

DISCRIMINATION INTRA- ET INTERSPÉCIFIQUE
CHEZ LA FOURMI VAGABONDE *WASMANNIA AUROPUNCTATA*

**Christine Errard¹, Hervé Jourdan^{2,3}, Céline Glaude¹, Jacques Delabie⁴
et Abraham Hefetz⁵**

¹ Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, UMR CNRS 6035, Faculté des Sciences et Techniques, Parc de Grandmont, 37200 Tours, France.

² Laboratoire Zoologie Appliquée, IRD, 98848 Nouméa Cedex, Nouvelle Calédonie.

³ Laboratoire d'Ecologie Terrestre, (UMR CNRS 5552), Université Toulouse III, 31062 Toulouse, France.

⁴ Laboratório de Mirmecologia, Convênio UESC/CEPLAC, C.P. 7, 45600-000 Itabuna, Bahia, Brésil.

⁵ Department of Zoology, Tel Aviv University, Israel

RESUME

Pour mieux comprendre le succès invasif de la myrmicine néotropicale *Wasmannia auropunctata*, nous avons réalisé des tests comportementaux pour mesurer l'agressivité intra-spécifique allocoloniale provenant de différentes localités du Brésil et de Nouvelle-Calédonie (région d'introduction récente). Des rencontres allospécifiques ont également été réalisées entre *W. auropunctata* et d'autres espèces envahissantes (*Linepithema humile* et *Tetramorium bicarinatum*). En Nouvelle-Calédonie, ces tests révèlent une grande tolérance entre conspécifiques, quel que soit l'éloignement, alors qu'au Brésil, la tolérance est réduite. Toutefois, une forte potentialité d'agression envers les allospécifiques est conservée. La comparaison entre les signatures chimiques des populations néo-calédoniennes ne fait apparaître aucune différence qualitative significative, quelle que soit leur localité d'origine. Au Brésil, les mêmes analyses révèlent des différences significatives. Compte tenu de ces résultats, il semble que *W. auropunctata* se comporte comme une seule supercolonie en Nouvelle-Calédonie, alors qu'elle se comporte comme une espèce multi-coloniale au Brésil. On peut faire l'hypothèse d'un renforcement de l'unicolonialité en région envahie, par perte d'éléments de reconnaissance. Ce mécanisme est proposé comme une clé d'explication pour son succès envahissant.

MOTS CLES : fourmi vagabonde, unicolonialité, reconnaissance coloniale, signature chimique, succès envahissant.

Intraspecific and interspecific discrimination in the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Hym. Formicidae)

Behavioural tests (intra and interspecific) associated with cuticular hydrocarbon analysis in *Wasmannia auropunctata* have been conducted in its native (Ilheus area, Brazil) and invasive (New Caledonia archipelago) ranges. We observed high intraspecific aggressiveness between Brazilian populations but low agonistic behaviour between New Caledonian populations. However, interspecific aggression is still present. Chemical

analyses of the cuticular hydrocarbons profiles show no significant differences in relative proportions between New Caledonian populations but high variation in Brazilian populations. Given these results, *W. auropunctata* appears to behave as a single supercolony at New Caledonian scale and as a multicolonial species in native range. We hypothesise a reinforcement of unicolonial ability in invasive range, through a lower intraspecific discrimination, due to a lack of cuticular cues. This mechanism is proposed as a key for the invasive success.

KEYWORDS : Tramp ant, nestmate recognition, cuticular hydrocarbons, unicoloniality, invasive success

INTRODUCTION

Reconnue comme l'une des fourmis envahissantes les plus menaçantes (Lowe et coll. 2000), *Wasmannia auropunctata* est actuellement en pleine expansion dans la ceinture tropicale du globe. Originnaire d'Amérique tropicale où sa présence est normalement discrète milieu forestier non perturbé) ou non (populations explosives dans les cacaoyères et autres milieux perturbés)(Delabie 1988), elle aurait envahi la Nouvelle-Calédonie dès les années 1970. Disséminée par les échanges et les activités humaines, elle développe de très importantes pullulations, responsable de l'élimination à plus ou moins long terme de la faune locale (Lubin 1984, Jourdan 1997, 1999, Jourdan et Chazeau 1999, Jourdan et coll. 2001, 2002). Cette petite myrmicine présente tous les traits biologiques d'une fourmi vagabonde au sens de Passera (1994). L'agressivité et l'unicolonialité ont souvent été mis en exergue pour expliquer le succès invasif des *tramp species* (Human et Gordon 1999, Holway et Suarez 1999). Si l'unicolonialité est bien établie dans les zones envahies par *W. auropunctata* en Nouvelle-Calédonie, la question reste posée pour sa zone d'origine (Le Breton et coll., sous presse). Aussi, afin de mieux comprendre le succès envahissant de *W. auropunctata*, nous avons étudié l'existence d'une perte de discrimination intra-spécifique et le maintien ou non d'une agressivité inter-spécifique, par une étude comparative entre son aire d'origine (Brésil) et une zone d'invasion (Nouvelle-Calédonie).

MATERIEL ET METHODES

Matériel biologique :

Pour les tests intra-spécifiques allocoloniaux, nous avons utilisé des colonies de *Wasmannia auropunctata* récoltées dans 4 localités correspondant à de grandes cacaoyères (plusieurs km²) dans l'état de Bahia, au Brésil (Santa Luzia : SL, Uruçuca : U, Itajuípe : IT et Ilhéus : IL), et dans 5 localités en Nouvelle-Calédonie (Ponerihouen : PH, Pouémbout : PO, Pindai : PI, Rivière Bleue : RB et Nouméa : N).

Pour les tests inter-spécifiques, nous avons utilisé des colonies de deux autres fourmis vagabondes : *Linepithema humile* récoltées à Port-Leucate (France) et *Tetramorium bicarinatum* récoltées à Ilhéus (Brésil).

Études comportementales :

- rencontres intra-spécifiques : lors de chaque rencontre, 2 individus provenant de la même colonie ou de colonies différentes (0.1 à 385 km pour les nids de Nouvelle-Calédonie et 0.1 à 110 km pour les nids du Brésil) sont réunis dans une petite arène (ϕ 4,5 cm). Pour chaque rencontre on relève le niveau d'agression maximal atteint au bout de 5 min (Holway et coll. 1999). Pour chaque type de rencontres il y a 15 répétitions. Pour chaque distance, on calcule un score moyen d'agression à partir des scores obtenus pour chaque rencontre.

- rencontres inter-spécifiques : Dix ouvrières de *W. auropunctata* sont placées dans une petite arène (ϕ 4,5 cm) avec 10 ouvrières de *L. humile* ou de *T. bicarinatum*. Après 30 min on dénombre les individus blessés et morts de chacune des espèces. Un indice d'agression est calculé d'après Clément (1986). Pour chaque type de rencontre, il y a 10 répétitions.

Analyses chimiques :

Pour chaque localité (Brésil et Nouvelle-Calédonie), les hydrocarbures cuticulaires sont extraits au pentane et analysés en chromatographie en phase gazeuse. Chaque extraction est réalisée à partir de 10 ouvrières (4 à 5 répliques par localité). Pour la GC-MS, les extraits de 20 individus sont utilisés.

Les pics des profils chimiques identifiés sont utilisés pour une analyse quantitative basée sur le pourcentage relatif de chaque pic en relation avec la surface totale de tous les pics présents. Ces données sont traitées à l'aide de l'Analyse de Classification Hiérarchique (distance euclidienne, méthode du saut minimum) (Statistica for Windows 95 ©).

RESULTATS

Études comportementales :

Rencontres intra-spécifiques : pour les populations brésiliennes, *W. auropunctata* montre une réponse de type multicoloniale : il existe une agressivité entre des ouvrières provenant de nids différents et éloignés ($F = 46.29$; $dl_{6,143}$; $P < 10^{-5}$). Dans 23% des cas, les rencontres se sont soldées par une piqûre. Elles paraissent capables de se discriminer entre elles selon leur origine. Il n'y a pas de corrélation entre agressivité et distance (Figure 1).

Au contraire, en Nouvelle-Calédonie, les individus ne présentent pas d'agressivité intra-spécifique ($F = 1.23$; $dl_{6,56}$; $P = 0.30$), ceux-ci semblant incapables de se discriminer quelle que soit la distance entre les nids. De plus, il n'y a pas de différence significative dans les temps de contact antennaires entre ouvrières ($F = 1.38$; $dl_{6,133}$; $P = 0.22$) (Figure 2).

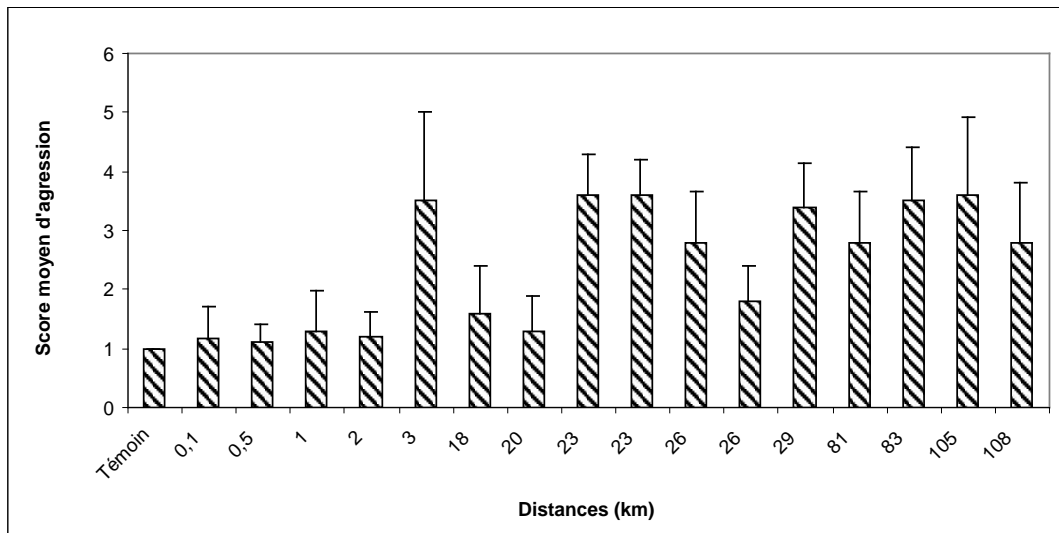


Figure 1 : Score moyen d'agression entre ouvrières en fonction de la distance entre les nids d'origine (Brésil).

Figure 1: Average aggressive score in respect of inter-nest distances (Brazilian populations).

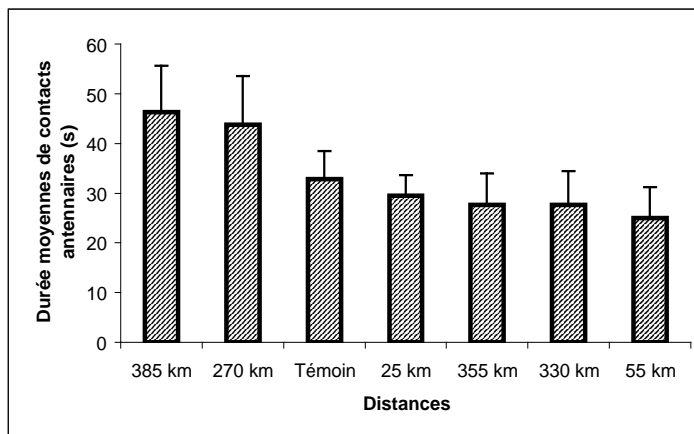


Figure 2 : Durée moyenne des contacts antennaires entre ouvrières de Nouvelle-Calédonie

Figure 2: Average antennal contact duration between New Caledonian

- Lors des rencontres inter-spécifiques, la figure 3 montre que quelle que soit l'espèce rencontrée, l'indice d'agression de *W. auropunctata* est significativement supérieur à celui présenté par *L. humile* ou *T. bicarinatum* ($F = 5.78$; $dl_{2,57}$; $P < 10^{-3}$).

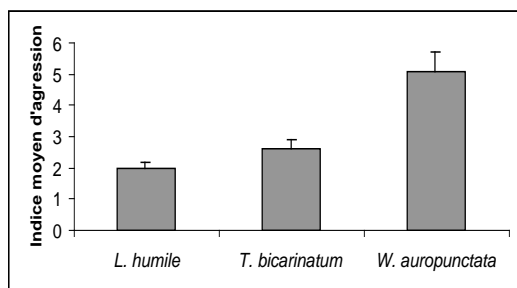


Figure 3 : Indice moyen d'agression lors de l'ensemble des rencontres interspécifiques de *L. humile*, *T. bicarinatum* et *W. auropunctata*.
Figure 3: Average aggressive score for interspecific encounters between *L.*

Ces indices indiquent une forte mortalité lors des rencontres. Ainsi, bien que plus lente que *L. humile*, *W. auropunctata* attaque son adversaire en essayant d'atteindre sa tête qu'elle balaye avec son aiguillon. L'ouvrière ainsi traitée meurt très rapidement après être prise de tremblements. *W. auropunctata* semble donc être une espèce très agressive non seulement écologiquement, mais aussi dans tous les autres sens que ce terme implique.

Analyses chimiques :

Le profil chimique de *W. auropunctata* possède 21 composés (figure 4) utilisés pour les analyses hiérarchiques en cluster.

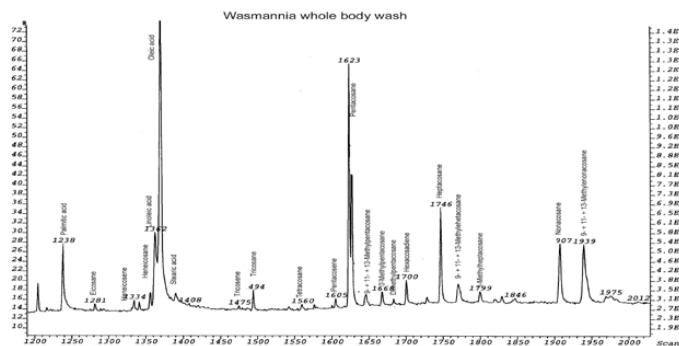


Figure 4 : Chromatogramme en phase gazeuse du profil chimique cuticulaire d'ouvrières de *W. auropunctata*.

Figure 4: Gas chromatogram of cuticular chemical profile of *W. auropunctata* workers.

La représentation schématique (Figure 5a) permet de distinguer 3 types de profils chimiques pour les populations brésiliennes, correspondant à des variations quantitatives significatives. On notera que certaines cacaoyères de Itajupe et d'Ilhéus ont été établies avec des plants de cacaoyers originaires d'Uruçuca, ce qui permet de donner une explication au pattern observé. Au contraire, en Nouvelle-Calédonie, les profils chimiques des individus ne diffèrent pas significativement (Figure 5b). Seules quelques légères variations quantitatives des hydrocarbures sont observées. Ainsi, les profils d'une même localité se retrouvent dispersés.

CONCLUSION

Cette étude permet d'établir que dans sa région d'origine, *W. auropunctata* se présente comme une espèce à sociétés de type multicoloniale, alors qu'en Nouvelle-Calédonie, où elle a été introduite, elle semble avoir établi une seule et unique "supercolonie". Cette situation rappelle celle observée, en France, pour *L. humile* sur le littoral Méditerranéen (Giraud et coll. 2002). Compte tenu de nos résultats, nous pouvons également proposer l'hypothèse d'un renforcement de l'unicolonialité en région envahie, par perte d'éléments de reconnaissance. Ce mécanisme est proposé comme une clé d'explication pour le succès envahissant de cette espèce.

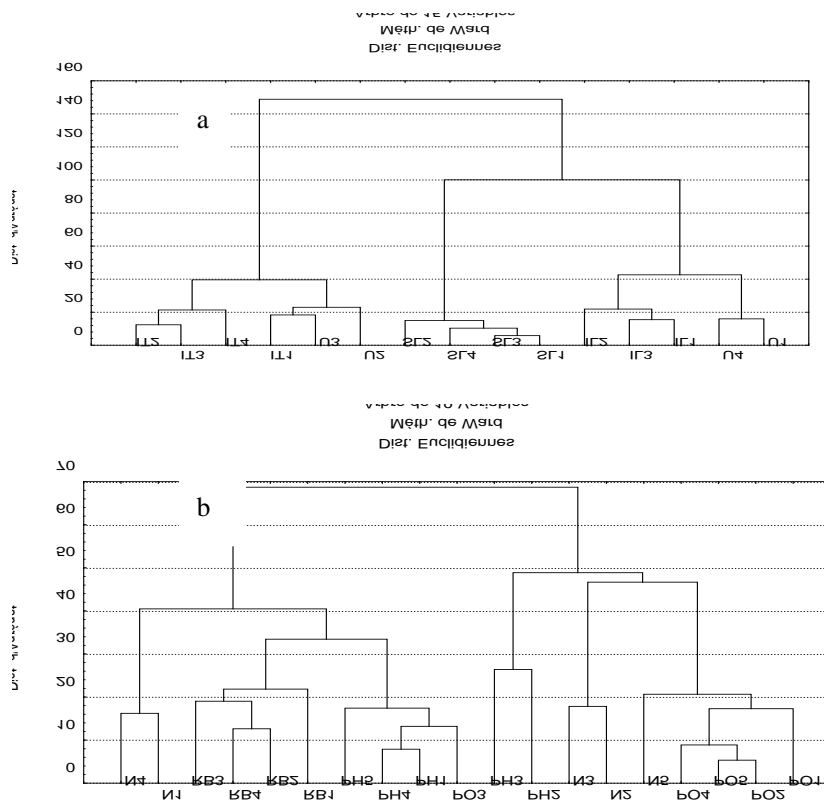


Figure 5 : Analyses Hiérarchiques basées sur les profils cuticulaires d'ouvrières prélevées dans : (a) 4 localités du Brésil (Santa Luzia: SL1,SL2, SL3, SL4 ; Itajuípe : IT1, IT2, IT3, IT4 ; Ilhéus : IL1, IL2, IL3, IL4 ; Uruçuca : U1, U2, U3, U4) et (b) 4 localités de Nouvelle-Calédonie (Pouembout : PO1, PO2, PO3, PO4, PO5 ; Nouméa : N1, N2, N3, N4, N5 ; Penéhiouen: PH1, PH2, PH3, PH4, PH5 et Rivière Bleue : RB1, RB2, RB3, RB4).

Figure 5: Hierarchical Cluster Analysis for *W. auropunctata* workers cuticular hydrocarbon profiles from: (a) Four Brazilian localities (Santa Luzia: SL1,SL2, SL3, SL4 ; Itajuípe: IT1, IT2, IT3, IT4 ; Ilhéus: IL1, IL2, IL3, IL4 ; Uruçuca: U1, U2, U3, U4) and four New Caledonian

localities (Pouembout: PO1, PO2, PO3, PO4, PO5 ; Nouméa: N1, N2, N3, N4, N5 ; Ponérihouen: PH1, PH2, PH3, PH4, PH5 et Rivière Bleue: RB1, RB2, RB3, RB4).

REMERCIEMENTS

Nous remercions J. Chazeau et J. Le Breton (IRD Nouméa) pour la récolte de *W. auropunctata* de Nouvelle-Calédonie, J.R.M. dos Santos et J.C.S. do Carmo (CEPLAC, Itabuna) pour les récoltes de *W. auropunctata* du Brésil, ainsi que L. Passera (Université de Toulouse) pour la récolte de *L. humile*. Ces travaux ont bénéficié d'un soutien du MATE (Financement GIP ECOFOR) dans le cadre de l'appel d'offres " écosystèmes tropicaux 1999-2002 " et Delabie J. est boursier du CNPq, projet 520910/96/6.

REFERENCES

- Clément J.C., 1986. Open and closed societies in *Reticulitermes* termites (Isoptera, Rhinotermitidae). Geographic and seasonal variations. *Sociobiology*, 11 (3): 311-323.
- Delabie J.H.C., 1988. Ocorrência de *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) em cacauais na Bahia. *Rev. Theobroma*, 18(1): 29-37.
- Giraud T., Pedersen J.S., Keller L., 2002. Evolution of supercolonies : The Argentine ants of southern Europe. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 99, 9: 6075-6079.
- Holway D.A., Suarez A.V., 1999. Animal behavior: an essential component of invasion biology. *Trend Ecol. Evol.* 14: 328-330.
- Human K. G., Gordon D.M., 1999. Behavioral interactions of the invasive Argentine ant with native ant species. *Insectes Soc.*, 46: 159-163.
- Jourdan H. 1997. Threats on Pacific islands: the spread of the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae). *Pac. Cons. Biol.*, 3: 61-64.
- Jourdan H., 1999. Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologie et écologie Tropicale*. Toulouse, Université Paul Sabatier, pp 473.
- Jourdan H., Chazeau J., 1999. Les fourmis comme bio-indicateurs : l'exemple de la myrmécofaune néo-calédonienne. *Actes des Colloques Insectes Soc.*, 12: 165-170.
- Jourdan H., Bonnet de Larbogne L., Chazeau J. 2002. The recent introduction of the neotropical ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) into Vanuatu archipelago (Southwest Pacific). *Sociobiology*, 40 (3): 483-509
- Jourdan H., Sadler R. A., Bauer A. M., 2001. The impact of the little fire ant invasion (*Wasmannia auropunctata* (Roger)) on the New Caledonian herpetofauna: results of a study in sclerophyll forest habitat. *Sociobiology*, 38: 283-301.
- Le Breton J., Jourdan H., Chazeau J., Dejean A. (en révision). Low agonistic behavior in the ant *Wasmannia auropunctata* (Hym., Formicidae): evidences of large scale unicoloniality in its invasive range into New Caledonia. *Aggress. Behav.*
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., 2000. 100 of the world's worst invasive alien species. *Aliens* 12 S: 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*. *Bil. J. Linn. Soc.*, 21:229-242.

Passera L., 1994. Characteristics of tramp species. In: *Exotic ants: biology, impact, and control of introduced species*, Williams D.F. (ed.), Westview Press, Boulder, pp. 23-43.