the quantity of
160 each category of hydrocarbons. Thus the average quantity of *n*-alkanes was higher in *W.*
161 *auropunctata* from Libreville (51.08%) and Okolassi (49.81%) than in *W. auropunctata* from
162 Baboni (29.66%), Campement3 (33.93%), Campement7 (38.71%), Ekouk Village (32.97%)
163 and Ntoum (38.17%) sites (Mann-Whitney U test: $Z=-3.55$, $p<10^{-3}$). We should note that *W.*
164 *auropunctata* from Libreville and Okolassi contained lower amounts of branched alkanes
165 (respectively 37.71% and 35.67% of mono- or di-methyl alkanes) compared to *W.*
166 *auropunctata* from Baboni (54.58%), Campement3 (51.50%), Campement7 (45.75%), Ekouk
167 Village (45.08%) and Ntoum sites (45.58%) (Mann-Whitney U test: $Z=3.43$, $p<10^{-3}$). The
168 percentage of alkenes (11.05%-13.03%: NS) as well as the unknown compounds (1.44%-
169 2.74%; NS) did not vary from one site to another.

170 A hierarchical cluster analysis based on GC analyses (percentages of compounds in each
171 category of hydrocarbons) of the extracts of *W. auropunctata* collected in the 7 sites (Figure
172 4) revealed a divergence between the different locations. This cluster analysis reflects the
173 chemical proximity between *W. auropunctata* from Libreville and Okolassi colonies, which
174 differ from the five other sites. It also reveals a chemical convergence between Ntoum and the
175 complex EV, C3, C7 and B.

176 The first node (13.90) separated the colonies of *W. auropunctata* from Libreville and Okolassi
177 from those collected in the other sites: Ntoum, Ekouk Village, Campement7, Campement3
178 and Baboni (Mann-Whitney U test: $Z = 3.78$, $P<10^{-3}$). The second node (7.80), which divides
179 Ekouk Village from the others sites (Ntoum, Campement7, Campement3 and Baboni) is
180 situated at a no significant level ($Z = 0.85$, $P = 0.39$). The third node (7.46) allows to separate
181 Ntoum and Campement7 from Baboni and Campement3.

182 NOTE: did you try to see whether there is a correlation between the difference in cuticular
183 hydrocarbons and the aggression index?

184 **Discussion**

185 **Behavioural analysis**

186 No strong aggression occurred between workers of the same populations, confirming that
187 each invaded area is colonised by only one colony at once extending its territory on a surface
188 area of several hectares.

189 Mikheyev and Mueller (2007) and Foucaud *et al.* (2010) showed that populations of *W.*
190 *auropunctata* from Gabon are genetically related to New Caledonia's ones. Foucaud *et al.*
191 (2010) identified a "french route" of introduction from the native zone to the Caribbean zone,
192 then connecting Guadeloupe Island to Gabon and Cameroun first and recently New Caledonia
193 and Tahiti. The highest value of AI (1.34 ± 0.04) was observed between the different
194 populations. This value is nearby from that found in New Caledonia (1.69 ± 0.15) by Errard *et*
195 *al.* (2005). Those results show once again that the populations of *W. auropunctata* in Gabon
196 are unicolonial, as were demonstrated by Le Breton *et al.* (2004) and Errard *et al.* (2005) in
197 New Caledonia, even about one century after its introduction in Gabon.

198 Vonshak *et al.* (2009) showed that aggressiveness between freshly collected colonies and
199 laboratory-maintained colonies was very high. On the contrary, laboratory-maintained
200 colonies were nonaggressive. Despite our colonies were freshly collected, they remained less
201 aggressive towards different populations. However, even low (AI) was significantly higher
202 between the different populations, suggesting a certain degree of discrimination ability.

203 Our results on duration of Antennal Contact show that globally, each worker performs more
204 Antennal Contacts when encountering non-nestmates. At Ekouk (EV, B, C3 and C7), there
205 was also a significant difference between Intrapopulation group and Interpopulation group.
206 Thus, despite the low distance between the different populations at Ekouk, the behaviour of

207 *W. auropunctata* varied, probably according to the patchy distribution of populations of *W.*
208 *auropunctata* and the nature of the micro-habitat (abandoned Hevea plantations, fields, or
209 habitations).

210

211 **Chemical analysis**

212 According to Dalecky *et al.* (2007) and Vander Meer and Morel (1998), among ants, heritable
213 cues are predicted to vary quantitatively in the relative proportion of different compounds,
214 whereas environmental cues are expected to vary quantitatively and qualitatively. In these
215 *Wasmannia auropunctata* samples, the pattern of the cuticular profile is qualitatively
216 conserved with 37 peaks identified for each individual. Indeed, insect cuticular profiles tend
217 to be species-specific (Howard & Blomquist 2005; Dalecky et al. 2007; Martin and Drijfhout
218 2009) and accordingly cuticular profile variation is typically only quantitative within a species
219 including when the food is different (Passera and Aron, 2005).

220 The hierarchical cluster analysis reveals that the chemical signature of *W. auropunctata* differs
221 along the main road from Libreville to Lambaréné. In fact, even if they are distant, Ntoum
222 and Ekouk Village are chemically closely related. Indeed, Ekouk Village has been invaded
223 more recently than the other sites and the inhabitants claimed that *W. auropunctata* had been
224 launched into the village, hidden in food coming by road from the North, and not from the
225 sites neighbouring Ekouk Village that had been abandoned several years ago. Our results
226 clearly confirm the spread of *W. auropunctata* along human trade routes.

227

228 In the samples from Gabon, there are more branched hydrocarbons, including internally
229 branched Monomethylalkanes and Dimethylalkanes. However a previous study conducted in
230 New Caledonia did not reveal the presence of internally branched hydrocarbons among
231 colonies of *W. auropunctata*, including Dimethylalkanes; only traces of Dimethylalkanes

232 were found in Brasil in the native area (Errard *et al.* 2005). Both localities did not reveal any
233 methylalkene, whereas 11methylheptacosene (11MeC27:1) has been found in Gabonese
234 samples; this hydrocarbon is uncommon among ants (Lenoir, pers. com.). This situation
235 placed colonies of *W. auropunctata* from Gabon at an intermediary status between New
236 Caledonia and Brazil populations with respect to cuticular hydrocarbons. The presence of
237 branched hydrocarbons is often a sign of colonial closure. Several authors demonstrated so far
238 that these branched hydrocarbons were absent or weakly represented among unicolonial ants
239 (Passera and Aron 2005; Martin *et al.* 2008). On the contrary, these substances are very
240 numerous among strongly colonial ants as *Myrmica rubra*. The presence of branched
241 hydrocarbons in our samples may explain the fact that in Gabon, because of, the colonies of
242 *W. auropunctata* show some degree of discrimination, this is probably due to the long
243 duration of invasion, different environmental conditions and patchy distribution. Our
244 behavioural and chemical results may be supported by the fact that a back-shift seems to
245 occur from a clonal to a sexual reproduction, confirmed by the presence of both introduced
246 clonal and derived clonal queen genotypes (Foucaud *et al.*, 2010; Estoup pers.com.). The
247 question is to know whether *W. auropunctata* has kept its branched hydrocarbons during its
248 invasion in Gabon, contrarily to what can be seen in New Caledonia, or if it is re-acquiring
249 them now.

250 Invasive ants are generally considered to spread along a continuous front of invasion in
251 introduced areas (i.e. the *Linepithema humile* extends continuously up to 600km; Giraud *et al.*
252 2002). In Africa, *W. auropunctata* distribution has also been described as a front of invasion,
253 spreading along the west coast of Africa up to 600km inland (Wetterer *et al.* 1999; Walker
254 2006; Foucaud *et al.* 2007). Furthermore in Gabon, *W. auropunctata* seems to have spread
255 only by patch, so that it is not a continuous front even after one century of invasion. This
256 mode of dispersion could explain our chemical and behavioural results that show a possible

257 raise of discrimination among Gabonese colonies of *W. auropunctata*. Patchy distribution
258 would have been favoured by the fact that (i) a dense forest covers 170-210 of the 268000
259 km² of the country with a high level of biodiversity; *W. auropunctata* should encounter
260 natural enemies and become unable to extend its population through a bigger area (ii)
261 Gabonese human population is only about 1.5 million people. Communication routes are not
262 very numerous and most of them are badly maintained, except for the road connecting
263 Libreville to the north of Gabon. Thus, the impact of human dispersal (trade of food and
264 wood) may be relatively lower than in other countries with a higher density of human
265 population (i.e. Cameroun, New Caledonia).

266

267 **ACKNOWLEDGEMENTS**

268 This research was made possible through technical support from World Conservation and
269 Society (WCS). Also the first author thanks particularly Ludovic Ngok Banak, Kath Jeffery,
270 Fiona Maisels and the WCS Lope field team for their support.

271

272 **LITERATURE CITED**

- 273 Armbrrecht I, Ulloa-Chacón (2003) The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger)
274 (Hymenoptera: Formicidae) as a diversity indicator of ants in tropical dry forest
275 fragments of Colombia. *Environ Entomol* 32 (3): 542-547
- 276 Besselink C, Ferwerda W, Sips P (eds) (1998) The Congo Basin: Human and natural
277 resources, pp. 214. Netherlands Committee for IUCN, Amsterdam, Netherlands
- 278 Clark DB, Guayasamín C, Pazmiño O, Donoso C, Páez de villacís Y (1982) The tramp ant
279 *Wasmannia auropunctata*: autecology and effects on ant diversity and distribution on
280 Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica* 14: 196-207

281 Dalecky A, Renucci M, Tirard A, Debout G, Roux M, Kjellberg F, Provost E (2007) Changes
282 in composition of cuticular biochemicals of the facultatively polygynous ant
283 *Petalomyrmex phylax* during range expansion in Cameroon with respect to social,
284 spatial and genetic variation. *Molecular Ecology* 16: 3778-3791

285 Delabie JHC (1988) Ocorrência de *Wasmannia auropunctata* (Roger, 1863) (Hymenoptera,
286 Formicidae, Myrmicinae) em cacauais na Bahia, Brasil. *Rev Theobroma* 18:29-37

287 Errard C, Delabie J, Jourdan H, Hefetz A (2005) Intercontinental chemical variation in the
288 invasive ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera, Formicidae): A key to
289 the invasive success of a tramp species. *Naturwissenschaften* 92: 319-323

290 Errard C, Hefetz A (1997) Label familiarity and discriminatory ability of ants reared in mixed
291 groups. *Insectes Soc.* 44: 189-198.

292 Foucaud, J., Orivel J., Loiseau A., Delabie J. H. C., Jourdan H., Konghouleux D., Vonshak
293 M., Tindo M., Mercier J.-L., Fresneau D., Mikissa J.-B., McGlynn T., Mikheyev A. S.,
294 Oettler J. and A. Estoup, 2010. Worldwide invasion by the little fire ant: routes of
295 introduction and eco-evolutionary pathways. *Evolutionary Applications*, on line.

296 Giraud T, Pedersen JS, Keller L (2002) Evolution of supercolonies: The Argentine ants of
297 southern Europe. *PNAS* 99: 6075-6079.

298 Howard RW, Blomquist GJ (2005) Ecological, behavioural, and biochemical aspects of insect
299 hydrocarbons. *Annual Review of Entomology*, 50: 371-393

300 Jourdan H (1999) Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-
301 calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata*. PhD
302 thesis, Université Paul Sabatier, Toulouse

303 Jourdan H (2002) New Caledonian ant fauna : a hot spot for ant diversity in the pacific. In:
304 XIV *International Congress of l'USSI. The Golden Jubilee Proceedings* pp 167.
305 Hokkaido University, Sapporo

306 Le Breton J, Chazeau J, Jourdan H (2003) Immediate impacts of invasion by *Wasmannia*
307 *auropunctata* (Hymenoptera : Formicidae) on native litter ant fauna in a New
308 Caledonian rainforest. *Austral Ecology* 28: 204-209.

309 Le Breton J, Delabie JHC, Chazeau J, Dejean A, Jourdan H (2004) Experimental evidence of
310 large-scale unicoloniality in the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger). *Journal of*
311 *Insect Behavior* 17 (2): 263-271

312 Lubin YD (1984) Changes in the native fauna of the Galapagos Islands following invasion by
313 the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biol J Lim Soc* 21: 229-242

314 Majer JD, Delabie JHC, Smith MRB (1994) Arboreal Ant Community Patterns in Brazilian
315 Cocoa Farms. *Biotropica* 26 (1): 73-83

316 Martin S, Drijfhout F (2009) A Review of Ant Cuticular Hydrocarbons. *J Chem Ecol* 35:
317 1151–1161

318 Martin S, Helanterä H, Drijfhout F, (2008) Colony-specific Hydrocarbons Identify Nest
319 Mates in Two Species of Formica Ant. *J Chem Ecol* 34:1072–1080.

320 Mikheyev AS, Mueller UG (2007) Genetic relationships between native and introduced
321 populations of the little fire ant *Wasmannia auropunctata*. *Diversity Distrib* 13: 573-579

322 Mikissa JB, Delabie JHC, Mercier JL, Fresneau D (2008) Preliminary Assessment on the
323 Interactions of *Wasmannia auropunctata* in Native Ant Communities (Hymenoptera:
324 Formicidae) of a Mosaic Gallery Forest/Savannah in Lope National Park, Gabon.
325 *Sociobiology* 51: 207-218.

326 Passera L (1994) Characteristics of tramp species. In: DF Williams (ed) *Exotic ants: Biology,*
327 *Impact and Control of Introduced Species.* Westview Press, Boulder, Colorado, pp 23-
328 41.

329 Passera L, Aron S (2005) *Les fourmis : comportement, organisation sociale et évolution.* Les
330 Presses scientifiques du CNRS, Ottawa, Canada

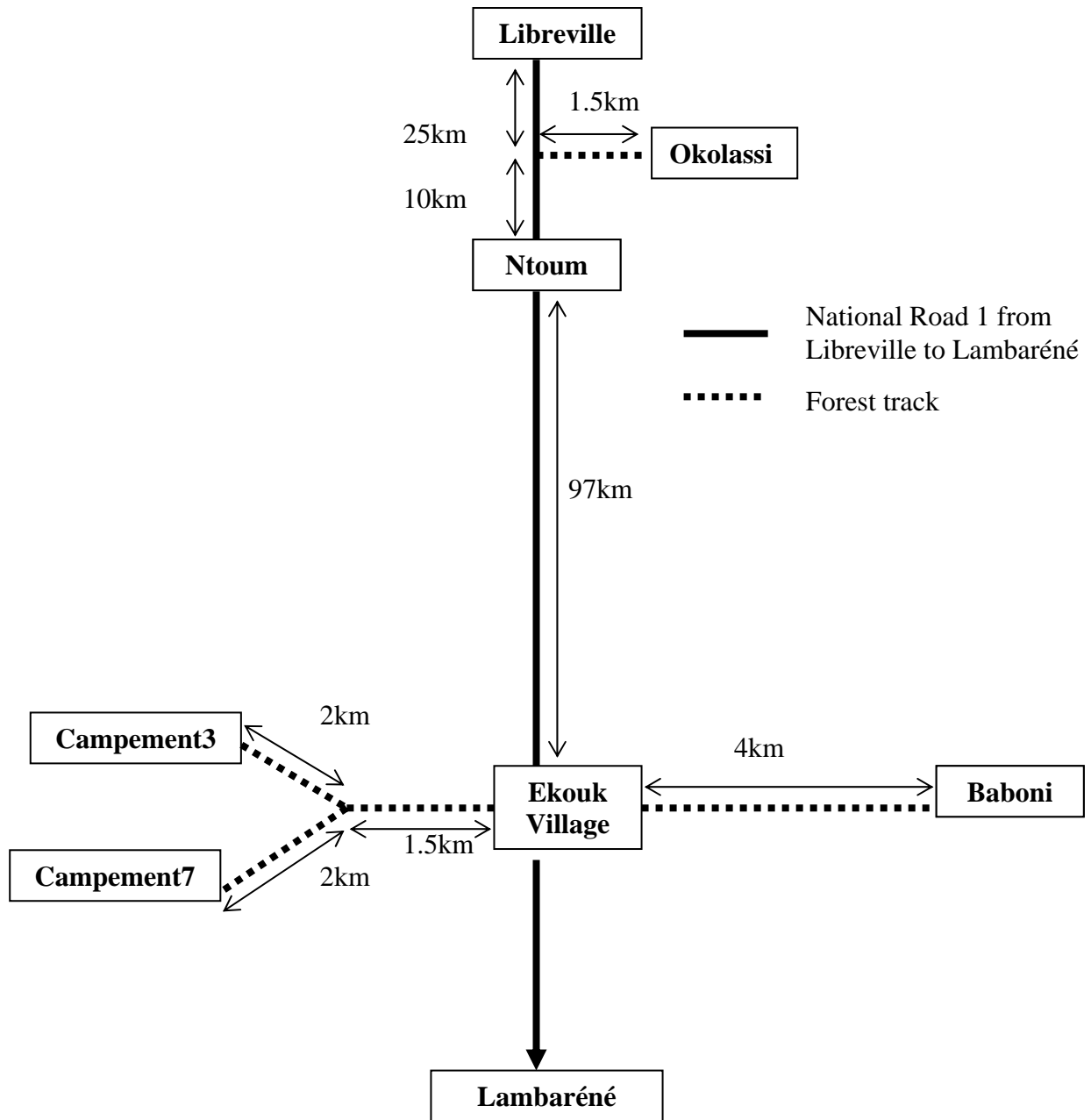
- 331 Pedersen JS, Krieger MJB, Vogel V, Giraud T, Keller L (2006) Native supercolonies of
332 unrelated individuals in the invasive Argentine ant. *Evolution* 60: 782-791.
- 333 Santschi F, (1914) Formicides de l'Afrique occidentale et australe du voyage de M. le
334 Professeur F. Silvestri. *Bollettino del Laboratorio di Zoologia generale e agraria*
335 (Portici, Italia) 8:309-385
- 336 Ulloa-Chacon P, Cherix D (1994) Perspectives on control of the little fire ant (*Wasmannia*
337 *auropunctata*) on the Galapagos Islands (Ecuador). In: *Exotic Ants: Biology Impact, and*
338 *Control of Introduced Species* (ed) Westview Press, Boulder, San Francisco & Oxford,
339 pp.63-72
- 340 Vander Meer RK, Morel L (1998) Nestmate recognition in ants. In: *Pheromone*
341 *Communication in Social Insects* (eds Vander Meer RK, Breed M, Winston M, Espelie
342 KE), pp.79-103. Westview Press, Boulder, Colorado.
- 343 Vonshak M, Dayan T, Ionescu-Hirsh A, Freidberg A, Hefetz A (2009a) The little fire ant
344 *Wasmannia auropunctata*: a new invasive species in the Middle East and its impact on
345 the local arthropod fauna. *Biological Invasions* DOI 10.1007/s10530-009-9593-2.
- 346 Vonshak M, Dayan T, Foucaud J, Estoup A, Hefetz A (2009b) The interplay between genetic
347 and environmental effects on colony insularity in the clonal invasive little fire ant
348 *Wasmannia auropunctata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63: 1667-1677.
- 349 Walker KL (2006) Impact of the little Fire Ant, *Wasmannia auropunctata*, on Native Forest
350 Ants in Gabon. *Biotropica* 38 (5): 666-673
- 351 Walsh DP, Henschel P, Kate A, Tutin CEG, Telfer P, Sally AL (2004) Logging Speeds Little
352 Red Fire Ant Invasion of Africa. *Biotropica* 36 (4): 637-641
- 353 Wetterer JK (1997) Alien ants of the Pacific islands. *Aliens* 6: 3-4

354 Wetterer JK, Walsh PD, White LJT (1999) *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera:
355 Formicidae), a destructive tramp-ant, in wildlife refuges of Gabon. Afr. Entomol. 7:
356 292-295

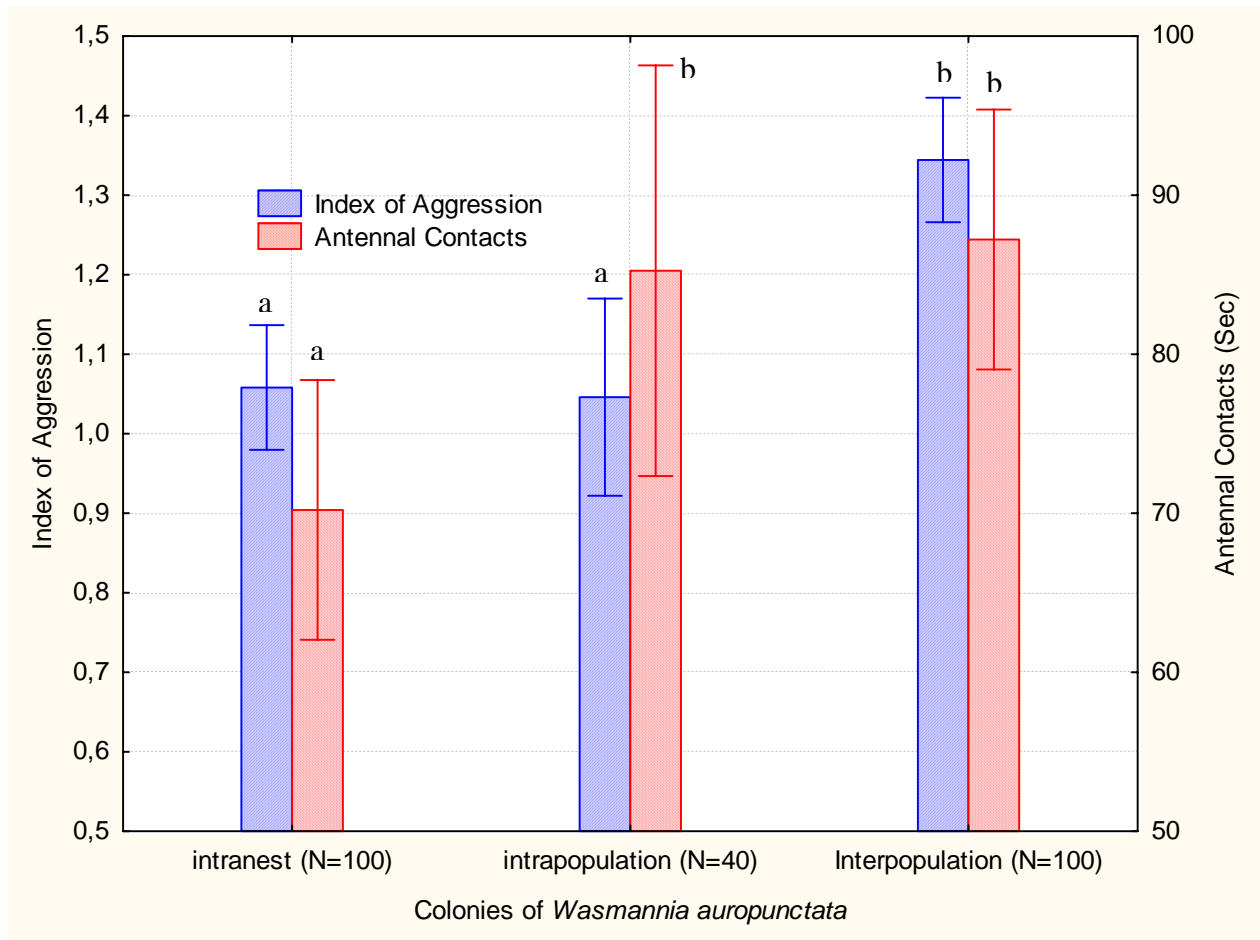
357
358
359
360
361
362
363
364
365
366
367
368
369
370
371
372
373
374
375
376
377
378
379
380
381
382
383
384
385
386
387
388
389
390
391
392
393
394
395
396
397
398
399
400

401 **List of Figures and Table**

402
403
404
405
406
407
408
409
410
411
412
413
414
415
416
417
418
419
420
421
422
423
424
425
426
427
428
429
430
431
432
433
434
435
436
437
438
439
440
441
442
443
444
445
446
447
448
449
450



442 **Figure 1:** Study area showing the distances between the different populations



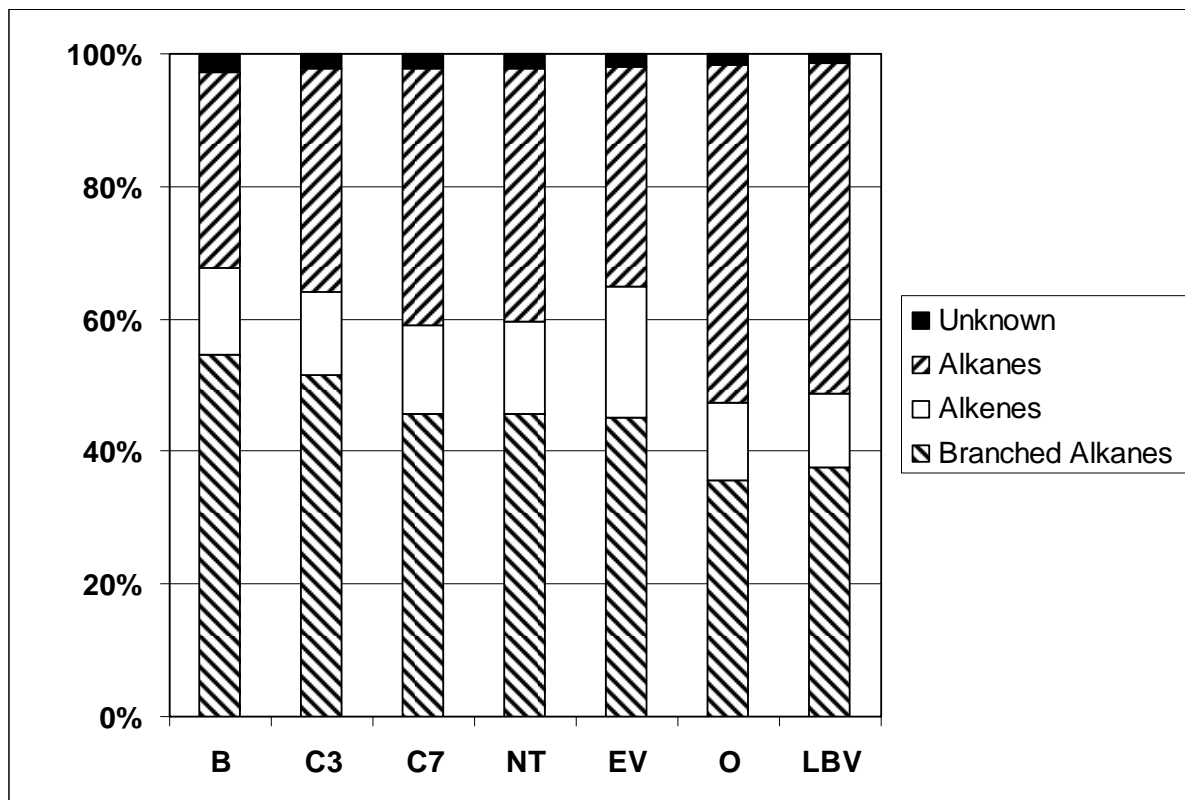
451
452

453 **Figure 2:** Comparison of Aggressiveness and Duration of Antennal Contacts developed by
 454 *W. auropunctata* during dyadic encounters at Intranest (N=100), Intrapopulation (N=40) and
 455 Interpopulation (N= 100) levels in Gabon. (Index of Aggression Anova test: $F_{(2, 237)} = 15.464$;
 456 $p < 10^{-5}$; Antennal Contacts Anova test: $F_{(2, 237)} = 4.6188$; $p = 0.01077$). Bars consist of Mean
 457 ± 0.95 Confidence Interval.)

458
459
460
461
462
463
464
465
466
467
468
469
470
471
472
473

474

475
476
477
478
479
480
481
482
483
484
485
486
487
488
489



490 **Figure 3:** Cumulative relative intensity (percentages) of compounds in each category of
491 hydrocarbons (Alkanes, Alkenes, Branched Alkanes and unknown compounds) of *W.*
492 *auropunctata* workers from 7 different sites of Gabon (Baboni (B); Campement7 (C7);
493 Campement3 (C3); Ekouk Village (EV); Libreville (LBV); Ntoum (NT); Okolassi (O)).

494
495
496
497
498
499
500
501
502
503
504
505
506
507
508
509
510
511
512
513
514
515
516
517
518
519
520

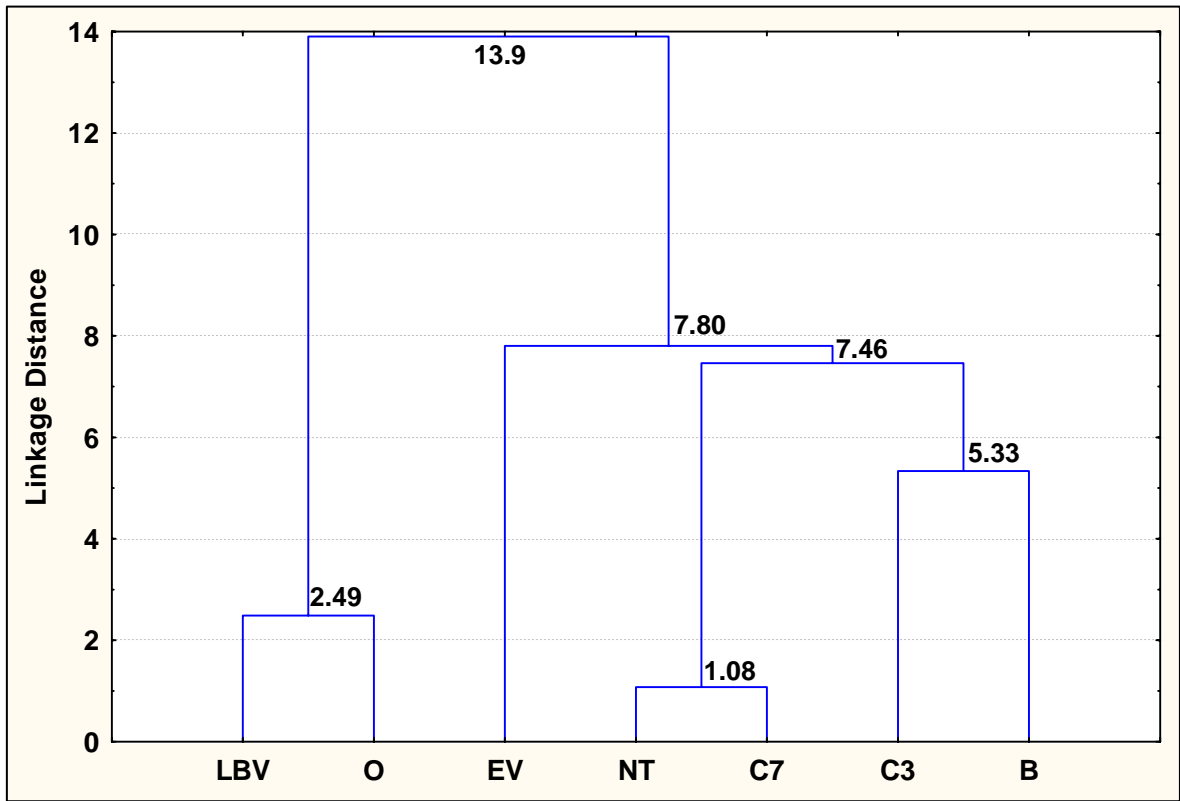


Figure 4: Hierarchical cluster analysis (Ward's method, Euclidean distances) conducted on the mean of the relative proportions of 27 peaks from the cuticular profiles of workers of *W. auropunctata* from seven different sites in Gabon (Baboni (B); Campement7 (C7); Campement3 (C3); Ekouk Village (EV); Libreville (LBV); Ntoum (NT); Okolassi (O)).

521
 522 Tables
 523
 524

Intranest (N=100)	Intrapopulation (N=40)	Interpopulation (Intersite) (N=100)
B2(B2);	B2(B3);	B2(C3);
B3(B3);	B3(B4);	B2(NT2);
B4(B4);	B4(B2);	B3(C7);
C7(C7);	NT1(NT2).	B3(LBV);
C3(C3);		B4(EV);
EV(EV);		B4(O);
LBV(LBV);		C3(C7);
NT1(NT1);		NT1(LBV);
NT2(NT2);		NT1(O);
O(O).		NT2(EV).

525
 526 **Table 1:** List of the different tests conducted for behavioural analysis. Ten replicates were
 527 performed for each test. Origin of colonies: Baboni (B2, B3 and B4); Campement3 (C3);
 528 Campement7 (C7); Ekouk Village (EV); Ntoun (NT1; NT2); Okolassi (O); Libreville (LBV).
 529

530
 531
 532
 533
 534
 535
 536
 537
 538
 539
 540
 541
 542
 543
 544
 545
 546
 547

548 Annexe: Comparative chemical analyses of cuticular hydrocarbons of workers of *W.*
 549 *auropunctata* collected from Gabon localities, New Caledonia and Brazil (from Errard *et al.*
 550 2005).
 551

Pics	Compound	New Caledonia	Brazil Santa Luzia	Gabon Libreville	Gabon Baboni
1	Nonadecane	t	+		
2	Eicosane		t		
3	Heneicosene	t	t		
4	Heneicosane	t	+		
5	Docosane	t	t		
6	Tricosadiene	t	+		
7	Tricosene	t	+	t	t
8	Tricosane	+	+++	+	+
9	3-Methyltricosane		+		
10	9-,+11-Methyltricosane			t	t
11	Tetracosadiene		t		
12	Tetracosene		t		
13	Tetracosane	+	t	+	t
14	3-Methyltetracosane		+	t	t
15	Pentacosadiene		+		
16	Pentacosene	t	+	+	t
17	Pentacosane	++++	+	++++	++
18	9-,+11-,+13-Methylpentacosane	t	t	+	+
19	5-Methylpentacosane			t	t
20	3-Methylpentacosane	+	t	t	t
21	Hexacosadiene		t		
22	Hexacosane	+	t	+	t
23	10,x-Dimethylhexacosane			t	t
24	Heptacosadiene		t	t	+
25	Heptacosene	+	++	+	+
26	Heptacosane	++++	++++	+++	++
27	9-,+11-,+13-Methylheptacosane	+		++	++
28	3-Methylheptacosane	+	+		
29	9,17-Dimethylheptacosane			t	+
30	5,9-Dimethylheptacosane			+	+
31	Octacosane	+	t	+	+
32	4-Methyloctacosane		t		
33	10-,+12-Methyloctacosane			t	+
34	Nonacosene		t	+	+
35	Nonacosane	++++	+	+++	++
36	15-Methylnonacosane	+	+++		
37	11-,+13-Methylnonacosane	+	+++	++	++
38	9-Methylnonacosane			++	++
39	7-Methylnonacosane	t	t		
40	5-Methylnonacosane	+	t		
41	3-Methylnonacosane	+	t		

42	9,17-Dimethylnonacosane			+	++
43	Triacontane		+		
44	12-Methyltriacontane			t	t
45	Huntriacontene			t	+
46	Huntriacontane	t	t	t	t
47	9-,+11-,+13,+15-Methylhuntriacontane	+	+	+	t
48	9,17-Dimethylhuntriacontane			+	+
49	9,19-,+11,19-Dimethylhuntriacontane		t		
50	10-,+12-,+14-Methyldotriacontane			++	++
51	Tritriacontene			+	++
52	9-,+11-Methyltritiacontane			t	t
53	9,17-,+9,23-Dimethyltritiacontane			+	+
54	13-,+15-,+17-Methylpentatriacontane			+	+
55	9,17-Dimethylpentatriacontane			+	+

552

553

ORIGINAL ARTICLE

Worldwide invasion by the little fire ant: routes of introduction and eco-evolutionary pathways

Julien Foucaud,¹ Jérôme Orivel,^{2,3} Anne Loiseau,¹ Jacques H. C. Delabie,⁴ Hervé Jourdan,¹ Djoël Konghouleux,¹ Merav Vonshak,⁵ Maurice Tindo,⁶ Jean-Luc Mercier,⁷ Dominique Fresneau,⁸ Jean-Bruno Mikissa,⁷ Terry McGlynn,⁹ Alexander S. Mikheyev,¹⁰ Jan Oettler¹¹ and Arnaud Estoup¹

1 INRA, UMR CBGP (INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Montferrier-sur-Lez cedex, France

2 Université de Toulouse, UPS, EDB (Laboratoire Evolution et Diversité Biologique), Toulouse, France

3 CNRS, EDB (Laboratoire Evolution et Diversité Biologique), Toulouse, France

4 Laboratório de Mirmecologia, CEPEC-CEPLAC & UESC, Itabuna, Bahia, Brazil

5 Department of Zoology, Tel-Aviv University, Tel-Aviv, Israel

6 Département de biologie des organismes animaux, Faculté des sciences de l'université de Douala, Douala, Cameroun

7 Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, UMR CNRS 6035, Faculté des Sciences et Techniques, Tours, France

8 Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée, CNRS UMR 7153, Université Paris 13, Villetaneuse, France

9 Department of Biology, University of San Diego, San Diego, CA, USA

10 Section of Integrative Biology, University of Texas, Austin, TX, USA

11 Biologie I, Universität Regensburg, Regensburg, Germany

Keywords

biological invasion, introduction routes, parthenogenesis, reproduction system, *Wasmannia auropunctata*.

Correspondence

J. Foucaud, INRA, UMR CBGP (INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Campus international de Baillarguet, CS 30016, F-34988 Montferrier-sur-Lez cedex, France.
Tel.: +33 4 99 62 33 46;
fax: 33 4 99 62 33 45;
e-mail: julien.foucaud@legs.cnrs-gif.fr

Received: 8 December 2009

Accepted: 24 December 2009

doi:10.1111/j.1752-4571.2010.00119.x

Abstract

Biological invasions are generally thought to occur after human aided migration to a new range. However, human activities prior to migration may also play a role. We studied here the evolutionary genetics of introduced populations of the invasive ant *Wasmannia auropunctata* at a worldwide scale. Using microsatellite markers, we reconstructed the main routes of introduction of the species. We found three main routes of introduction, each of them strongly associated to human history and trading routes. We also demonstrate the overwhelming occurrence of male and female clonality in introduced populations of *W. auropunctata*, and suggest that this particular reproduction system is under selection in human-modified habitats. Together with previous researches focused on native populations, our results suggest that invasive clonal populations may have evolved within human modified habitats in the native range, and spread further from there. The evolutionarily most parsimonious scenario for the emergence of invasive populations of the little fire ant might thus be a two-step process. The *W. auropunctata* case illustrates the central role of humans in biological change, not only due to changes in migration patterns, but also in selective pressures over species.

Introduction

Biological invasions are recognized as a major component of global change (Vitousek et al. 1997). The successful establishment and spread of species across previously unoccupied habitats has been shown to cause biodiversity declines (e.g. Clavero and Garcia-Berthou 2005), to disrupt ecosystems functions (e.g. Crooks 2002) and to incur severe socio-economic losses around the World

(e.g. Shogren and Tschirhart 2005). The role of human activity has become a primary driver in the current displacement of species at the global scale (McKinney and Lockwood 1999; Foley et al. 2005). When displaced, species are introduced in new environments where they probably lack specific adaptations, and may also undergo bottleneck events (Sakai et al. 2001). Invasive species, which thrive in their introduced environment, thus overcome this hypothetical lack of adaptation, despite a

probable low size and genetic variability of the introduced propagule. Some authors therefore argue that biological invasions are paradoxical events (Sax and Brown 2000; Frankham 2005a). However, recent studies refute this 'paradoxical' vision of bioinvasions, mostly through the demonstration of high propagule pressure and maintained, or even increased, genetic variability in the introduced populations (Kolbe et al. 2004; Lavergne and Molofsky 2007; Roman and Darling 2007; Dlugosch and Hays 2008; Facon et al. 2008).

Five ant species appear in the list of the 100 world's worst invasive organisms (Lowe et al. 2000), and these ant species have long been recognized to pose important threats to biodiversity and human activities (Holway et al. 2002). Our study focuses on one of the least studied of these particularly harmful invasive species, the little fire ant, *Wasmannia auropunctata* (Roger, 1863) (Formicidae: Myrmicinae). This species originates from Central and South America and is successfully spreading over the World tropics since the beginning of the last century. Its introduced range now encompasses many Caribbean islands, Florida, several West-African countries, and a large number of Pacific islands (Wetterer and Porter 2003). It also recently established populations in the Mediterranean zone, in Israel, which is raising concerns about its potential distribution range outside the tropics (Vonshak et al. 2009b).

Previous studies demonstrated that two types of populations coexist within the native range of *W. auropunctata* (Foucaud et al. 2009b; Orivel et al. 2009). In French Guiana, natural forest habitats, and especially floodplains along creeks, are occupied by low density, mostly sexually reproducing populations. On the contrary, human-disturbed habitats of the native range are generally occupied by high density, dominant, populations (see Orivel et al. 2009; Foucaud et al. 2009b for details). These latter populations generally display an extraordinary 'clonal' reproduction system, where males are produced clonally, female queens are parthenogens and workers are produced sexually (see Fig. S1; Fournier et al. 2005a). These clonal populations also display a specific mating pattern, where the mated male and female tend to harbor more divergent genotypes than in sexually reproducing populations (Foucaud et al. 2009b). The sexually produced worker offspring of these clonal couples is therefore highly heterozygous. This particular genetic architecture may be selected for in native human-disturbed habitats, and may provide the opportunity to invade other human-disturbed areas (Foucaud et al. 2009b).

In agreement with this, Foucaud et al. (2006) hypothesized that the introduced populations of *W. auropunctata* originated from the dominant, clonally reproducing populations of the native range. This hypothesis is, however,

based on the study of a single introduction area, New Caledonia (Foucaud et al. 2006). A first attempt of biogeographical study of native and introduced populations of *W. auropunctata* invasion has recently been completed (Mikheyev and Mueller 2007). Using a single mitochondrial region (between cytochrome oxidase subunits I and II), Mikheyev & Mueller provided useful insights into the species biogeography, but the low level of variation and the mode of inheritance of the markers used did not make it possible to address the evolutionary processes at play during the invasion.

The present study, which is based on an extensive worldwide set of molecular data obtained at 12 microsatellite loci, aimed at answering two main questions. First, what are the main routes of introduction of *W. auropunctata* around the globe? Second, what evolutionary processes could have enabled some *W. auropunctata* populations to invade remote areas? To address both questions, we deciphered the reproduction system and genotypic patterns of introduced populations, and compared these data with data gathered from previous studies focusing on the native range of the species (Foucaud et al. 2009b). This, in turn, enabled us to construct a parsimonious scenario for the worldwide invasion of *W. auropunctata*.

Methods

Field collection

Field work was conducted in 16 countries belonging to the introduced range of *W. auropunctata* (Fig. 1; Table 1). A total of 251 nests (i.e. an aggregation of workers, brood and/or queens within a woodstick, under stones or between dead leaves) belonging to 60 sites of the introduced range of *W. auropunctata* were collected from 1997 to 2007. The number of collected nests per site varied from one to 25 nests (Mean \pm SD: 5 ± 4 nests). For most of the nests (except Dominican, Cuban, Galapagos and Cocos Island nests), a large number of workers and most if not all of the reproductives were collected. The distance between sampled nests was always larger than two meters, to avoid sampling neighboring nests that most probably exchange workers and hence underestimating the genetic diversity within the sampled sites. Most of the samples (140 nests from 15 countries) were specifically collected for the present study. The Gabonese, Hawaiian and Floridian samples are different from the samples analyzed in Mikheyev et al. (2009). The New Caledonian and Israeli samples (82 and 29 nests, respectively) were used in previous genetic studies (Foucaud et al. 2006 and Vonshak et al. 2009a, respectively). For addressing some questions, we also used data from previously published population samples collected within the native range of *W. auropunctata* (Foucaud et al. 2007, 2009b).

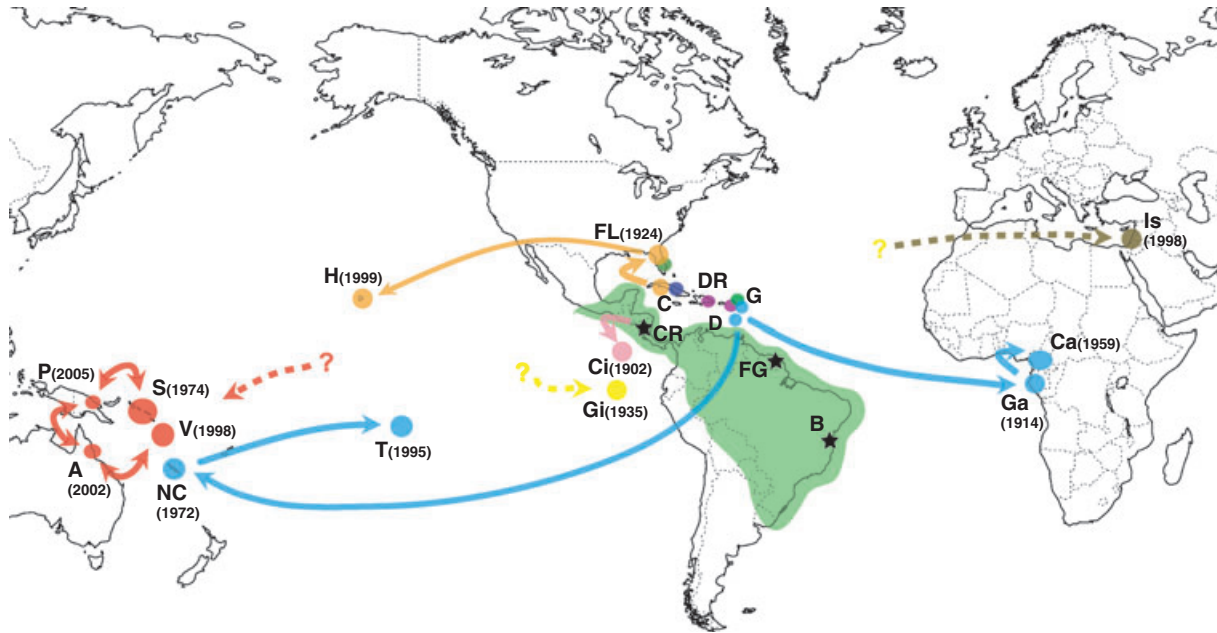


Figure 1 Routes of introduction of *Wasmannia auropunctata*. Note: Colored dots represent genetically distinct introduced clonal populations. The dark green area represents the native range of *W. auropunctata* (Wetterer and Porter 2003), and black stars represent areas where populations from the native range have been sampled. The code letter for each introduced country is given in Table 1. Estimated dates of introduction are indicated between brackets when available (see Table S1 for detailed references).

Table 1. Number of sampled nests and genotyped queens, males and workers, for each surveyed country.

Range	Country	Code letter	Sampled nests	Number of genotyped individuals			References
				Queens	Males	Workers	
Native	Brazil	B	66	250	135	527	Foucaud et al. 2009b
Native	French Guiana	FG	103	255	210	1107	Foucaud et al. 2009b
Native	Costa Rica	CR	8	25	6	63	This study
Total			177	530	351	1697	
Introduced	Cameroon	Ca	55	196	79	250	This study
Introduced	Gabon	Ga	19	59	45	150	This study
Introduced	Israel	Is	29	56	44	229	Vonshak et al. 2009a
Introduced	Florida	FL	11	26	8	88	This study
Introduced	Cuba	Cu	2	5	0	23	This study
Introduced	Guadeloupe	G	10	2	0	75	This study
Introduced	Dominican Republic	DR	1	0	0	8	This study
Introduced	Dominica	DR	1	0	0	8	This study
Introduced	Cocos Island	Ci	1	2	0	7	This study
Introduced	Galapagos Islands	Gi	1	0	0	8	This study
Introduced	New Caledonia	NC	82	580	208	702	Foucaud et al. 2006
Introduced	Tahiti	T	9	69	45	71	This study
Introduced	Hawaii	H	9	16	0	71	This study
Introduced	Vanuatu	V	10	18	2	71	This study
Introduced	Australia	A	7	14	10	54	This study
Introduced	Papua New Guinea	P	3	4	0	23	This study
Introduced	Solomons	S	1	13	0	32	This study
Total			251	1060	441	1870	

Microsatellite genotyping

The microsatellite genotyping was carried out as described in Foucaud et al. (2006). Briefly, for each sampled nest, DNA was extracted from at least seven workers and most if not all collected reproductives. Our microsatellite genotyping data set includes 3371 individuals collected in the introduced range of *W. auropunctata*, genotyped at 12 microsatellite loci (Fournier et al. 2005b). For certain comparisons, we additionally used another microsatellite genotyping data set including 2578 individuals from the native range of *W. auropunctata*, genotyped at 12 microsatellite loci (Table 1). This latter microsatellite data set corresponds to that published in recent studies focusing on native populations of *W. auropunctata* (Foucaud et al. 2009b), except for eight additional nests collected in Costa Rica in 1997.

Reproduction system and relationships between genotypes

We characterized the reproductive systems and the relationships between genotypes by investigating individual microsatellite genotypes visually and using two programs we developed in the Pascal object programming language (inquiries about details of the programs should be sent to the corresponding author). The first program was used to identify clones (i.e. identical multilocus genotypes) in a given sample of genotypes. The second program was used to construct dendrograms from individual genotypes (queens, males or workers) using the Neighbor-Joining algorithm (Saitou and Nei 1987). The genetic distance used to construct the dendrograms was a variant of Chakraborty and Jin's allele-shared distance (Chakraborty and Jin 1993), as defined in Fournier et al. (2005a).

The identification of the main routes of introduction turned out to be relatively simple due to the introduction of almost entirely clonal queen and male genotypes in each invaded area (see Results section). In particular, we could directly assess the relationships between two areas when they shared a common queen and/or male clonal genotype. We considered two genotypes to be clonal when they shared identical multilocus genotypes at 12 microsatellite loci, or when they differed either (i) by only one dinucleotide repeat at one of the 12 genotyped loci (as this pattern is likely to correspond to one mutational event at a microsatellite locus) or (ii) by homozygosity for one allele at a single heterozygous locus of the clonal queen genotype (as this pattern probably corresponds to a recombination or gene conversion event during thelytoky; Foucaud et al. 2006). The genotypes used to infer introduction routes were either the geno-

types of the males and queens collected in the field, or the genotypes of queens and males inferred from the genotypes of collected workers (cf. workers are sexually produced; Fournier et al. 2005a; Foucaud et al. 2006, 2007, 2009a). The 'direction' of the identified routes of introduction was assessed by the estimated dates of introduction in the given countries (i.e. from the oldest to the most recently invaded country). Historical information regarding dates of introduction of *W. auropunctata* invasion was gathered from Wetterer and Porter (2003) and from various experts and local people (see Fig. 1 and Table S1 for details).

Genotypic patterns

Previous studies that focused on the native populations of *W. auropunctata* found that clonal couples (i.e. male/queen mating pairs) differed significantly from sexual couples regarding their heterozygosity and difference in microsatellite allelic size (see below for definitions; Foucaud et al. 2009b). Both statistics were significantly higher in clonal couples, indicating a trend for outbreeding in these native populations (i.e. mating with genetically distant individuals). These clonal mating pairs result in significantly more heterozygous workers in clonal populations than sexual populations in the native range of *W. auropunctata*. We here investigated the same statistics in the introduced populations of the species. The differences between the queen and male genotypes of a given couple were assessed using a personal program that computes basic population genetic statistics (i.e. observed heterozygosity and mean difference in allele size within and between multilocus genotypes). Within-individual heterozygosity, H_{o_w} , was computed as the number of loci of an individual genotype showing different alleles. Heterozygosity of a queen-male couple, H_{o_b} , was computed as the mean number of times the male allele was different from each queen allele at a given locus. Within-individual difference in allelic size, DS_w , was computed as the difference in base pairs between the two alleles at a given locus of a single individual genotype. Difference in allelic size of a queen-male couple, DS_b , was computed as the mean difference between the male allele and the two queen alleles at a given locus. Because microsatellite sequences mutate under a stepwise model (Estoup et al. 2002), the differences in allele size between two microsatellite DNA copies measured either within or between individuals is related to the coalescence time and hence the level of divergence between the two compared genomes. H_o and DS statistics were computed for every locus, and we calculated their means for every population, nested in a single 'type' of population (three types: Native Sexual,

Native Clonal, Introduced Clonal; see Results section). We then tested for statistical differences in mean Ho and DS values for couples or workers: (i) between all three types of populations using a non-parametrical Friedman test, and (ii) between each pair of populations' type using non-parametrical Wilcoxon sign rank tests. We used loci as statistical units for all statistical tests.

Results

Reproduction system of introduced populations

The first result of our study is that most if not all introduced populations of *W. auropunctata* are reproducing clonally. All the 110 nests where both queens and males were collected showed direct proofs of clonal reproduction by both queens and males (i.e. groups of identical queen genotypes and groups of identical male genotypes). One hundred and two of the 103 nests where only queens were collected provided direct proof of clonal reproduction by queens (i.e. groups of identical queen genotypes). In all those nests, males were directly or indirectly shown to reproduce clonally (i.e. male genotypes inferred from queens' spermathecal contents or from workers were identical to known clonal male genotypes, respectively). Thirty-four of the 38 nests that lacked reproductives at the time of collection provided indirect proof of clonal reproduction by both queens and males (i.e. inferred queen genotypes identical to known clonal queen genotypes and inferred male genotypes identical to known clonal male genotypes). It was not possible to determine the type of reproduction system for only five of the 251 nests collected in the introduced range of *W. auropunctata* (three in Gabon, one in Guadeloupe and one in Florida). In those nests, the sampled or inferred genotypes of reproductives were neither identical nor close to known clonal genotypes. Furthermore, those nests were genetically monogynous and monoandrous. Hence, the male and queen of these nests could have reproduced sexually or clonally. Altogether, the proportion of nests sampled in the introduced range of *W. auropunctata* where both male and queens reproduce clonally (i.e. clonal nests) was over 98%. We did not find any introduced nest reproducing uniquely via sexuality, as was found in the native range of the species, where entire populations (composed of many nests) are either sexual or clonal (Foucaud et al. 2009b). In this previous study of the native range, we found around one-third of sampled nests to be exclusively sexual, which contrasts with the figure of 98% obtained here in the introduced range.

The overwhelming preponderance of the clonal reproduction in the introduced range of *W. auropunctata* does not necessarily imply that clonal reproductives never

reproduce sexually. Some rare sexual reproduction events, already observed in New Caledonia (Foucaud et al. 2006) and Gabon (Mikheyev et al. 2009), were also apparent here in introduced populations of Tahiti, Cameroon and other Gabonese populations. In these countries, some new clonal queen lineages were indeed derived from sexual recombination by local clonal queen and male lineages (see Fig. S2 and Foucaud et al. 2006 for a detailed description of derived lineages). However we did not detect any new clonal male lineage arising in those countries. We could therefore distinguish between two types of clonal couples within the introduced range of *W. auropunctata*. First, the original couples of clones are likely composed of the originally introduced male and queen genotypes (showing distinct genotypes without recombination events). Second, the derived couples of clones are composed of the original male genotype and a queen genotype deriving from a sexual reproduction event between the original male and queen genotypes.

Routes of introduction

Since virtually all introduced populations were clonal, we directly assessed the relationships among the queen and male genotypes from the introduced and the native range of *W. auropunctata* and hence infer on introduction routes. Our results show two major types of introduction pattern.

First, the Caribbean zone has been invaded by multiple couples of clonal queens and males (Figs 1 and 2). Several Caribbean countries share clonal queen genotypes, including Guadeloupe and Dominica, Guadeloupe and Dominican Republic, and Cuba and Florida (i.e. on Fig. 2A: Guadeloupe 1 – Dominica 2; Guadeloupe 2 – Dominican Republic; Cuba 2 – Florida 4). The slight differences between some of these genotypes are likely due to single mutational or recombination events during thelytoky. Interestingly enough, we observed a greater diversity of male genotypes in the Caribbean zone, as only Cuba and Florida share a clonal male genotype (i.e. on Fig. 2B: Cuba 2 – Florida 3). All other introductions were founded by single couples of clonal queen and male genotypes.

We could directly retrace the introduction histories for three groups of invaded countries. First, the clonal queen genotype shared by Guadeloupe and Dominica is also shared with Gabon, Cameroon, New Caledonia and Tahiti (Fig. 2A). This clonal queen genotype is mated to four distinct male genotypes: one in Guadeloupe, one in Dominica, one shared between Gabon and Cameroon, and one shared between New Caledonia and Tahiti (Fig. 2B). Second, the clonal male shared by Cuba and Florida is also shared with Hawaii (Fig. 2B). It is also worth pointing

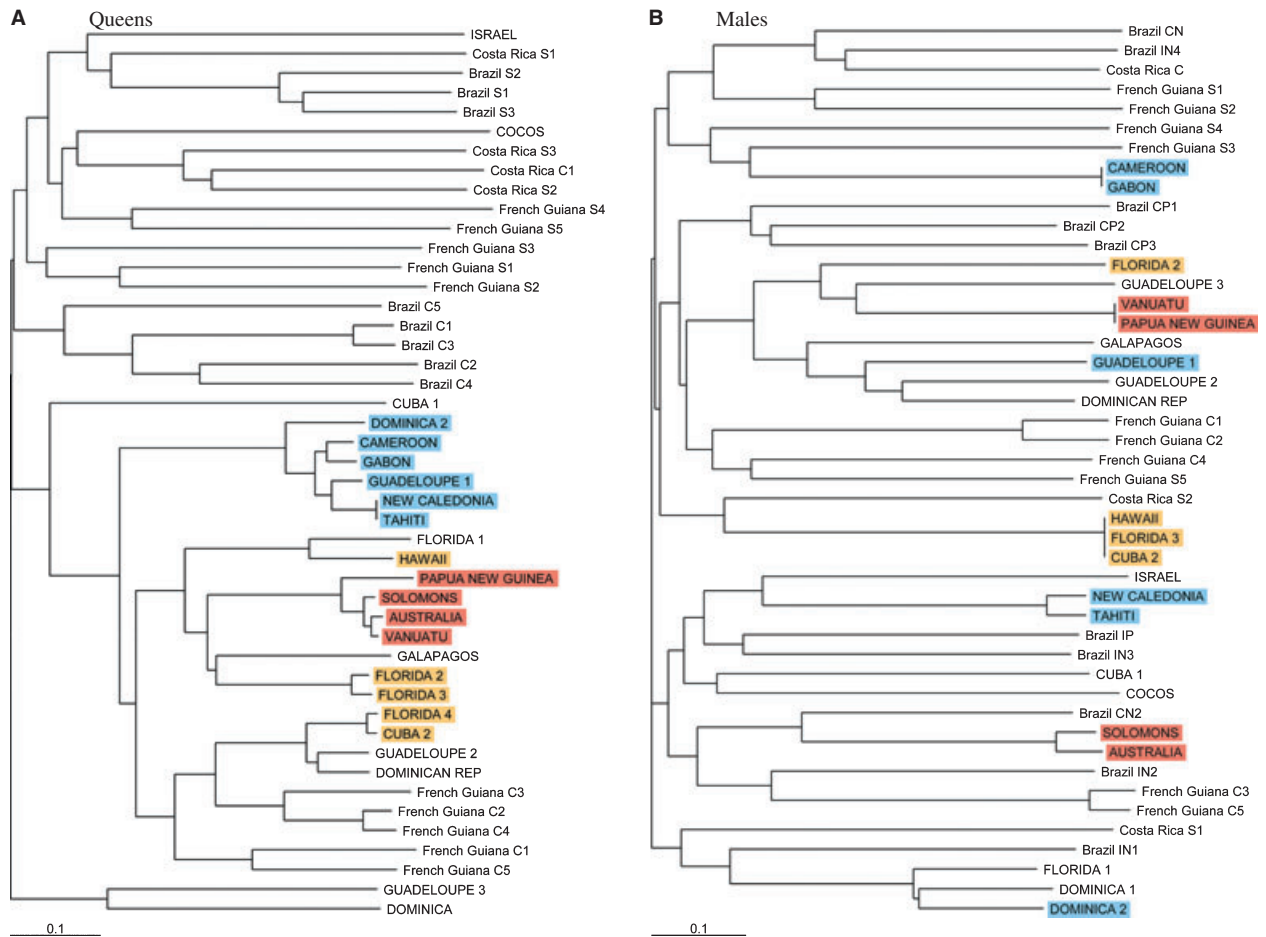


Figure 2 Neighbor-Joining dendrograms of the microsatellite (allele-shared) distances between individual queen (A) and male (B) genotypes. Note: Groups of introduced queens and males present in more than one country that share clonal genotypes for queens, males or both, were highlighted with colors similar to Fig. 1. Individual genotypes from the introduced and native ranges of *Wasmannia auropunctata* are written in upper case and lower case letters, respectively. All introduced and, due to space limitation, a randomly chosen subset of native genotypes were included for both sexes. Similar results were obtained when using all individual genotypes (not shown).

that the clonal Hawaiian queen genotype mated to this clonal male is also related to a Floridian queen genotype (Fig. 2A). Finally, one clonal queen genotype is shared between the Melanesian populations from the Solomon Islands, Vanuatu, Papua New Guinea and Australia (Fig. 2A). This clonal queen genotype is mated to two distinct male genotypes: one shared between Vanuatu and Papua New Guinea, and one shared between the Solomon Islands and Australia (Fig. 2B).

Treating together our microsatellite data set from the introduced range and our previous data set from the native range revealed two additional clusters of related genotypes. While other genetic distances led to very similar topologies, these two clusters must however be analyzed cautiously because of the low bootstrap values of some of the nodes of the queen tree (a feature expected when bootstrapping individual tree over loci). The first

cluster included the clonal queen genotypes found in the Caribbean zone and some of the clonal queen genotypes found in French Guiana (i.e. genotypes French Guiana C1 to C5; Fig. 2A). Two alternative hypotheses may explain this cluster: (i) the clonal genotypes introduced in the Caribbean Islands originate from the northern part of South America, and (ii) the clonal populations of French Guiana are a re-introduction of *W. auropunctata* from the Caribbean zone. While the definitive data to distinguish these two hypotheses are lacking, the first hypothesis seems more probable because Guianese clonal queen genotypes share a large proportion of their alleles at each locus with the neighboring sexual populations and hence likely originated from these sexual populations (Foucaud et al. 2007). A larger sample from the northern coast of the native range is needed to further disentangle these two hypotheses. The second cluster included the queen

genotypes from the native populations of Costa Rica and the introduced populations of Cocos Island (belonging to the Costa Rican state). It is interesting to note that this relationship in our microsatellite data set parallels previous findings based on mitochondrial DNA (Mikheyev and Mueller 2007).

We could not infer any routes of introduction for the clonal populations of Galapagos Islands and Israel, as well as any origin for the Melanesian clonal populations. These couples of clonal queen and male genotypes did not match or showed tight relationships with any other genotype from the native range of *W. auropunctata*. These introductions probably correspond to three independent routes that may originate from the native area or the Caribbean area (e.g. the hypothesized Brazilian origin of the Israeli population; Vonshak et al. 2009b).

Genotypic patterns of introduced populations

The characterization of the genotypic patterns of native populations provides some useful insights into the native origin of introduced populations of *W. auropunctata*. As a matter of fact, heterozygosity and difference in allele size differ markedly between sexual and clonal populations of the native range (see Methods section; Foucaud et al. 2009a,b). We thus compared the heterozygosity and difference in allele size between the male and queen genotypes of three distinct types of couples: sexual couples of the native range, clonal couples of the native range and clonal couples of the introduced range. When treating altogether all three types of couples, we found significant differences for both statistics (Friedman tests: Ho_b : $F_2 = 18$; $P < 10^{-3}$; DS_b : $F = 7.16$; $P = 0.027$; Table 2). When considering the types of couples by pair, the males and females genotypes from clonal couples from both the introduced and native areas had significantly higher level of between-individuals heterozygosity and difference in allele size than those from native sexual couples

(Wilcoxon sign rank tests: all P -values < 0.05 ; Table 2). On the other hand, there was no significant difference between introduced and native clonal couples for both statistics (Wilcoxon sign rank tests: all $P > 0.23$).

When considering the same statistics measured within individual worker genotypes, we found significant differences for heterozygosity, but not for difference in allele size (Friedman tests: Ho_w : $F_2 = 7.17$; $P = 0.028$; DS_w : $F = 3.50$; $P = 0.17$; Table 2). Pairwise analyses revealed that workers from clonal populations from both the introduced and native areas had significantly (or nearly for introduced populations) higher level of heterozygosity than those from native sexual populations (Table 2). There was no significant difference between workers of introduced and native clonal populations for both statistics (Wilcoxon sign rank tests: all $P > 0.11$).

Examining our data in detail, we found that the non-significant differences between workers of the introduced and native sexual populations were at least partly due to the presence of sexually derived female clones in some of the introduced areas (in New Caledonia, Tahiti and Western Africa). It is worth stressing that the genotypes of these derived female clones display some alleles of the genotype of their male mate, resulting in couples (and hence workers) with lower heterozygosity and difference in allele size (see Foucaud et al. 2006 for details). When removing the derived clonal genotypes from our data set, heterozygosity, but not difference in allele size, was significantly higher in the worker offspring of the originally introduced clonal couples than in the worker offspring of the native sexual populations (Wilcoxon sign rank test: Ho_w : $Z = 2.43$; $P = 0.015$). The worker offspring of the originally introduced clonal couples remained similar to workers from native clonal populations for both statistics (all P -values > 0.39).

Altogether, we found that introduced clonal populations were similar to native clonal populations and strongly dissimilar to native sexual populations with

Table 2. Heterozygosities (Ho) and differences in allele size (DS) in couples and workers from native sexual, native clonal and introduced clonal populations.

	Native sexual		Native clonal		Introduced clonal		Friedman test	Wilcoxon tests		
	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE		NaS-NaC	NaS-IntC	NaC-IntC
Couples										
Ho	0.668	0.093	0.897	0.021	0.890	0.019	***	**	**	NS
DS	7.502	1.604	11.992	0.852	9.768	0.512	*	**	*	NS
Workers										
Ho	0.710	0.032	0.852	0.026	0.808	0.018	*	**	0.08	NS
DS	7.859	0.761	11.214	1.043	8.485	0.400	NS	*	NS	NS

Note: Levels of significance of Friedman and Wilcoxon sign rank tests have been included, where NS: $P > 0.10$, *** $P < 10^{-3}$, ** $P < 10^{-2}$ and * $P < 0.05$. Native sexual, native clonal and introduced clonal populations are designated by NaS, NaC and IntC respectively.

regards to heterozygosity and difference in allele size of couples and workers.

Discussion

The present worldwide study enables us to reconstruct some of the main routes of introduction of *W. auropunctata* and provides some insights into the ecological and evolutionary factors that may have favored the current expansion of its distribution range around the globe. This in turn suggests some general mechanisms that could be involved in other, potentially numerous, cases of biological invasions.

Routes of introduction

Our study highlights the fact that the key factor explaining the current distribution of *W. auropunctata* over the world is trade and historical shipping routes. While this idea has been proposed long ago (Passera 1994; Wetterer and Porter 2003), our study illustrates it in a striking way (Fig. 1). Overall, we can distinguish several ‘human cultural routes’ of introduction of *W. auropunctata*. First, our study pinpoints the Caribbean zone as being an introduced area of primary importance. To date, Caribbean populations were classified among native populations of *W. auropunctata* (Mikheyev and Mueller 2007), with, however, substantial doubts (Wetterer and Porter 2003). Our study indicates that Caribbean populations are most likely introduced and not native. All Caribbean populations are indeed clonal, similarly to other introduced populations, whereas native populations are either clonal or sexual. Moreover, male and female clonal genotypes were highly dispersed throughout the Caribbean area, a situation that is parsimoniously explainable by human-mediated dispersal. Altogether, our microsatellite data set clearly shows that the Caribbean zone has undergone multiple introductions of *W. auropunctata*, maybe from the northern coast of South America, represented here by our Guianese samples. The diversity of male and female clones that encompasses all the Caribbean area indicates that introductions are most probably ancient and/or frequent events. This situation probably arose through the extensive human exchange between South and Central America and the Caribbean islands that followed the European colonization in the XVIth century. This latter result parallels those of a previous study based on a mitochondrial DNA marker (Mikheyev and Mueller 2007).

Our study also shows that the Caribbean zone has been an important platform for secondary long-distance introductions all over the World. We found two main routes of introduction connected to the Caribbean zone (Fig. 1).

First, a ‘French’ introduction route connects the French Caribbean island Guadeloupe to former (Gabon, Cameroon) and present French overseas territories (New Caledonia, Tahiti). Second, we also demonstrate the existence of an ‘Hispano-American’ introduction route linking sequentially Cuba to Florida, and Florida to Hawaii. The latter link between Floridian and Hawaiian introduced population, recently proposed by Mikheyev et al. (2009), is here clearly evidenced. The geographical and socio-economical proximity of the Caribbean archipelago to the tropical American mainland (i.e. the native area of *W. auropunctata*), together with its ongoing history of strong connection with other tropical areas worldwide through a variety of ‘cultural’ networks, are the probable causes of the intermediate position of the Caribbean populations in the worldwide invasion of *W. auropunctata*.

Two other introduction routes illustrate the ‘cultural’ component of the invasion of *W. auropunctata*. First, we show that Australia, Vanuatu, Papua New Guinea and the Solomon Islands have been invaded by only one clonal queen and two clonal male genotypes. The most probable explanation for this strong link between these populations is the introduction of *W. auropunctata* through the traditional exchange of plants and goods between Melanesian peoples. We could not further trace back the origin of these introduced populations, but mtDNA data indicate that they probably originate from the Caribbean area (Mikheyev and Mueller 2007). Finally, our microsatellite data suggest, without strong statistical support, an introduction of the Cocos Island population from the Costa Rican mainland, a scenario already suspected in previous studies (Solomon and Mikheyev 2005; Mikheyev and Mueller 2007).

That cultural and commercial networks represent key factors in the current distribution and origins of introduced populations has already been shown in others invasive species, including other invasive ants. Trade explains much of the current distribution of *Solenopsis invicta* (Tschinkel 2006; Caldera et al. 2008; Zhang et al. 2009), *Linepithema humile* (Suarez et al. 2001; Corin et al. 2007; Sunamura et al. 2009a) and other invasive ant species (McGlynn 1999). Cultural and economical hubs, such as the Caribbean area, are also ‘invasive species hubs’, as recently illustrated by the presence of three distinct supercolonies of *L. humile* in the port of Kobe, Japan (Sunamura et al. 2009b).

Eco-evolutionary pathways to invasion

The present study does not strictly link any known introduced population to a known native population. This result was somewhat expected given the high genetic diversity and strong structure of native *W. auropunctata*

populations (Foucaud et al. 2009b). Recent studies pointed that high-density, dominant populations were present in the native geographical range of *W. auropunctata* (Orivel et al. 2009). The large majority of these native dominant populations were headed by clonal queens and males displaying a specific genetic pattern of outbreeding (i.e. clonal male and queen from a given couple tend to possess divergent genotypes; Foucaud et al. 2009b). We found here that virtually all introduced populations were also clonal, and that these introduced populations stemmed from clonal couples associating male and queen genotypes that also produced particularly heterozygous workers. Dominant populations from the native range and invasive population from the introduced range are therefore similar in term of reproduction system and specific mating patterns, and distinct from the native sexual populations. This work hence provides indirect evidences that the introduced populations of *W. auropunctata* originate from the native dominant populations.

It is worth pointing that all native dominant populations are located in human-disturbed habitats, in sharp contrast to native non-dominant populations, located in natural habitats such as primary forests. It has therefore been hypothesized that the high heterozygosity of workers from native clonal populations might help them to cope with the particular biotic and abiotic conditions of human-disturbed habitats (Foucaud et al. 2009b). Several studies have suggested that the maintenance of highly heterozygous combinations of genes might be advantageous to maintain viable populations in habitats where abiotic conditions are extreme or changing (Kearney and Shine 2004; Frankham 2005b; Ferreira and Amos 2006), as found for temperature and humidity in human-disturbed habitats of the native range of *W. auropunctata* (Orivel et al. 2009). Alternatively, highly heterozygous combinations of genes may enable individuals to better exploit their environment, particularly when resources are abundant (Reznick et al. 2000; Vorburger 2005), which is probably the case in human-disturbed habitats such as plantations (Delabie et al. 1994). If the maintenance of specific gene combinations is required to maintain viable populations in human-disturbed habitats, then the male and female clonal reproduction system of *W. auropunctata* is expected to be advantageous in these habitats, because it lacks recombination, contrary to a sexual reproduction system. The results we obtained here on introduced populations, which were almost only sampled in invaded human-disturbed habitats, are consistent with this hypothesis. Laboratory experiments are needed to test for fitness differences between sexual and clonal populations from both native and introduced ranges using abiotic conditions specific to human-disturbed habitats.

An additional advantage of the male and female clonal reproduction system of *W. auropunctata* is expected during remote introduction events. Even if the number of initial founders is small, this system indeed prevents the rapid erosion of the introduced population genetic diversity through drift, thus limiting genetical side effects of bottlenecks (i.e. inbreeding depression for sexually reproducing populations, Keller et al. 1994; Haag et al. 2002).

Scenario of the little fire ant worldwide invasion

A traditional vision of biological invasions, illustrated in Fig. 3A, assumes that it is a single step process, where an 'exotic' species from a 'distant' native area establishes and spreads into an introduced area (Richardson et al. 2000; Sakai et al. 2001; Colautti and MacIsaac 2004). In agreement with this, most current definitions of bioinvasions explicitly insist on the occurrence of a long-distance transport between the native and introduced ranges (Colautti and MacIsaac 2004; Vermeij 2005; Falk-Petersen et al. 2006; but see Valéry et al. 2009). In the case of *W. auropunctata*, our data, together with previous studies (Foucaud et al. 2009b), suggests that a two-step process as illustrated in Fig. 3B is actually more parsimonious.

The first step occurs within the native range of the species, where mostly clonal populations, likely originating from natural habitats, spread to and dominate some human-disturbed habitats (Foucaud et al. 2009b). Because natural and human-disturbed habitats are often spatially adjacent within the native range of the species, it is likely that the propagule pressure exerted from the natural on the human-disturbed habitats is significantly higher than traditionally supposed between 'distant' native and introduced ranges. This is expected to favor the emergence of dominant populations adapted to human-disturbed habitats.

The second step is the transfer, establishment and local spread of populations from the native to the remote introduced areas of the species. The most parsimonious hypothesis is that these introduced invasive populations stem from the native clonal populations of the human-disturbed habitats, for at least three reasons. First, our study shows that the main vector of *W. auropunctata* long-distance dispersal is trade, in accordance with previous results on this species (Mikheyev and Mueller 2007) as well as many other pests (McGlynn 1999; Mack et al. 2000; Sunamura et al. 2009b). Because human-modified areas are nowadays extensively connected on a global scale (Rahel 2007; Tatem and Hay 2007), it is therefore highly probable that the propagule uptake from the native range of *W. auropunctata* is several orders higher from the high-density populations typical of human-disturbed habitats

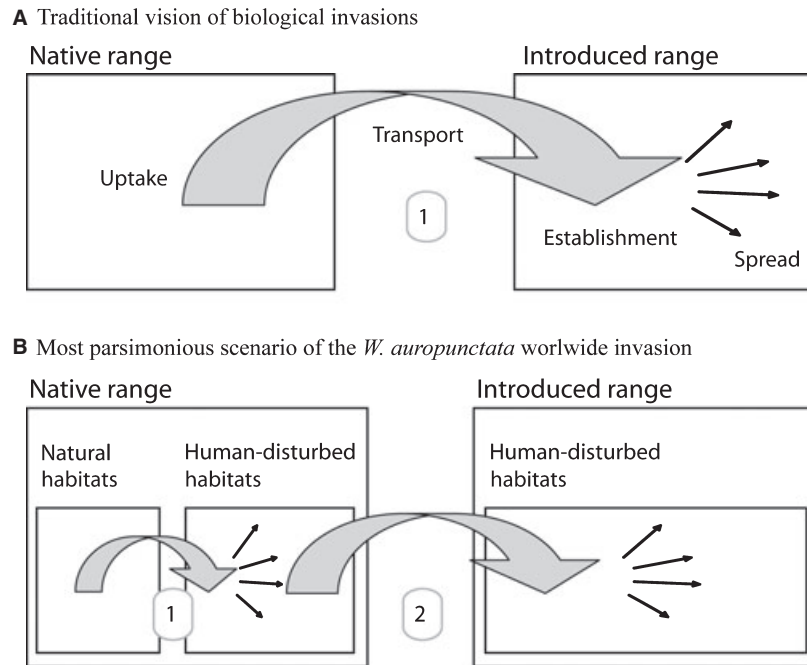


Figure 3 Schematic representation of the traditional vision of bioinvasions (A) and of the most parsimonious scenario of the worldwide invasion of *Wasmannia auropunctata* (B).

than from low-density populations of natural habitats. Second, it is now widely recognized that one of the major impacts of human activities on Earth's ecosystems is biotic and abiotic homogenization (McKinney and Lockwood 1999; Tilman et al. 2001; Olden et al. 2004; Foley et al. 2005; Ewers et al. 2009). It may therefore not be necessary, or at least less difficult, for introduced populations to adapt to new environmental conditions (i.e. human-disturbed habitats of the introduced range), as long as they come from human-disturbed habitats of the native range. Finally, putative genetic costs of introductions of small size propagules (e.g. inbreeding depression) can be avoided by clonal populations but not by sexual populations of the native range of *W. auropunctata* (Sakai et al. 2001).

The two-step scenario illustrated in Fig. 3 might apply to a substantial proportion of invasive species, including ants. In *S. invicta* for instance, populations introduced in the USA originate from native areas that are disturbed naturally or by human activities and where the species is ecologically dominant (Calcaterra et al. 2008). Second, *S. invicta* was most probably dispersed from ports from the Buenos Aires region into Port Mobile, Alabama (Lofgren 1986). Finally, it has been shown that *S. invicta* is subsequently favored by human-induced ecological change in its introduced range (King and Tschinkel 2008). Other invasive species that are found in close contact with

humans within their native range could also comply with our two-step scenario as was noticed in previous studies (e.g. Sakai et al. 2001).

Conclusions

Our study of the worldwide invasion by *W. auropunctata* illustrates the central role of human-induced biological change. This human-induced change does not seem to only modify species migration patterns, but also selective pressures over species in both their native and introduced ranges. In the case of *W. auropunctata*, it is likely that the dramatic biological shifts that putatively occurred during the transition from natural to human-disturbed habitats within its native range is the basis of the worldwide invasion success of the species.

The *W. auropunctata* case also illustrates the arbitrary aspect of the use of geographical factors (i.e. native/introduced ranges) as a conceptual basis in the study of biological invasions (see Valéry et al. 2009). We argue that invasion biologists should rather use objective ecological factors (i.e. habitats and niches) as a basis to decipher the evolution of invasiveness in wild populations. The need to root invasion biology deeper into ecology and evolution has already been underlined in several seminal publications (Heger and Trepl 2003; Facon et al. 2006; Lee and Gelembiuk 2008).

Acknowledgements

We would like to thank Barbara Gerber for her great help in the lab, Tommy Thompson for sampling the Hawaiian *Wasmannia* population, and Benoît Facon and Ruth Hufbauer for helping us improve earlier versions of this manuscript. This work was supported by a grant from the French *Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable – appel d'offre ECOTROP* to AE and JO and by a grant *CORUS no 02 412 062 du Ministère des Affaires Étrangères* to MT. JHCD acknowledges his research grant by CNPq. Data used in this work were (partly) produced through molecular genetic analysis technical facilities of the IFR119 Montpellier Environnement Biodiversité.

Literature cited

- Calcaterra, L., J. Livore, A. Delgado, and J. Briano. 2008. Ecological dominance of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*, in its native range. *Oecologia* **156**:411–421.
- Caldera, E., K. Ross, C. DeHeer, and D. Shoemaker. 2008. Putative native source of the invasive fire ant *Solenopsis invicta* in the USA. *Biological Invasions* **10**:1457–1479.
- Chakraborty, R., and L. Jin. 1993. Determination of relatedness between individuals using DNA fingerprinting. *Human Biology* **65**:875–895.
- Clavero, M., and E. Garcia-Berthou. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology & Evolution* **20**:110.
- Colautti, R. I., and H. J. MacIsaac. 2004. A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions* **10**:135–141.
- Corin, S. E., P. J. Lester, K. L. Abbott, and P. A. Ritchie. 2007. Inferring historical introduction pathways with mitochondrial DNA: the case of introduced Argentine ants (*Linepithema humile*) into New Zealand. *Diversity and Distributions* **13**:510–518.
- Crooks, J. A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* **97**:153–166.
- Delabie, J. H. C., A. M. V. Encarnação, and I. M. Carzola. 1994. Relations between the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, and its associated mealybug *Planococcus citri* in Brazilian coca farms. In D. F. Williams, ed. *Exotic Ants: Biology, Impact, and Control of Introduced Species*, pp. 91–103. Westview Press, Boulder, CO.
- Dlugosch, K. M., and C. G. Hays. 2008. Genotypes on the move: some things old and some things new shape the genetics of colonization during species invasions. *Molecular Ecology* **17**:4583–4585.
- Estoup, A., P. Jarne, and J. M. Cornuet. 2002. Homoplasmy and mutation model at microsatellite loci and their consequences for population genetics analysis. *Molecular Ecology* **11**:1591–1604.
- Ewers, R. M., J. P. W. Scharlemann, A. Balmford, and R. E. Green. 2009. Do increases in agricultural yield spare land for nature? *Global Change Biology* **15**:1716–1726.
- Facon, B., B. J. Genton, J. Shykoff, P. Jarne, A. Estoup, and P. David. 2006. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology & Evolution* **21**:130–135.
- Facon, B., J.-P. Pointier, P. Jarne, V. Sarda, and P. David. 2008. High genetic variance in life-history strategies within invasive populations by way of multiple introductions. *Current Biology* **18**:363–367.
- Falk-Petersen, J., T. Bøhn, and O. Sandlund. 2006. On the numerous concepts in invasion biology. *Biological Invasions* **8**:1409–1424.
- Ferreira, A. G. A., and W. Amos. 2006. Inbreeding depression and multiple regions showing heterozygote advantage in *Drosophila melanogaster* exposed to stress. *Molecular Ecology* **15**:3885–3893.
- Foley, J. A., R. DeFries, G. P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S. R. Carpenter, F. S. Chapin *et al.* 2005. Global consequences of land use. *Science* **309**:570–574.
- Foucaud, J., H. Jourdan, J. Le Breton, A. Loiseau, D. Konghouleux, and A. Estoup. 2006. Rare sexual reproduction events in the clonal reproduction system of introduced populations of the little fire ant. *Evolution* **60**:1646–1657.
- Foucaud, J., D. Fournier, J. Orivel, J. H. C. Delabie, A. Loiseau, J. Le Breton, G. J. Kergoat *et al.* 2007. Sex and clonality in the Little Fire Ant. *Molecular Biology and Evolution* **24**:2465–2473.
- Foucaud, J., A. Estoup, A. Loiseau, O. Rey, and J. Orivel. 2009a. Thelytokous parthenogenesis, male clonality and genetic caste determination in the little fire ant: new evidence and insights from the lab. *Heredity*, doi: 10.1038/hdy.2009.169.
- Foucaud, J., J. Orivel, D. Fournier, J. H. C. Delabie, A. Loiseau, J. Le Breton, P. Cerdan *et al.* 2009b. Reproductive system, social organization, human disturbance and ecological dominance in native populations of the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Molecular Ecology* **18**:5059–5073.
- Fournier, D., A. Estoup, J. Orivel, J. Foucaud, H. Jourdan, J. Le Breton, and L. Keller. 2005a. Clonal reproduction by males and females in the little fire ant. *Nature* **435**:1230–1235.
- Fournier, D., J. Foucaud, A. Loiseau, S. Cros-Arteil, H. Jourdan, J. Orivel, J. Le Breton *et al.* 2005b. Characterization and PCR multiplexing of polymorphic microsatellite loci for the invasive ant *Wasmannia auropunctata*. *Molecular Ecology Notes* **5**:239–242.
- Frankham, R. 2005a. Resolving the genetic paradox in invasive species. *Heredity* **94**:385–385.
- Frankham, R. 2005b. Stress and adaptation in conservation genetics. *Journal of Evolutionary Biology* **18**:750–755.

- Haag, C. R., J. W. Hottinger, M. Riek, and D. Ebert. 2002. Strong inbreeding depression in a *Daphnia* metapopulation. *Evolution* **56**:518–526.
- Heger, T., and L. Trepl. 2003. Predicting biological invasions. *Biological Invasions* **5**:313–321.
- Holway, D. A., L. Lach, A. V. Suarez, N. D. Tsutsui, and T. J. Case. 2002. The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**:181–233.
- Kearney, M., and R. Shine. 2004. Developmental success, stability, and plasticity in closely related parthenogenetic and sexual lizards (*Heteronotia*, Gekkonidae). *Evolution* **58**:1560–1572.
- Keller, L. F., P. Arcese, J. N. M. Smith, W. M. Hochachka, and S. C. Stearns. 1994. Selection against inbred song sparrows during a natural population bottleneck. *Nature* **372**:356–357.
- King, J. R., and W. R. Tschinkel. 2008. Experimental evidence that human impacts drive fire ant invasions and ecological change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**:20339–20343.
- Kolbe, J. J., R. E. Glor, L. Rodriguez Schettino, A. C. Lara, A. Larson, and J. B. Losos. 2004. Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature* **431**:177–181.
- Lavergne, S., and J. Molofsky. 2007. Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**:3883–3888.
- Lee, C. E., and G. W. Gelembiuk. 2008. Evolutionary origins of invasive populations. *Evolutionary Applications* **1**:427–448.
- Lofgren, C. S. 1986. History of imported fire ants in the United States. In C. S. Lofgren, and R. K. Vander Meer, eds. *Fire Ants and Leaf Cutting Ants: Biology and Management*, pp. 36–49. Westview Press, Boulder, CO.
- Lowe, S., M. Browne, and S. Boudjelas. 2000. 100 of the world's worst invasive alien species. *Aliens* **125**:1–12.
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout, and F. A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* **10**:689–710.
- McGlynn, T. P. 1999. The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. *Journal of Biogeography* **26**:535–548.
- McKinney, M. L., and J. L. Lockwood. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* **14**:450–453.
- Mikheyev, A. S., and U. G. Mueller. 2007. Genetic relationships between native and introduced populations of the little fire ant *Wasmannia auropunctata*. *Diversity and Distributions* **13**:573–579.
- Mikheyev, A. S., S. Bresson, and P. Conant. 2009. Single-queen introductions characterize regional and local invasions by the facultatively clonal little fire ant *Wasmannia auropunctata*. *Molecular Ecology* **18**:2937–2944.
- Olden, J. D., N. LeRoy Poff, M. R. Douglas, M. E. Douglas, and K. D. Fausch. 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution* **19**:18–24.
- Orivel, J., J. Grangier, J. Foucaud, J. Le Breton, F.-X. André, H. Jourdan, J. H. C. Delabie *et al.* 2009. Ecologically heterogeneous populations of the invasive ant *Wasmannia auropunctata* within its native and introduced ranges. *Ecological Entomology* **34**:504–512.
- Passera, L. 1994. Characteristics of tramp species. In D. F. Williams, ed. *Exotic Ants: Biology, Impact, and Control of Introduced Species*, pp. 23–43. Westview Press, Boulder, CO.
- Rahel, F. J. 2007. Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology* **52**:696–710.
- Reznick, D., L. Nunney, and A. Tessier. 2000. Big houses, big cars, superfleas and the costs of reproduction. *Trends in Ecology & Evolution* **15**:421–425.
- Richardson, D. M., P. Pysek, M. Rejmanek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, and C. J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* **6**:93–107.
- Roman, J., and J. A. Darling. 2007. Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **22**:454–464.
- Saitou, N., and M. Nei. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* **4**:406–425.
- Sakai, A. K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman *et al.* 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**:305–332.
- Sax, D. F., and J. H. Brown. 2000. The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography* **9**:363–371.
- Shogren, J. F., and J. Tschirhart. 2005. Integrating ecology and economics to address bioinvasions. *Ecological Economics* **52**:267–271.
- Solomon, S. E., and A. S. Mikheyev. 2005. The ant (Hymenoptera: Formicidae) fauna of Cocos island, Costa Rica. *Florida Entomologist* **88**:415–423.
- Suarez, A. V., D. A. Holway, and T. J. Case. 2001. Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: insights from Argentine ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**:1095–1100.
- Sunamura, E., X. Espadaler, H. Sakamoto, S. Suzuki, M. Terayama, and S. Tatsuki. 2009a. Intercontinental union of Argentine ants: behavioral relationships among introduced populations in Europe, North America, and Asia. *Insectes Sociaux* **56**:143–147.
- Sunamura, E., S. Hatsumi, S. Karino, K. Nishisue, M. Terayama, O. Kitade, and S. Tatsuki. 2009b. Four mutually incompatible Argentine ant supercolonies in Japan: inferring invasion history of introduced Argentine ants

- from their social structure. *Biological Invasions* **11**: 2329–2339.
- Tatem, A. J., and S. I. Hay. 2007. Climatic similarity and biological exchange in the worldwide airline transportation network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **274**:1489–1496.
- Tilman, D., J. Fargione, B. Wolff, C. D'Antonio, A. Dobson, R. Howarth, D. Schindler *et al.* 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* **292**:281–284.
- Tschinkel, W. R. 2006. *The Fire Ants*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Valéry, L., H. Fritz, J.-C. Lefeuvre, and D. Simberloff. 2009. Invasive species can also be native. *Trends in Ecology & Evolution* **24**:585.
- Vermeij, G. J. 2005. Invasion as expectation: a historical fact of life. In D. F. Sax, J. J. Stachowicz, and S. D. Gaines, eds. *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography*, pp. 315–339. Sinauer Associates, Inc, Sunderland.
- Vitousek, P. M., C. M. D'Antonio, L. L. Loope, M. Rejmanek, and R. Westbrooks. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* **21**:1–16.
- Vonshak, M., T. Dayan, J. Foucaud, A. Estoup, and A. Hefetz. 2009a. The interplay between genetic and environmental effects on colony insularity in the clonal invasive little fire ant *Wasmannia auropunctata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **63**:1667–1677.
- Vonshak, M., T. Dayan, A. Ionescu-Hirsh, A. Freidberg, and A. Hefetz. 2009b. The little fire ant *Wasmannia auropunctata*: a new invasive species in the Middle East and its impact on the local arthropod fauna. *Biological Invasions*, doi: 10.1007/s10530-009-9593-2
- Vorburger, C. 2005. Positive genetic correlations among major life-history traits related to ecological success in the aphid *Myzus persicae*. *Evolution* **59**:1006–1015.
- Wetterer, J. K., and S. D. Porter. 2003. The little fire ant, *Wasmannia auropunctata*: distribution, impact, and control. *Sociobiology* **42**:1–41.
- Zhang, R., Y. Li, N. Liu, and S. D. Porter. 2009. An overview of the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) in mainland China. *Florida Entomologist* **90**:723–731.

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Figure S1. Schematic representation of the gene transmission between two consecutive generations in the two types of reproduction system found in *Wasmannia auropunctata*.

Figure S2. Schema (A) and example drawn from the Cameroon sample (B) of the diversification of clonal queen genotypes in several populations of the introduced range.

Table S1. Estimated dates of introduction of *Wasmannia auropunctata* in the sampled introduced range.

Please note: Wiley-Blackwell are not responsible for the content or functionality of any supporting materials supplied by the authors. Any queries (other than missing material) should be directed to the corresponding author for the article.

Résumé :

Originaire d'Amérique tropicale, *Wasmannia auropunctata* (Roger) a été signalée au Gabon depuis 1914. Dans un premier temps, nous avons caractérisé la distribution de cette fourmi à travers tout le territoire gabonais et dans des écosystèmes particuliers, les mosaïques « forêt-galerie savane ». Il résulte que *W. auropunctata* a colonisé tout le territoire gabonais près d'un siècle après son introduction. Dans un deuxième temps, nous avons évalué le niveau d'agressivité entre les ouvrières de *W. auropunctata* issues de populations différentes. Malgré l'existence d'une faible agressivité entre individus issus des colonies différentes de *W. auropunctata* au Gabon, les résultats de l'étude chimique et comportementale montrent l'existence d'une certaine capacité de discrimination entre les ouvrières provenant de populations séparées. Ceci placerait les populations gabonaises dans un statut intermédiaire de celles de la Nouvelle Calédonie et d'Israël (supercolonie) et de celles de sa zone native (multicoloniale). Enfin, l'étude a porté sur les interactions écologiques et comportementales de *W. auropunctata* avec une espèce locale arboricole stricte, *Tetraponera aethiops*. *T. aethiops* s'est avérée résistante face à *W. auropunctata* sur les arbres de *Barteria fistulosa* dont la hauteur dépasse 5m de hauteur. Des tests d'agressivité, au laboratoire, ont montré une forte résistance de la fourmi arboricole envers l'envahisseur, par sectionnement des ouvrières jusqu'à la destruction de leurs nids.

Impact ecological and behavioural of the ant invasive *Wasmannia auropunctata* on an arboreal species, *Tetraponera aethiops* in Gabon.

Abstract:

Originating in tropical America, *Wasmannia auropunctata* (Roger) was announced to Gabon since 1914. Initially, we characterized the distribution of this ant through all the Gabonese territory and in particular ecosystems, mosaic "the gallery-forests savannah". It results that *W. auropunctata* colonized all the Gabonese territory nearly one century after its introduction. In the second time, we evaluated the level of aggressiveness between the workers of *W. auropunctata* resulting from different populations. In spite of the existence of a low aggressiveness between individuals resulting from the colonies different of *W. auropunctata* in Gabon, the results of the chemical and behavioural study show the existence of a certain capacity of discrimination between the workers coming from separate populations. This would place the Gabonese populations in an intermediate statute of those of New Caledonia and Israel (super-colony) and those of its native zone (multicolonial). Lastly, the study carried on the ecological and behavioural interactions of *W. auropunctata* with a strict arboreal native species, *Tetraponera aethiops*. *T. aethiops* proved to be resistant against *W. auropunctata* on the trees of *Barteria fistulosa* of which the height exceeds 5m height. Tests of aggressiveness, at the laboratory, showed a strong resistance of the arboreal ant towards the invader, by cutting of the workers' petiole until the destruction of the nests of those ones.

Discipline : Biologie du Comportement

Mots-clés: Gabon, fourmi arboricole, fourmi invasive, unicolonialité, Compétition interspécifique, *Wasmannia auropunctata*, *Tetraponera aethiops*, *Barteria fistulosa*, Biodiversité.

Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée-Université Paris XIII-93430 Villetaneuse