

# Écologie et génétique évolutive d'une fourmi envahissante, *Wasmannia auropunctata*

## Responsable scientifique

Arnaud ESTOUP, INRA,

Centre de Biologie et de Gestion des Populations – CBGP, UMR, Campus International de Baillarguet, CS 30 016, 34988 Montferrier sur Lez cedex.

Mél. : estoup@supagro.inra.fr

## Autres participants

CBGP, UMR, Montferrier sur Lez : Julien Foucaud (INRA), Anne Loiseau (INRA), Stéphanie Robert (INRA), Olivier Rey (INRA), Hervé Jourdan (IRD), Joel Konghouleux (IRD).

Laboratoire évolution et diversité biologique - EDB, UMR, Toulouse : Jérôme Orivel (CNRS), Dominique Guéry (CNRS).

## Mots-clés

invasion biologique, écologie, génétique, comportement, évolution, anthropisation des milieux, fourmis

## Objectifs des recherches

La compréhension des mécanismes d'invasion biologique et la mise en place de mesures de gestion des populations d'une espèce envahissante nécessitent de caractériser et comparer les populations sur l'aire de distribution originelle de l'espèce et dans les populations néo-fondées envahissantes en zone d'introduction. Afin d'approfondir les mécanismes écologiques, génétiques et plus généralement évolutifs, des processus d'envahissement par la fourmi *Wasmannia auropunctata*, nous avons développé dans le cadre du présent projet les deux axes de recherche complémentaires suivants :

### ■ Axe 1

Analyser et comparer les caractéristiques démographiques, comportementales et de tolérance aux conditions abiotiques des populations, colonies et nids de *W. auropunctata* dans des écosystèmes naturels écologiquement non perturbés de son aire native sud-américaine (milieux de type 1A), dans des écosystèmes perturbés (anthropisés) sud-américains (habitats de type 1B), et dans des écosystèmes en zone d'introduction (milieux envahis de type 2).

## ■ Axe 2

Analyser et comparer la structure génétique, le polymorphisme du système de reproduction (sexué vs clonal), et le patron des composés cuticulaires des populations, colonies et nids de *W. auropunctata* dans des zones 1A, 1B et 2, ainsi que pour des élevages en conditions contrôlées.

Plusieurs niveaux d'interactions seront ainsi analysés : interactions milieux – populations (en prenant notamment en compte l'action anthropique sur les milieux), interactions entre lignées populationnelles (notamment clonales et sexuées), interactions entre nids (tests d'agressivité, composés cuticulaires) et interactions entre castes (reines vs ouvrières).

# I. Présentation des travaux

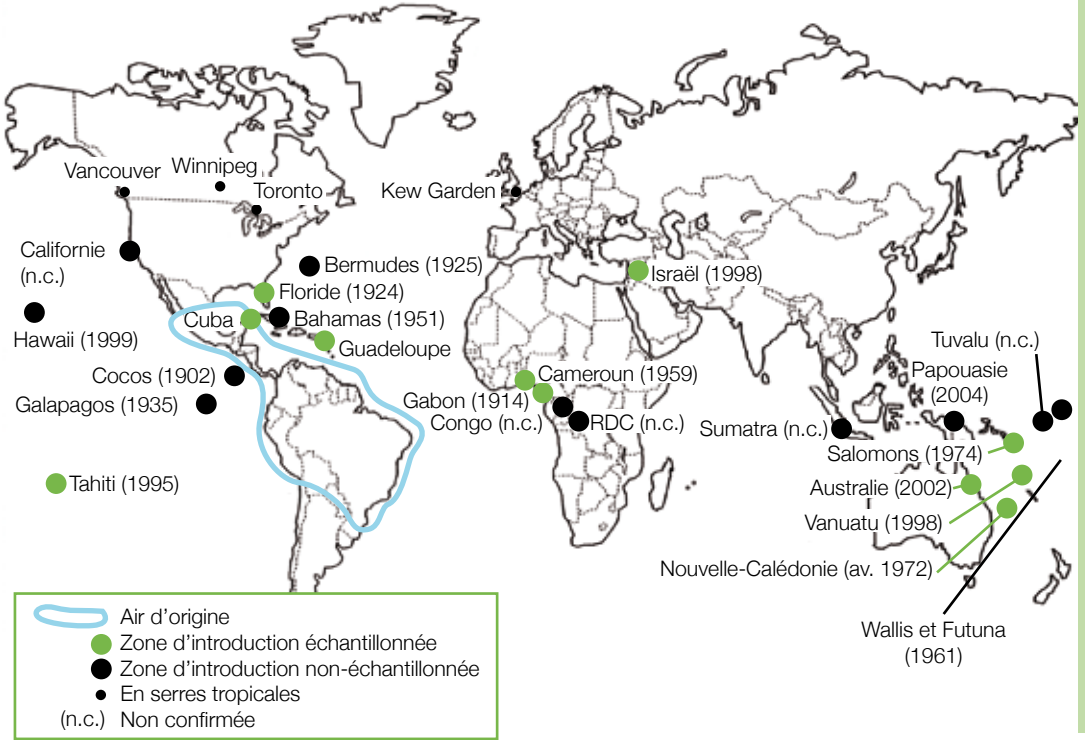
## Introduction

D'un point de vue strictement scientifique mais aussi en termes de gestion des populations, les bio-invasions constituent aujourd'hui une problématique incontournable en raison de ses impacts écologiques et socio-économiques majeurs. Pour comprendre les mécanismes d'invasion et mettre en place de mesures de gestion, un travail de caractérisation et de comparaison des populations de l'espèce envahissante, sur son aire de distribution originelle (aire native) et dans les populations néo-fondées envahissantes (aire d'introduction) est nécessaire.

Parmi la très grande diversité de fourmis existantes (plus de 11 000 espèces regroupées dans 303 genres et 17 sous-familles), un petit nombre d'espèces dites « vagabondes » sont considérées comme des ravageurs ou des nuisibles hors de leur aire d'origine (29 espèces dans 14 genres et 4 sous-familles). Les six espèces vagabondes considérées comme les plus néfastes sont les fourmis de feu : *Solenopsis invicta* et *Solenopsis geminata*, la fourmi d'Argentine : *Linepithema humile*, la fourmi à grosse tête : *Pheidole megacephala*, la fourmi folle : *Anoplolepis gracilipes* et la fourmi électrique : *Wasmannia auropunctata*.

L'aire native de *W. auropunctata* se situe dans les forêts tropicales d'Amérique du Sud. La zone d'introduction la plus ancienne de *W. auropunctata*, quoique parfois discutée, est sans doute la zone Caraïbes, datant d'au moins 150 ans pour Cuba. Au cours du XX<sup>ème</sup> siècle, *W. auropunctata* a été introduite avec succès dans une grande partie de la zone tropicale. La Floride, l'ouest de l'Afrique équatoriale, de nombreuses îles des océans Pacifique et Atlantique et plus récemment, le bassin méditerranéen, ont été touchés par des invasions de *W. auropunctata*. Toutes ces invasions ont eu, ou auront probablement, des impacts majeurs sur l'activité humaine et les écosystèmes naturels. En Nouvelle-Calédonie par exemple, son impact négatif sur la myrmécofaune ou sur la faune en général y est avéré. Son impact sur les activités humaines est également prononcé : en effet, ses piqûres très urticantes rendent difficile

**Figure 1 :** Distribution de l'échantillonnage réalisé dans l'aire introduite de *W. auropunctata* (d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.*, non publié)



la vie quotidienne des populations locales et l'exploitation de certaines ressources agricoles (principalement les filières basées sur la cueillette manuelle, telles que les agrumes ou le café).

Il est important de noter que la fourmi électrique, *W. auropunctata*, est caractérisée par un polymorphisme original de son système de reproduction. Les reines de certaines populations dites « sexuées » produisent des gynes - futures reines - et ouvrières par reproduction sexuée et des mâles par parthénogenèse arrhénotoque. Dans d'autres populations dites « clonales », les reines produisent de nouvelles reines par parthénogenèse thélytoque, des mâles par clonalité et des ouvrières par reproduction sexuée.

### Matériel et méthodes

Ce projet a fait appel à de nombreuses techniques et méthodes afin de répondre aux nombreuses questions posées :

#### ■ Echantillonnage (fig. 1)

- Analyses génétiques et cuticulaires : plusieurs milliers d'individus (sexués et ouvrière-

res) ont été échantillonnés dans de nombreux pays, sites et habitats (zones de type 1A, 1B et 2).

- Matériel biologique vivant : une quinzaine de populations en provenance de l'aire native et de l'aire d'introduction de l'espèce (Floride, Cameroun, Nouvelle-Calédonie, Israël) a été échantillonnée. Les prélèvements ont été réalisés en zones naturelles de forêt primaire humide ainsi qu'en milieux anthropisés. Les populations de l'aire native proviennent toutes de Guyane et sont à la base des études en milieu contrôlé (laboratoire).

### ■ Production de données moléculaires

- Les individus de 229 nids récoltés dans 11 pays de la zone d'introduction de *W. auropunctata* ont été génotypés à l'aide de marqueurs microsatellites (12 loci).

- Pour étudier les relations génétiques entre populations clonales et sexuées de *W. auropunctata*, des séquences de l'ADN mitochondrial ont été réalisées sur le gène COI (codant pour la première sous-unité de la cytochrome oxydase) pour plusieurs centaines d'individus.

- Dans chaque nid échantillonné, 30 individus ont été immergés dans l'hexane (5 minutes) pour l'extraction des composés cuticulaires. Les extraits ont été analysés par chromatographie en phase gazeuse et les profils obtenus ont été comparés sur la base du temps de rétention de chacun des pics observés. Enfin, l'identification de la majorité des pics identifiés a été réalisée par spectrométrie de masse.

- Pour tester l'éventuelle infection des populations guyanaises de *W. auropunctata* par une bactérie du genre *Wolbachia* – une souche susceptible de jouer un rôle dans le contrôle du système de reproduction de *W. auropunctata* –, un test PCR (polymerase chain reaction) individuel d'infection a été élaboré et des séquences de souches *Wolbachia* ont été obtenues sur plusieurs centaines d'individus.

- Afin de délimiter les frontières comportementales des colonies (incluant un ensemble de nids qui ne s'agressent pas) et donc de caractériser l'organisation sociale des populations de *W. auropunctata*, nous avons étudié le comportement des ouvrières à l'aide d'un test d'agressivité. Au total, plusieurs milliers de tests d'agressivité ont été réalisés entre paires d'individus issus de plusieurs centaines de nids.

### ■ Expériences en conditions contrôlées (laboratoire)

- Mode de reproduction : plus de 100 lignées monogynes (une seule reine par nid artificiel) ont été constituées en laboratoire à partir de reines issues de populations guyanaises et calédoniennes. Ces lignées nous ont permis d'étudier finement les systèmes de reproduction sexués et clonaux de *W. auropunctata*. Le mode de production des descendants (ponte en gynes, mâles et ouvrières) a été déterminé à l'aide des marqueurs microsatellites.

- Etude de la tolérance/résistance aux facteurs abiotiques (température et humidité) : Nous avons mesuré la mortalité des ouvrières issues des zones 1A, 1B et 2 sous différentes conditions de température-humidité réalistes pour l'espèce (milieux anthropisés ou non).

## Résultats – Discussion

### ■ *Wasmannia auropunctata* dans son aire native

Nos études de terrain dans l'aire native de *W. auropunctata* suggèrent que la présence d'activités humaines modifie profondément la biologie de *W. auropunctata*. Dans les zones non-perturbées, *W. auropunctata* est une espèce non-envahissante, majoritairement sexuée et rarement clonale. Au contraire, dans les zones perturbées par l'homme, *W. auropunctata* est une espèce envahissante, majoritairement clonale et rarement sexuée. La reproduction clonale de certaines populations de *W. auropunctata* leur conférerait un avantage sélectif, non pas démographique mais adaptatif, en leur permettant d'occuper une niche environnementale très différente de leur niche naturelle, ou d'exploiter au mieux des ressources abondantes. L'origine du système de reproduction clonal de *W. auropunctata* semble être mutationnelle et/ou infectieuse (*Wolbachia*).

Des facteurs secondaires pourraient amplifier le succès envahissant de *W. auropunctata*. Tout d'abord, son organisation sociale en super-colonies constitue un avantage certain dans la compétition intra et interspécifique. Ensuite, le fait que les populations clonales de *W. auropunctata* soient caractérisées, au moins dans une partie de son aire native, par la perte d'un parasite endosymbionte (*Wolbachia*) pourrait faciliter son explosion démographique.

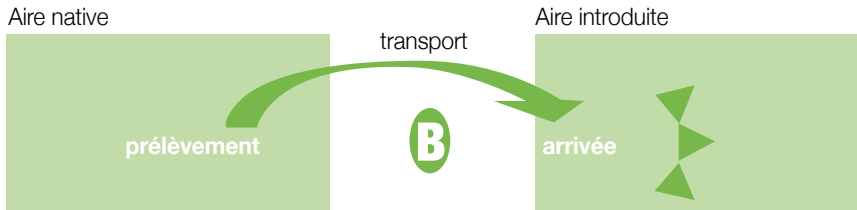
Notre étude suggère enfin que l'activité humaine pourrait être responsable de l'apparition de populations envahissantes de *W. auropunctata*. En effet, en étendant ses activités sur des zones naturelles, l'homme (i) y applique un filtre sélectif similaire à large échelle géographique, et (ii) crée ainsi indirectement des contacts secondaires entre populations génétiquement différentes de *W. auropunctata*, multipliant l'émergence de nouvelles populations. Il est possible que certains variants génétiques ainsi obtenus soient à l'origine de nouvelles populations de *W. auropunctata* à même d'envahir la totalité des zones anthropisées tropicales.

### ■ *Wasmannia auropunctata* dans son aire d'introduction

Nos résultats suggèrent que les différentes introductions de *W. auropunctata* se produisent d'une manière toujours semblable et attendue au vu des résultats de l'étude de l'aire native (fig. 2). Les populations introduites sont en effet globalement similaires aux populations envahissantes de l'aire native de *W. auropunctata* du point de vue de leurs traits démographiques, de leur système de reproduction, de leur structure sociale et de leur patron d'infection par *Wolbachia*. Les introductions sont également toujours le fait d'un unique couple de clones mâle et femelle, aux génotypes très différents l'un de l'autre et produisant des ouvrières d'hétérozygotie élevée à l'origine de super-colonies clonales de plus grande taille encore qu'en zone native. Cette différence de taille des super-colonies pourrait s'expliquer par la faible fréquence des événements de migration longue distance favorisant la saturation d'une aire potentiellement importante par un clone avant l'arrivée d'un autre génotype clonal.

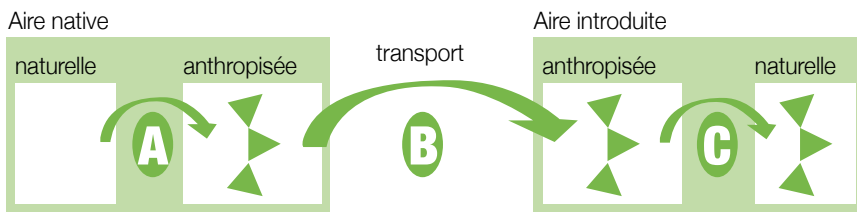
**Figure 2 :** Deux visions du déroulement des invasions biologiques dans le temps et l'espace (d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.*, non publié)

**(A) Vision «classique» des invasions biologiques**



Si l'on considère les aires natives et introduites homogènes et différentes, l'étape B soulève un paradoxe évolutif, celui de l'adaptation locale des populations introduites.

**(B) Vision alternative illustrée par *W. auropunctata***



Si l'on considère que les aires natives et introduites ne sont pas homogènes, au contraire des zones anthropisées des deux aires, l'étape B ne soulève plus de paradoxe évolutif. Le problème de l'adaptation locale se transfère aux étapes A et C, mais d'une manière beaucoup moins paradoxale que dans la vision classique des bioinvasions. En effet, la pression de propagule est probablement plus élevée qu'à l'étape B.

L'évolution des populations introduites semble de plus se dérouler selon un schéma unique. Alors que la lignée clonale mâle introduite se maintient, de rares évènements de reproduction sexuée conduisent à l'apparition de nouvelles lignées femelles clonales. Ces nouvelles lignées de reines clonales envahissent semble-t-il progressivement les populations dont elles sont issues. Principale conséquence : les ouvrières sont de moins en moins hétérozygotes. Dans le cas des invasions de la Nouvelle-Calédonie et du Gabon, cette diversification des lignées clonales femelles pourrait être due à une « contrainte développementale » (*sensu* Maynard-Smith, 1985) car elle semble associée à une chute de densité des populations (ce dernier point nécessitant une étude spécifique). Ces résultats semblent montrer que, contrairement aux espèces locales de la zone d'introduction, les populations clonales introduites bénéficient d'un meilleur potentiel adaptatif mais subissent une contrainte sur leur système de reproduction qui abaisse leur performance au cours du temps. A l'inverse, dans le cas de l'invasion du

Cameroun, l'une des lignées issue de lignées clonales femelles s'est étendue sur toute la surface du territoire, laissant penser que la diversification observée peut, au moins dans certains cas, ne pas générer de déficit adaptatif mais au contraire générer des gains adaptatifs pour la nouvelle lignée clonale. Nos résultats ne permettent pas d'inférer de façon certaine le devenir de ces populations clonales introduites, même si l'émergence de la reproduction sexuée devrait théoriquement constituer un fardeau évolutif (cf. chute problématique d'hétérozygotie) dans ce contexte de diversité génétique réduite au minimum.

### ■ Etude de traits d'histoire de vie en conditions contrôlées

L'étude des pontes de reines en conditions contrôlées (laboratoire) nous a permis de confirmer de manière directe l'existence de deux systèmes de reproduction distincts chez *W. auropunctata*. Nos résultats sont globalement cohérents avec les données moléculaires (données micro-satellites) que nous avons obtenues en travaillant sur des échantillons prélevés sur le terrain. Les reines de certaines populations dites « sexuées » produisent des gynes et ouvrières par reproduction sexuée et des mâles par parthénogenèse arrhénotoque. Dans d'autres populations dites « clonales », les reines produisent de nouvelles reines par parthénogenèse thélytoque, des mâles par clonalité et des ouvrières par reproduction sexuée. Ces résultats confirment que la parthénogenèse thélytoque et la clonalité mâle sont très fortement associées, suggérant un mécanisme commun de production des femelles et mâles clonaux. Cette étude nous a également permis de démontrer que les reines clonales produisent rarement des gynes sexuées et des mâles arrhénotoques, qui sont à la base du mécanisme de diversification des lignées de reines clonales observé dans les aires native et introduite de *W. auropunctata*. Enfin, nos résultats soulignent l'existence d'un déterminisme génétique de la caste chez *W. auropunctata*.

Une seconde étude en laboratoire a montré que les ouvrières des nids clonaux sont significativement plus tolérantes que les ouvrières des nids sexués aux conditions chaudes et sèches observées dans les zones anthropisées de l'aire native et de l'aire d'introduction. Le système de reproduction clonal de *W. auropunctata* semble donc être avantageux dans certaines conditions abiotiques, en permettant le maintien de combinaisons génomiques favorables. Le maintien de ces dernières dans le temps permettrait d'étendre la niche environnementale de certaines populations et d'être indirectement responsable de la grande majorité des invasions des zones anthropisées de l'aire native et de l'aire introduite de *W. auropunctata*.

### Conclusions - Perspectives

Ce projet montre que les invasions de *W. auropunctata* se déclenchent au sein de son aire native principalement sous l'influence de l'activité humaine, qui modifie profondément les caractéristiques biologiques de l'espèce. Il est intéressant de noter que les populations envahissantes des zones anthropisées ne semblent pas parvenir à envahir les zones naturelles de l'aire native. Les différences de conditions abiotiques entre zones anthropisées et naturelles n'expliquent à priori pas ce phénomène, les conditions des zones naturelles formant un sous-ensemble inclus dans l'ensemble des conditions des zones anthropisées. Il paraît donc plus probable que ce soit les conditions bioti-

ques des zones naturelles (par exemple, la pression de compétition ou de parasitisme) qui limitent l'extension de l'invasion des *W. auropunctata* aux zones anthropisées de l'aire native. Dans les zones anciennement anthropisées et actuellement abandonnées de l'aire native, l'absence d'invasions de *W. auropunctata* pourrait également être due à un retour de conditions biotiques plus riches et défavorables (par exemple, par recolonisation de la zone par d'autres espèces de fourmis compétitrices). Ces deux situations semblent souligner l'importance des facteurs biotiques (et indirectement de l'impact humain) dans le succès envahissant de *W. auropunctata*.

L'étude dans l'aire native de l'espèce d'une zone de contact entre zones envahies et non-envahies permet de préciser plusieurs points. Tout d'abord, la mise en contact - induite par l'homme - de populations clonales envahissantes et de populations sexuées non-envahissantes constitue un véritable laboratoire de création de nouvelles populations envahissantes, à la fois par l'apparition de nouveaux couples de clones (avec de nouveaux mâles) et par l'apparition de nouvelles lignées clonales femelles (par recombinaison sexuée). Le rôle de l'homme dans l'émergence de populations envahissantes pourrait donc résulter de la multiplication des mises en contact de différentes sources de diversité génétique naturellement isolées. L'apparition de lignées adaptées aux milieux perturbés est probablement accélérée par l'homme, alors que le système de reproduction clonal de *W. auropunctata* lui permet de maintenir ces lignées dans le temps. Ces deux facteurs constituent sans doute deux clefs importantes du succès envahissant de *W. auropunctata*.

La question de savoir si les invasions de *W. auropunctata* dans les zones anthropisées de son aire d'introduction distante (hors Amérique du Sud) peuvent s'étendre aux zones naturelles adjacentes reste en partie non résolue. Dans le contexte insulaire de l'invasion de la Nouvelle-Calédonie, les zones naturelles semblent avoir été envahies avec la même facilité que les zones anthropisées et ceci sans nécessiter de changement évolutif détectable. Théoriquement, il est attendu que les zones insulaires offrent une faible résistance biotique aux espèces envahissantes. En ce sens, il a été montré en Nouvelle-Calédonie que les espèces de fourmis autochtones potentiellement compétitrices de *W. auropunctata* développent une réponse comportementale inadaptée à sa présence, contrairement aux espèces de fourmis du même genre situées dans les zones naturelles de l'aire native (en Guyane). Les connaissances actuelles sur la distribution des populations invasives de *W. auropunctata* au Gabon et au Cameroun ne permettent pas de répondre précisément à la question de l'invasion des zones naturelles. Cependant, en Afrique, la résistance des milieux naturels, plus riches en compétiteurs et parasites, est théoriquement plus importante. Même si *W. auropunctata* a débuté son invasion des zones naturelles du Gabon, celle-ci semble pour l'instant limitée aux bords de rivière, et *W. auropunctata* ne semble pas capable de pénétrer les zones de forêt primaire. Si ces résultats étaient confirmés, ils souligneraient une fois de plus la propension de *W. auropunctata* à s'installer dans des milieux fortement perturbés caractérisés par une pression biotique relâchée.

Ainsi, il est probable que les perturbations croissantes causées par l'homme en zones naturelles favoriseront le développement des populations envahissantes de *W. auropunctata*. Elles pourraient alors envahir les derniers espaces tropicaux actuellement épargnés, aussi bien dans son aire d'introduction que dans son aire native.



## II. Acquis en termes de transfert

Nos résultats sont susceptibles de modifier fortement les scénarios généralement admis pour expliquer l'émergence des populations d'espèces envahissantes. Ils soulignent l'importance, en zone native, des milieux du type 1B (milieux anthropisés perturbés écologiquement situés à proximité géographique des habitats naturels du type 1A) dans l'émergence et la diffusion en régions d'introduction (milieux du type 2) de populations à fort potentiel envahissant. Ces zones 1B constitueraient de véritables foyers de « préadaptation » aux habitats anthropisés ; de ce fait, ils participeraient pour beaucoup à la dispersion longue distance (souvent accidentelle) par l'homme de populations à fort potentiel envahissant. D'un point de vue appliqué et en termes de transfert vers la gestion des populations, nos résultats montrent donc, au moins chez *W. auropunctata*, qu'une attention particulière devrait être portée sur les zones natives du type 1B.

### ■ Quelques perspectives appliquées : comment lutter contre les invasions de *W. auropunctata* ?

L'invasion de la zone intertropicale par *W. auropunctata* est un phénomène en cours, comme l'attestent par exemple les nombreuses introductions ayant eu lieu ces dix dernières années (Israël, Vanuatu, Hawaï, Tahiti, Australie). La question de la lutte anti-*Wasmannia* est donc une question d'actualité. On distingue classiquement trois types de méthodes de lutte contre les invasions biologiques : les contrôles préventifs de quarantaine, la lutte chimique et la lutte biologique. Ces méthodes peuvent-elles être envisagées dans le cas de *W. auropunctata*, dans leur aire native et/ou dans leur aire introduite ?

Les contrôles de quarantaine visant à prévenir les nouvelles introductions d'espèces envahissantes sont essentiels pour lutter contre leur propagation. Cependant, de nombreux pays ne possèdent aucune législation en faveur de ce type de contrôle. Différents travaux montrent pourtant que les bénéfices économiques attendus d'une politique de contrôle de quarantaine sont très importants, l'éradication d'espèces envahissantes étant généralement impossible ou très coûteuse. D'une manière générale, les contrôles de quarantaine en zones introduites sont essentiels pour éviter le départ de propagules vers d'autres zones et nécessaires pour éviter les introductions multiples. Ces dernières peuvent être à l'origine de l'augmentation du potentiel évolutif de l'espèce envahissante par l'hybridation entre populations (phénomène d'introgression). Dans le cas de *W. auropunctata*, ce contrôle ne peut concrètement pas être envisagé à l'intérieur de l'aire native de l'espèce. Il semble toutefois essentiel de maintenir ce contrôle de quarantaine en dehors de son aire d'origine, même dans les zones où l'espèce est déjà introduite, à la fois pour limiter les introductions secondaires en provenance de populations de zones introduites (phénomène prouvé chez *W. auropunctata* à partir de nos données génétiques, l'introduction tahitienne provenant par exemple de Nouvelle-Calédonie) et pour empêcher l'installation de nouvelles populations si la première population envahissante venait à décliner (comme cela semble être le cas en Nouvelle-Calédonie, au moins dans certaines zones).

La lutte chimique (pesticides, antibiotiques) est aujourd'hui utilisée de manière intensive par l'homme pour maîtriser l'extension de nombreuses espèces envahissantes nui-

sibles à la production agricole et la santé humaine. L'utilisation actuelle de pesticides et d'antibiotiques se caractérise généralement par l'absence d'une gestion raisonnée, à l'origine d'impacts sur des espèces non-cibles ou de résistances accrues au sein de populations envahissantes. Pourtant, la lutte chimique constitue souvent la seule manière efficace à court terme pour lutter contre de nombreuses invasions biologiques. Dans le cas de *W. auropunctata*, la lutte chimique a déjà été appliquée, avec un succès mitigé. L'utilisation d'Amdro (<http://www.amdro.com/>) aurait permis l'éradication de la population de l'île Marchena des Galápagos, couvrant une superficie de 21 hectares. Le coût élevé de ces pesticides (14 000 \$ U.S. /hectares dans le cas de l'île Marchena) limite actuellement leur utilisation aux populations introduites récemment et n'occupant que de faibles superficies. D'autre part, la toxicité de l'Amdro sur les poissons et éventuellement les invertébrés aquatiques est un facteur également limitant. L'utilisation de molécules chimiques se limite donc à des actions ciblées sur des populations vulnérables, mais ne peut en aucun cas être envisagée pour lutter contre les populations envahissantes de l'aire native ou les populations établies depuis plusieurs dizaines d'années de l'aire introduite et occupant de vastes zones.

La seule option possible pour lutter à grande échelle contre les invasions de *W. auropunctata* dans son aire introduite une fois l'espèce établie semble donc être la lutte biologique, à savoir l'utilisation de prédateurs, parasites ou pathogènes présents dans son aire native. Si ce type de lutte apparaît souvent comme le plus percutant et le moins coûteux des moyens pour éliminer ou du moins maintenir une espèce envahissante à un niveau de densité faible, ses succès demeurent relativement rares et certaines introductions d'agents biologiques peuvent avoir des effets indirects indésirables sur les écosystèmes. Dans le cas de *W. auropunctata*, le nombre d'ennemis naturels connus est très faible. A l'heure actuelle, une seule espèce de guêpe parasitoïde de la famille des Eucharitidae, *Oraesema minutissima*, pourrait éventuellement devenir un agent de lutte biologique anti-*W. auropunctata*. Néanmoins, la plus grande prudence est requise car *O. minutissima* pourrait également constituer une peste vis-à-vis de cultures comme la banane ou le thé. D'autre part, la faible prévalence d'*O. minutissima* dans les nids de *W. auropunctata* ne semble pas y induire d'impact significatif, laissant penser que cette espèce ne serait pas un agent de lutte biologique efficace.

Une autre piste suggérée par notre étude reposerait sur la manipulation du système de reproduction de *W. auropunctata*. Pour évaluer cette possibilité, il serait nécessaire d'évaluer en laboratoire 1) l'effet de l'hétérozygotie et du niveau d'inbreeding (croisement par sexualité entre individus apparentés) des ouvrières sur le fitness (c'est-à-dire le succès reproducteur) des colonies et 2) l'effet de la souche *wAurB* de *Wolbachia* sur le système de reproduction de *W. auropunctata*. Si les effets négatifs de la baisse de l'hétérozygotie chez les ouvrières étaient prouvés, l'émergence de la reproduction sexuée dans les populations introduites, où la diversité génétique est minimale (un seul génotype mâle haploïde et un seul génotype femelle diploïde introduits), serait susceptible d'entraîner une chute démographique importante. Dans le cas où la manipulation de la reproduction sexuée par la souche *wAurB* serait vérifiée, cette souche de *Wolbachia* pourrait représenter un agent de lutte biologique contre les populations introduites clonales de

*W. auropunctata*, récentes ou établies. Notons qu'en dehors de l'éventuel effet de *wAurB* sur le système de reproduction de *W. auropunctata*, il est également possible que cette souche constitue un fardeau métabolique pour les colonies infectées.

D'importants efforts de recherche sont actuellement en cours pour utiliser les bactéries du genre *Wolbachia* contre de nombreuses autres pestes (par exemple, *Ceratitidis capitata*) et vecteurs de maladies humaines (par exemple, *Glossina spp*), à la fois en utilisant ses propriétés de fardeau métabolique, d'induction d'incompatibilité cytoplasmique et de vecteur de gènes d'intérêt. L'utilisation de *Wolbachia* est déjà envisagée pour lutter contre trois autres espèces de fourmis envahissantes : *Linepithema humile*, *Solenopsis invicta* et *Solenopsis richteri*. Soulignons que la stratégie de lutte proposée contre *W. auropunctata* est originale dans la mesure où elle reposerait sur les spécificités du système de reproduction de l'espèce. Il semble toutefois nécessaire de marquer quelques réserves quant à l'utilisation de bactéries du genre *Wolbachia* pour lutter contre ces espèces envahissantes dans la mesure où elles pourraient se transmettre naturellement à d'autres espèces non-cibles (notamment par l'intermédiaire de parasitoïdes), avec des effets potentiellement aussi indésirables qu'incontrôlables.

### III. Liste des principales valorisations des recherches

#### Publications dans des revues scientifiques de rang A

Foucaud J. D., Fournier J., Orivel J. H., Delabie C., Loiseau A., Le Breton J., Kergoat G., and Estoup A. Sex and clonality in the little fire ant. 2007. *Molecular Biology & Evolution* 24 : 2465-2473.

Foucaud J. D., Fournier J., Orivel J. H., Delabie C., Loiseau A., Le Breton J., and Estoup A.. 2009. Reproduction system, social organization, human disturbance and invasive success in native populations of the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Molecular Ecology*, 18, 5039-5073.

Orivel J., Grangier J., Foucaud J., Le Breton J., Andres F. X., Jourdan H., Delabie J. H. C., Fournier D., Cerdan P., Facon B., Estoup A. & Dejean A. 2009 Ecologically heterogeneous populations of the invasive ant *Wasmannia auropunctata* within its native and introduced ranges. *Ecological Entomology*, 34, 504-512.

Rey O., Loiseau A. 2009. Characterisation of 21 novel microsatellite markers for the little fire ant *Wasmannia auropunctata* in Almanay G. R., De Arruda M. P., Arthofer W. et al. 2009. Permanent Genetic Resources added to Molecular Ecology Resources Database 1 may 2009-31 July 2009. *Molecular Ecology Resources*, 9, 1460-1466.

Vonshak M., Dayan T., Foucaud J., Estoup A., Hefetz A. 2009. The interplay between genetic and environmental effects on colony insularity in the clonal invasive little fire ant *Wasmannia auropunctata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63 : 1667–1677.

Foucaud J., Estoup A., Loiseau A., Rey O., Orivel J. 2010. Thelytokous parthenogenesis, male clonality and genetic caste determination in the little fire ant : new evidence and insights from the lab. *Heredity*, 105, 205-212.

Foucaud J., Orivel J., Loiseau A., Delabie J. H. C., Jourdan H., Konghouleux D., Vonshak M., Tindo M., Mercier J.-L., Fresneau D., Mikissa J.-B., McGlynn T., Thompson T., Mikheyev A. S., Oettler J. and Estoup A. 2010. Worldwide invasion by the little fire ant : routes of introduction and eco-evolutionary pathways, *Evolutionary Applications*, 3, 363-374.

### Rapports de fin d'étude (mémoires de master, de DEA, thèses...)

Document de thèse : Foucaud J., 2007. Biologie évolutive d'une fourmi envahissante à la sexualité insolite. Pp. 246. Montpellier SupAgro, Montpellier.

Document de Master 2 (BEE, Montpellier) : Robert S., 2008. Adaptation au stress microclimatique et système de reproduction chez la fourmi envahissante *Wasmannia auropunctata*. Pp 43. Université Montpellier II, Montpellier.

### Conférences

**2009** Evolutionary consequences of an unusual reproduction system ? Genomic clues to an habitat transition in the Little Fire Ant. Poster contribution. Biannual meeting of the ESEB, Turin, Italie.

**2008** The non-paradoxical invasion of the World tropics by the little fire ant : introduction routes and evolutionary paths. Oral contribution. Neobiota : Towards a synthesis. 5<sup>th</sup> European Conference on Biological Invasions, Prague, République tchèque.

Sex and clonality in the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*. Poster contribution. XXX<sup>th</sup> PPD Annual Congress of the French Genetical Society, Rennes, France. Winner of the 3<sup>rd</sup> poster prize.

Sex and clonality in the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*. Poster contribution. Annual Meeting of the Society of Molecular Biology and Evolution (SMBE), Barcelone, Espagne.

**2007** Factors of the little fire ant invasiveness in its native range. Oral contribution. II<sup>nd</sup> French Congress on Biological Invasions & Life-History Traits, Rennes, France.

Sex and clonality in the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*. Oral contribution. *Colloquium of the French Section of the International Union for the Study of Social Insects*, Toulouse, France.

**2006** Genetic structure and reproductive modes in invasive populations of the little fire ant. Oral contribution. *XV<sup>th</sup> Congress of the International Union for the Study of Social Insects*, Washington D.C., U.S.A.