



**ÉCOLOGIE ET GÉNÉTIQUE ÉVOLUTIVE D'UNE FOURMI ENVAHISSANTE,  
WASMANNIA AUROPUNCTATA**

**ECOLOGY AND EVOLUTIONARY GENETICS OF AN INVASIVE ANT,  
WASMANNIA AUROPUNCTATA**

**Programme Ecosystèmes Tropicaux  
RAPPORT SCIENTIFIQUE**

**Responsable scientifique**

Arnaud Estoup, DR2

INRA, Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CBGP)

Campus International de Baillarguet, CS 30 016, 34988 Montferrier / Lez cedex

Tél : 04 99 62 33 38 Fax : 04 99 62 33 45 Mel : estoup@supagro.inra.fr

Date : 05/11/2009

N° de contrat : subvention de recherche 0000360 (code INRA : n° 24000063)

Date du contrat : 06/11/2006

**Responsable scientifique**

Arnaud Estoup, DR2

INRA, Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CBGP)

Campus International de Baillarguet, CS 30 016, 34988 Montferrier / Lez cedex

Tél : 04 99 62 33 38 Fax : 04 99 62 33 45 Mel : estoup@supagro.inra.fr

**Composition des équipes scientifiques**

**Equipe 1 :**

Arnaud Estoup, DR2, INRA, Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CBGP)

Campus International de Baillarguet, CS 30 016, 34988 Montferrier / Lez cedex

Tél : 04 99 62 33 38 Fax : 04 99 62 33 45 Mel : estoup@supagro.inra.fr

Autres participants : Julien Foucaud (Thèse, et post-doc, INRA, CBGP), Anne Loiseau (ITA, INRA, CBGP), Stéphanie Robert (Master 2, INRA, CBGP), Olivier Rey (Thèse, INRA, CBGP)

Hervé Jourdan, IR2, IRD, UR 022 / CBGP, Laboratoire Zoologie Appliquée, BP A5, 98848 Nouméa Cedex / Nouvelle-Calédonie

Tél : (+687) 26 07 84 Fax : (+687) 26 43 26 Mel : jourdan@noumea.ird.nc

Autres participants : Joel Konghouleux (TCN, IRD)

**Equipe 2 :**

Jérôme Orivel, CR1, CNRS, Laboratoire Evolution et Diversité Biologique, UMR-CNRS 5174, Université Toulouse III, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex 4.

Tél : 05 61 55 85 70 Fax : 05 61 55 73 27 Mel : orivel@cict.fr

Autres participants : Dominique Guéry (ITA, CNRS)

## Rappel succinct des objectifs

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 et génétiques, et plus généralement évolutifs, ayant cours lors 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 d'origine Sud-américaine (milieux de type 1A), dans des écosystèmes perturbés (anthropisés) Sud-américains (habitats de type 1B), et dans des écosystèmes d'introduction (milieux envahis de type 2),

- Axe 2 : analyser et comparer la structure génétique, le polymorphisme du système de reproduction (sexué versus clonal ; voir figure 1), 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 ont ainsi été analysés : interactions milieu – 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 versus ouvrières).

## Écarts par rapport au projet de départ

Les écarts sont minimes (relativement à l'étendue et le nombre de points abordés dans le projet). Ils concernent les quatre points suivants :

- Etude de l'évolution temporelle des limites spatiales des colonies (ensemble de nids ne montrant pas d'agressivités entre eux) et de la phénologie de la production d'individus reproducteurs dans les zones 1A, 1B et 2. Ce point n'a pas été finalisé par manque de temps et de part la difficulté et le coût à rester sur des périodes longues dans certaines zones concernées (notamment Guyane et Brésil).

- L'étude d'une intervention éventuelle des ouvrières dans le tri sélectif des œufs mâles en fonction d'une origine clonale ou par parthénogenèse arrhénotoque a été initiée (hypothèse sociogénétique appelée « worker policing »). En effet, les ouvrières sont plus apparentées avec un frère produit par clonalité ( $r = 0.5$ ) que par parthénogenèse arrhénotoque ( $r = 0.25$ ) ; elles auraient donc a priori un « intérêt évolutif » à éliminer les œufs produits par parthénogenèse arrhénotoque. Cet « intérêt » des ouvrières est contraire à celui des reines dont l'apparentement est de  $r = 1$  avec les mâles produits par parthénogenèse arrhénotoque et de  $r = 0$  avec les mâles produits par clonalité. Malheureusement, nous n'avons pu génotyper (microsatellites) de manière sûre et propre les œufs produits par les reines. Devant cette difficulté technique nous avons du renoncer à tester cette hypothèse.

- Séquences de l'ADN nucléaire (cf. test d'hybridation) : des amorces ont été testées pour amplifier et séquencer les régions flanquantes de deux à quatre locus microsatellites, ainsi que les régions ITS2. Les premiers essais ont montré la présence de polymorphisme pour la majorité de ces locus. Mais ce polymorphisme n'est pas informatif de par la proximité génétique des populations étudiées. Cette piste méthodologique a donc été abandonnée.

- Chimie cuticulaire : Plusieurs missions ont été mis à profit afin de récolter des échantillons issus de populations, colonies et nids de *W. auropunctata* situés dans des zones 1A, 1B et 2. Les données de chimie cuticulaire ont été produites et les identifications des composés ont été faites. Du fait de contraintes techniques (notamment pannes récurrentes du spectromètre de masse) et par manque de temps, nous n'avons malheureusement pas (encore) pu analyser ces données, en les couplant notamment avec celles issues des génotypes des individus afin de réaliser les analyses conjointes des deux jeux de données.

### Aspects méthodologiques

De part la diversité des questions abordées ce projet a fait appel à de nombreuses techniques et méthodes.

#### ➤ Echantillonnage :

- Plusieurs milliers d'individus (sexués et ouvrières) ont été échantillonnés dans de nombreux pays, sites et habitats (zones de type 1A, 1B et 2) pour des analyses génétiques et cuticulaires. Des échantillonnages complémentaires ont été réalisés en Guyane et en Nouvelle Calédonie afin de comparer les caractéristiques écologiques et démographiques des populations des zones 1A, 1B et 2. Les caractéristiques écologiques des populations des zones de types 1A et 1B ont été déterminées par la réalisation de transects. Ces transects ont été faits en utilisant des appâts afin d'appréhender non seulement la présence de *W. auropunctata*, mais aussi la diversité des autres espèces de fourmis. De plus, des populations de zones 1B en Guyane et de zone 2 en Nouvelle Calédonie ont été étudiées plus finement afin de comparer la densité des nids et leur composition via des échantillonnages exhaustif des nids présents dans une aire donnée.

- Matériel biologique vivant : l'échantillonnage d'une quinzaine de populations en provenance de l'aire native et de l'aire d'introduction de l'espèce (Floride, Cameroun, Nouvelle-Calédonie, Israël), s'est étalé sur une période allant de décembre 2007 à début mars 2008. Les sites d'échantillonnage, comprennent des zones naturelles de forêt primaire humide d'une part, et des milieux anthropisés d'autre part. Les populations de l'aire native proviennent toutes de Guyane, car les quelques populations brésiliennes dont nous disposions n'ont pas pu être utilisées en raison de divers aléas liés à l'utilisation de matériel biologique vivant. Le maintien des populations au laboratoire a nécessité la mise en place d'élevages en salle confinée, dans des conditions contrôlées non stressantes (24°C et 80% d'humidité), nourris et entretenus deux fois par semaine. Ces populations sont à la base des études en milieu contrôlé (laboratoire).

#### ➤ Production de données moléculaires :

- Géotypes à des marqueurs microsatellites (12 locus): données produites et traitées à plusieurs milliers d'individus

- Développement et optimisation de 21 nouveaux locus microsatellites, portant au nombre de 33 le nombre de locus microsatellites disponibles chez *W. auropunctata*.

- Séquences de l'ADN mt réalisées sur le gène *COI* pour plusieurs centaines d'individus.

- Données de chimie cuticulaire produites pour plusieurs centaines d'individus provenant de l'ensemble des populations identifiées en zones 1A et 1B de Guyane, ainsi que des populations de deux zones de type 2 (Nouvelle Calédonie et Cameroun). Pour chacun des nids échantillonnés les individus ont été traités pour l'extraction des composés cuticulaires puis ils

ont été génotypés comme indiqué ci-dessus. Les extractions des composés cuticulaires ont été faites par immersion de 30 individus par nid dans de l'hexane durant 5 min. Puis 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.

- Tests PCR et séquençage pour la présence de *Wolbachia* : nous avons mis au point un test individuel d'infection par *Wolbachia* sur la base d'un test préexistant chez les fourmis du genre *Solenopsis* (Shoemaker et al. 2000). Le principe de ce test individuel est d'amplifier simultanément par PCR deux fragments de différentes longueurs (i) d'un gène de contrôle positif (prouvant que l'amplification s'est déroulée correctement, en l'occurrence en utilisant le gène nucléaire codant pour le facteur d'élongation *EF-1 $\alpha$* ) et (ii) d'un gène spécifique du génome de *Wolbachia* (en l'occurrence le gène codant pour une protéine de surface *wsp*), afin de pouvoir les visualiser simultanément dans un seul puits d'un gel d'électrophorèse. La différence notable entre notre test et celui utilisé par Shoemaker et al. (2000) est l'utilisation d'amorces différentes pour notre contrôle positif, sur le gène *EF-1 $\alpha$* . Nous avons utilisé les couples d'amorces universelles trs4F et trs9R (Ward et al. 2005) pour amplifier un fragment d'environ 400 bp du gène *EF-1 $\alpha$* , et le couple d'amorces *wsp81F* et *wsp691R* (Zhou et al. 1998) pour amplifier un fragment d'environ 600 bp du gène *wsp*. Nous avons ensuite séquencé un fragment de 532 à 640 bp du gène *wsp* (codant pour une protéine de surface) de *Wolbachia*, pour des individus de *W. auropunctata* positifs au test de présence à *Wolbachia*. Les données produites après mise au point concernent plusieurs centaines d'individus issus des zones 1A, 1B et 2.

➤ Programmes informatiques produits

- Construction de dendrogrammes à partir de génotypes microsatellites individuels : Pour la construction d'arbres de génotypes microsatellites individuels, nous avons utilisé un programme personnel codé en langage objet Delphi basé sur l'algorithme du *Neighbor-Joining*.

- Simulation d'accouplements aléatoires : Le but de nos simulations fut de répondre à la question suivante : les génotypes observés des couples de reines et mâles à l'origine des populations clonales sont-ils compatibles avec l'hypothèse d'accouplements aléatoires entre individus de populations sexuées ? ou bien ces couples sont-ils le résultat d'accouplements non-aléatoires entre reines et mâles de la même ou de différentes populations sexuées ? Plus spécifiquement, nous avons évalué par simulation informatique (programme développé en langage Delphi) si les valeurs d'hétérozygotie observée ( $H_{ob}$ ) et de différence de taille allélique ( $DS_b$ ) des couples clonaux et sexués observés sont compatibles avec les valeurs de  $H_{ob}$  et  $DS_b$  de couples de mâles et de reines aux génotypes tirés aléatoirement dans la même ou dans différentes populations sexuées telles que définies à partir des tests d'agressivité.

➤ Tests d'agressivité. Afin de délimiter les frontières comportementales des colonies 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 déjà utilisé dans plusieurs études d'espèces de fourmis envahissantes, et notamment *W. auropunctata* (Le Breton et al. 2004; Pedersen et al. 2006). Chaque essai consiste en la confrontation un-contre-un de deux ouvrières de nids différents dans une arène neutre (diamètre = 2 cm ; hauteur = 1 cm), dont les murs ont été recouverts de fluon pour empêcher les ouvrières de s'échapper. Nous avons ensuite observé les interactions entre les deux ouvrières pendant cinq minutes en utilisant l'échelle suivante : 1 = contact physique (sans comportement agressif), 2 = contact antennaire prolongé (l'une ou les deux fourmis inspectent méticuleusement la cuticule de

l'autre, sans agression), 3 = agression (une attaque physique de l'une un des deux fourmis, comprenant une charge, morsure ou tirage d'une patte), 4 = combat (agression prolongée de la part d'une ou des deux fourmis, comprenant l'utilisation de leur dard). Entre cinq et dix essais ont été réalisés pour chaque paire de nids testée. La moyenne des plus hauts scores d'agressivité de chaque essai est ensuite calculée pour la paire de nid testée. Si cette moyenne est supérieure à 2,5, les deux nids sont considérés comme agressifs l'un envers l'autre et appartenant à deux colonies différentes. Au contraire, si cette moyenne est inférieure à 2,5, les deux nids sont considérés comme non-agressifs et appartenant à la même colonie. Au total, plusieurs milliers de tests d'agressivité ont été réalisés pour inférer les relations comportementales entre plusieurs centaines de paires de nids.

➤ Expériences en conditions contrôlées :

- Constitutions de > 100 lignées monogynes pour l'étude fine des systèmes de reproduction sexués et clonaux dans des conditions contrôlées (laboratoire). Le mode de production des descendants a été déterminé par des analyses moléculaires (microsatellites).

- Tolérance/résistance aux facteurs abiotiques (température et humidité). L'objectif a consisté à mesurer la mortalité des ouvrières sous différentes conditions de température-humidité stressantes. De telles mesures seraient difficilement exploitables avec les reines (sur le plan pratique et statistique en raison des faibles effectifs). D'autre part on ne s'attend pas à trouver de différences marquées de thermotolérance chez les reines, même s'il aurait été intéressant de pouvoir le vérifier. Les ouvrières sont en effet bien plus exposées à l'instabilité de l'environnement que les reproducteurs, constamment protégés au sein du nid. Bien que stériles, elles sont responsables du bon fonctionnement des colonies, et en particulier du déroulement de la croissance, métamorphose et reproduction des reines. Elles participent ainsi indirectement à la transmission des gènes au fil des générations de reproducteurs. La thermotolérance des ouvrières est donc un trait relié à la *fitness* moyenne des populations.

Nous avons d'abord déterminé un ensemble de conditions microclimatiques (couples température-humidité), dans laquelle se situe la transition entre une mortalité totale des ouvrières de toutes les populations, et une tolérance totale. C'est en se situant dans cette zone de couples température-humidité que l'on est susceptible de discriminer les populations sur la base de leur taux de mortalité. Quatre conditions ont ainsi été testées : temps d'exposition de 3 heures à 36°C-55%, 38°C-65%, 39°C-70% et 40°C-75%. Notons qu'il s'agit de conditions réalistes pour l'espèce, dans la mesure où celles-ci sont observées dans les milieux anthropisés occupés par *W. auropunctata*. Nous avons donc testé la résistance des populations issues des zones 1A, 1B et 2 sous ces 4 conditions différentes, en réalisant deux répétitions identiques pour chaque condition testée. Une répétition correspond à la manipulation suivante : pour chacune des populations, 10 boîtes grillagées de 10 ouvrières sont introduites dans une étuve réglée à la condition choisie. Après trois heures d'exposition, les comptages des individus morts et vivants sont effectués rapidement. La variable réponse correspond ainsi à des mesures de mortalité : nombre d'individus morts par boîte de 10 individus.

Afin de tester l'effet de l'habitat d'origine des populations sur la thermotolérance des ouvrières, nous nous sommes orienté vers l'ajustement d'un modèle linéaire généralisé mixte.

## Résultats et discussion

*Comparaison des caractéristiques démographiques et écologiques des populations natives et introduites (voir aussi la publication Orivel et al. 2009 ; annexe 1)*

Nous avons comparé les caractéristiques démographiques et écologiques des populations de *W. auropunctata* dans des écosystèmes naturels écologiquement non perturbés de son aire d'origine Sud-américaine (milieux non-envahis de type 1A – réalisé en Guyane), dans des écosystèmes perturbés (anthropisés) Sud-américains (habitats envahis de type 1B – réalisé en Guyane), et dans des écosystèmes d'introduction (milieux envahis de type 2 – réalisé en Nouvelle-Calédonie). Cette étude montre l'existence de deux types de populations très hétérogènes d'un point de vue démographique et écologique sur l'aire géographique native : populations non dominantes caractérisées par une faible densité dans les milieux de type 1A et populations dominantes caractérisées par une faible densité et ayant un impacte fort sur la diversité d'espèces de fourmis dans les milieux de type 1B. Les populations en milieu 1B s'avèrent proches du point de vue de leurs caractéristiques démographiques (notamment densité en ouvrières) et leur impacte sur la biodiversité des populations situées dans des écosystèmes d'introduction (milieux envahis de type 2). Nos résultats suggèrent que les populations dans les milieux de type 1B, bien que présentes sur l'aire géographique native, pourraient être considérées comme des populations envahissantes. Le succès d'invasion de la fourmi *W. auropunctata* pourrait résulter de processus éco-évolutifs liés aux activités humaines. Cette hypothèse a été testée plus en avant dans les études suivantes.

*Facteurs de l'invasion de W. auropunctata dans son aire native (voir aussi la publication Orivel et al. 2009 ; annexe 1)*

La transition de certaines populations d'un statut non-envahissant à celui de populations envahissantes peut théoriquement dépendre de nombreux facteurs, comportementaux, génétiques et environnementaux. Nous avons déterminé pour 17 sites (localisés en Guyane et au Brésil) envahis ou non-envahis (Figure 2) : (i) leur caractéristiques écologiques (anthropisés/non anthropisés), (ii) le système de reproduction (sexué versus clonal) des nids collectés sur ces sites (à l'aide de génotypages), et (iii) le niveau de colonialité (uni- multicolonialité et taille des supercolonies via des tests d'agressivité). L'essentiel des résultats est résumé dans les figures 3 et 4. Une analyse factorielle des correspondances confirme que l'anthropisation est sans conteste le facteur déterminant le statut envahissant des populations de *W. auropunctata* dans son aire native (Figure 5). Toutes les populations forment des super-colonies de quelques dizaines à quelques centaines de mètres ceci quelque soit les contextes d'envahissement, écologiques, et le système de reproduction. Il est intéressant de noter que le système de reproduction des populations n'est pas directement associé à leur statut envahissant. En revanche, le système reproducteur clonal joue très probablement un rôle indirect dans les invasions de *W. auropunctata*, car il est significativement associé à la perturbation humaine. Un avantage sélectif éventuel pourrait s'exprimer notamment grâce à l'hétérozygotie très élevée observée chez les ouvrières des nids clonaux (Figure 6).

*Relations génétiques entre populations clonales et sexuées en zone native (voir aussi la publication Foucaud et al. 2007 ; annexe 1)*

Pour répondre à la question des relations génétiques entre populations clonales et sexuées de *W. auropunctata*, nous avons tout d'abord étudié un fragment du gène mitochondrial *COI* chez un grand nombre d'individus clonaux et sexués échantillonnés dans l'aire géographique native (Guyane et Brésil). L'arbre en Maximum de Vraisemblance obtenu à partir de ce fragment de gène indique que les individus clonaux et sexués ne forment pas deux clusters distincts (Figure 7). Ce résultat est confirmé par le test de Shimodaira-Hasegawa

(SH), qui démontre que les données ne supportent significativement pas le regroupement des individus selon leur type de système de reproduction (test SH :  $p < 10^{-3}$ ). Quelque soit leur système de reproduction, tous les groupes d'haplotypes mitochondriaux sont très similaires à l'intérieur du clade *W. auropunctata* (la distance moyenne par paire entre haplotypes clonaux et sexués est égale à 1.8% en utilisant le modèle K2P), alors qu'ils sont très différents des haplotypes de l'espèce proche *Wasmannia rochai* (distance moyenne par paire de 16.9% en utilisant le modèle K2P).

Les arbres *Neighbor-Joining* construits à partir des génotypes microsatellites individuels des reines et des mâles de l'aire native montrent également que les individus sexués et clonaux ne forment pas deux clusters distincts (Figure 8). On observe par ailleurs que la quasi-totalité des allèles microsatellites des reines clonales et des mâles clonaux sont présents dans les populations sexuées locales.

Nos résultats démontrent donc que les populations clonales et sexuées de *W. auropunctata* ne forment pas deux entités évolutives génétiquement distinctes, et que les populations clonales tirent très probablement leur origine (récente et régulière) des populations sexuées locales.

#### *Etude d'une zone de transition entre habitats envahis et non-envahis*

L'étude de zones envahies et non-envahies de l'aire native de *W. auropunctata* nous a permis de mettre en évidence le rôle prépondérant de l'activité humaine dans le déclenchement d'invasions. Nous avons donc étudié plus en détails une zone de transition entre zones non-envahies (naturelles) et envahies (anthropisées) afin de mieux comprendre les relations entre les deux types de zones.

La zone de transition échantillonnée est une piste en terre de 11 km reliant les différentes zones envahies (carrière, installations) et non-envahies (forêt primaire, marigots) de Guyane (Figure 9). Sur cette piste, *W. auropunctata* est implantée de manière discontinue, probablement exclue de certaines zones par la compétition avec d'autres espèces de fourmis envahissantes comme *Solenopsis geminata* (obs. pers.). Nous avons échantillonné 42 nids le long de la piste depuis une zone envahie jusqu'à l'extrémité de la piste, testé les interactions comportementales de 261 paires de nids (1479 tests indépendants) et génotypés 560 individus à 12 locus microsatellites.

L'organisation sociale des nids de la piste étudiée est très complexe (Figure 9A). Nos résultats indiquent la présence de 8 groupes de nids non-agressifs entre eux (i.e. supercolonies) de taille variable (d'une paire de nids à 10 nids), mais également de sept nids indépendants. Ces groupes de nids forment une mosaïque à l'échelle de la piste (Figure 9A), au contraire des supercolonies spatialement très organisées des zones envahies et non-envahies. L'étude des génotypes des reines, mâles et ouvrières a permis de découvrir la présence de 21 nids clonaux et de 12 nids sexués sur les 42 nids échantillonnés (Figure 9B). Un seul nid présente à la fois des preuves de reproduction sexuée et clonale. Sur la base de leur diversité génétique, quatre autres nids sont probablement sexués, et quatre nids ne présentent qu'un mâle et une reine et ne peuvent être diagnostiqués. Les supercolonies sont formées de nids soit clonaux, soit sexués (en-dehors d'une supercolonie clonale qui contient le nid où les deux types de reproduction sont présents). Au total, nous avons échantillonné cinq supercolonies clonales et trois supercolonies sexuées, ainsi que deux nids clonaux, quatre nids sexués, et un nid au système de reproduction indéterminé indépendants (Figure 9D).

Cette diversité de groupes comportementaux s'explique en grande partie par les génotypes des reines et des mâles présents dans les différents nids. Ainsi, à l'origine de la totalité des supercolonies clonales de la piste on trouve simplement différentes combinaisons de deux groupes de génotypes mâles clonaux et deux groupes de génotypes de reines clonales.



Ces quatre génotypes clonaux à l'origine de la diversité de supercolonies clonales de la piste sont présents dans les zones envahies de Guyane et absents des zones non-envahies (même si la majeure partie de leurs allèles y sont présents de manière disséminée). Les deux groupes de mâles clonaux ont chacun pour origine un seul génotype mâle clonal qui s'est diversifié par mutation. Les deux groupes de reines clonales ont chacun pour origine un seul génotype femelle clonal qui s'est diversifié par mutation, par recombinaison au cours de la parthénogenèse, mais également au moins huit fois par recombinaison sexuée avec des mâles extérieurs (i.e. provenant très probablement des zones non-envahies voisines).

A l'origine de chacune des supercolonies sexuées, on trouve de petits groupes de reines proches génétiquement (souvent pleine sœurs) qui s'accouplent avec une grande diversité de génotypes mâles. Les génotypes mâles et femelles des supercolonies sexuées sont tous compatibles avec une provenance des populations sexuées non-envahissantes adjacentes, et diffèrent des génotypes des populations clonales de zone envahies (Figure 10). Les quatre nids sexués indépendants échantillonnés proviennent également très probablement des populations sexuées de zones naturelles. Les deux nids clonaux indépendants échantillonnés ont eux une origine spéciale puisque, si les reines font partie d'un des deux groupes de reines clonales, les deux mâles clonaux échantillonnés proviennent eux des populations sexuées adjacentes (mâles des nids 6 et 10 ; Figure 10). Nous avons ainsi détecté des événements de migration de mâles uniquement dans le sens des populations sexuées vers les populations clonales.

Nos résultats montrent également que même si la très grande majorité de groupes comportementaux s'expliquent par les génotypes parentaux observés, il existe une minorité de relations comportementales qui sont probablement le fait de facteurs environnementaux. Ainsi, des ouvrières possédant le même père et la même mère mais provenant de nids situés à plusieurs kilomètres l'un de l'autre et séparés par d'autres supercolonies s'agressent parfois entre eux.

En conclusion, le scénario le plus parcimonieux expliquant la diversité génétique et comportementale échantillonnée sur cette zone de contact entre zones envahies et non-envahies se déroule en trois temps. Premièrement, la piste a probablement d'abord été colonisée par les deux clones mâles et les deux clones femelles en provenance de zones envahies lors de son ouverture (qui suit historiquement l'anthropisation des zones envahies). Dans un deuxième temps, les populations sexuées qui ont été traversées par son tracé ont établi des populations sur la piste. Enfin, des mâles de populations sexuées ont pénétré les supercolonies clonales existantes et les ont fragmenté. Au cours du temps, les différents clones femelles ont subis des événements de mutation, de recombinaisons parthénogénétiques mais également des recombinaisons sexuées avec des mâles provenant des populations sexuées adjacentes.

L'étude de cette zone de contact entre zones envahies et non-envahies permet de préciser plusieurs points. Tout d'abord, la mise en contact par l'activité humaine de populations envahissantes clonales et de populations non-envahissantes sexuées 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 en milieu anthropisé de différentes sources de diversité génétique naturellement isolées. L'apparition de lignées adaptées aux milieux perturbés est probablement accélérée par l'homme, alors que son système de reproduction clonal permet à *W. auropunctata* de maintenir ces lignées dans le temps. Ces deux facteurs constituent sans doute deux clefs importantes du succès envahissant de *W. auropunctata*.

Deuxièmement, cette zone nous renseigne sur le système de reproduction de *W. auropunctata*. En effet, la présence de *Wolbachia* a été testée dans tous les nids de la piste. Aucun nid clonal de la piste n'est infecté par *Wolbachia*, alors que tous les nids sexués sont infectés par la souche déjà détectée auparavant. L'intensité de cette corrélation est particulièrement frappante dans le cas de l'étude de cette piste puisque nids sexués infestés et nids clonaux sains sont adjacents et largement enchevêtrés (Figure 9D). La corrélation entre l'infection par cette souche *wAurB* de *Wolbachia* et le système de reproduction sexué est donc quasiment parfaite à l'échelle de la Guyane, même dans des zones où populations sexuées et clonales sont très proches spatialement et échangent des reproducteurs. Cette souche de *Wolbachia* joue donc probablement un rôle qui reste à préciser dans le contrôle du système de reproduction dans les populations guyanaises de *W. auropunctata*.

Troisièmement, nos résultats montrent que des mâles en provenance de populations sexuées mais accouplés à des reines clonales se reproduisent asexuellement. La clonalité mâle semble donc bien être sous le contrôle des femelles et non des mâles.

Enfin, nos résultats confirment que l'organisation sociale dépend essentiellement de facteurs génétiques, même si des facteurs environnementaux semblent intervenir marginalement.

*Patron général des invasions en zone d'introduction (voir aussi la publication Foucaud et al. soumis ; annexe 1)*

Au cours du XX<sup>ème</sup> siècle, l'aire de distribution de *W. auropunctata* s'est étendue très largement au-delà de son aire de distribution native. Grâce au transport (accidentel ou non) de nids par l'homme, *W. auropunctata* s'est implantée récemment dans les Caraïbes, en Afrique et dans la zone Pacifique (Figure 11).

Notre étude de l'aire native nous permet d'avoir plusieurs attendus concernant les caractéristiques biologiques des populations envahissantes de la zone introduite. Tout d'abord, l'organisation sociale des populations introduites devrait être l'unicolonialité, car toutes les populations de l'aire native sont organisées en supercolonies. Ensuite, si l'on considère que l'infection par *Wolbachia* impose un coût aux populations de *W. auropunctata*, comme démontré chez la fourmi *Formica truncorum* (Wenseleers et al. 2002), certaines sinon la majorité des populations introduites pourraient ne pas être infectées, selon l'hypothèse de *l'enemy release*. Cet attendu est toutefois différent selon les souches de *Wolbachia* : la souche *wAurB* pourrait être absente alors que les souches *wAurA*, qui ne semblent pas imposer de coût aux colonies envahissantes dans l'aire native de l'espèce, pourraient infecter les populations introduites. Enfin, il existe deux attendus contradictoires concernant le système de reproduction des populations introduites.

Classiquement, on considère que les environnements introduits sont différents des environnements natifs, et que les espèces introduites ont un déficit adaptatif par rapport aux espèces locales de l'aire introduite (Sax & Brown 2000). Dans un tel cas de figure, la capacité d'une espèce introduite à répondre aux nouvelles pressions de sélection exercées par l'environnement introduit est l'un des facteurs essentiels du succès envahissant (Sakai et al. 2001; Frankham 2005; Facon et al. 2006). Dans le cas de *W. auropunctata*, l'arrivée dans un nouvel environnement pourrait donner un avantage à des populations sexuées. En effet, la reproduction sexuée génère plus de nouveaux variants génétiques que la reproduction clonale.

Alternativement, on peut considérer que les populations introduites de *W. auropunctata* (i) proviennent sans doute de zones de leur aire native où l'activité humaine est présente (plantations, habitations), (ii) passent obligatoirement par un port ou un aéroport et (iii) sont tout d'abord introduites dans des zones anthropisées de l'aire introduite. Ces populations introduites proviennent donc sans doute des populations adaptées aux zones

anthropisées de l'aire native, et ne présentent donc pas forcément de déficit adaptatif par rapport aux espèces locales, au moins dans les zones anthropisées de l'aire introduite. Selon cette vision des événements d'introduction, les populations de l'aire introduite de *W. auropunctata* pourraient donc être clonales.

Nous avons donc tenté de déterminer les caractéristiques biologiques des populations de l'aire introduite de *W. auropunctata* et d'évaluer leur évolution depuis leur introduction. Pour ce faire, nous avons tout d'abord vérifié les attendus tirés de l'étude de l'aire native de *W. auropunctata* à partir d'échantillons de taille limitée récoltés en de nombreux points d'introduction (Figure 11). Nous avons échantillonné et génotypé à 12 locus microsatellite les individus de 229 nids récoltés dans 11 pays de la zone d'introduction de *W. auropunctata*.

La reproduction clonale est quasiment le seul type de reproduction des populations introduites. Sur 229 nids récoltés, 214 nids présentent les signatures moléculaires de reproduction clonale des mâles et reines. Dans les autres nids, soit la reproduction clonale est très probable ( $n = 10$  nids), soit aucune inférence ne peut être faite ( $n = 5$  nids). Pour autant, la reproduction clonale n'est pas l'unique type de reproduction en zone d'introduction. Plusieurs populations (en Nouvelle-Calédonie, au Cameroun et au Gabon) présentent en effet des signatures moléculaires démontrant l'existence de rares événements de sexualité, à l'origine de nouvelles lignées de reines clonales (Figure 12). On distingue donc dans l'aire introduite les clones « originaux » (i.e. introduits) et des clones « dérivés » (i.e. clones issus d'évènements de recombinaison sexuée à partir des clones originaux). On note que ces événements de sexualité ont toujours nécessité un échantillonnage conséquent pour être détectés. Notre étude sous-estime donc probablement leur occurrence dans les zones introduites faiblement échantillonnées.

On note également que, de la même manière que pour les couples de clones de l'aire native de *W. auropunctata*, les couples de clones originalement introduits sont formés de mâles et de reines aux génotypes très différents l'un de l'autre, ce qui se traduit par une forte hétérozygotie et une forte différence de taille allélique chez les couples, et par la production d'ouvrières très hétérozygotes. Ce patron observé à l'échelle de la distribution mondiale de l'espèce suggère fortement que la diversité génétique individuelle des ouvrières pourrait effectivement être un facteur clé dans le succès envahissant de *W. auropunctata*. Les couples de clones constitués de reines clonales dérivées de reproduction sexuée montrent quant à eux une hétérozygotie plus faible que les couples de clones originaux. Cette hétérozygotie reste néanmoins plus élevée que chez les couples sexués de l'aire native, ce qui se traduit par la même tendance chez les ouvrières.

Les populations introduites de *W. auropunctata* dont nous avons étudié le comportement sont toutes organisées en supercolonies. La taille de ces supercolonies dépend de la date et du lieu d'introduction, mais elles sont généralement étendues sur des surfaces supérieures de plusieurs ordres de grandeur à celle des supercolonies de l'aire native (i.e. jusqu'à plusieurs dizaines de milliers de km<sup>2</sup>). La différence de taille de supercolonies entre aire native et introduite ne pourrait être simplement due qu'à la fréquence des événements de migration. En effet, moins la fréquence d'arrivée de nouvelles propagules envahissantes est importante, plus la première propagule réussissant à s'établir a le temps de saturer le point d'introduction et d'empêcher l'installation de nouvelles lignées clonales introduites par des interactions agressives. Il est probable que ce phénomène doit s'amplifier lorsque le nombre de points d'introduction potentiels diminue (i.e. dans les zones ne possédant qu'un port ou aéroport international par exemple).

Les populations introduites de *W. auropunctata* ne sont généralement pas infectées par *Wolbachia*. Sur les 117 nids de 10 populations introduites testées, seul un unique nid floridien et les nids des populations vanuataises et australiennes sont infectés par des bactéries du genre *Wolbachia*. En ce qui concerne le nid floridien, aucune inférence sur le système de

reproduction n'a pu être faite. La souche infectant ce nid est identique à la souche présente dans les populations sexuées de Guyane (i.e. *wAurB*), et pourrait donc avoir le même effet phénotypique éventuel (i.e. l'induction de la sexualité) en zone d'introduction. Il est impossible de savoir si cette infection était présente avant l'introduction ou s'il s'agit d'une infection secondaire contractée en Floride. L'infection secondaire par *Wolbachia* de populations de fourmis introduites a déjà été suspectée chez *Solenopsis invicta*, une autre fourmi envahissante originaire d'Amérique de Sud, et précisément dans ses populations floridiennes (Tsutsui et al. 2003). En ce qui concerne les populations vanuataise et australienne, les nids infectés sont clonaux. Pourtant, contrairement nos attendus, la souche les infectant est également identique à la souche présente dans les populations sexuées de Guyane (i.e. *wAurB*, Figure 13). Deux hypothèses peuvent être formulées pour expliquer ce résultat. Premièrement, le séquençage du seul gène *wsp* est probablement insuffisant pour discriminer finement les différentes souches de *Wolbachia*. Récemment, un nouveau test d'identification des souches de *Wolbachia* basé sur le typage de 5 gènes différents de la bactérie a été ainsi développé pour compenser la résolution relativement faible de *wsp* (Baldo et al. 2006). Il est donc possible que les souches de *Wolbachia* vanuataises et australiennes ne soient pas totalement identiques à la souche *wAurB* guyanaise. Deuxièmement, même si l'identité des souches vanuataises et australiennes et de la souche guyanaise était confirmée, il est possible que la souche *wAurB* ait perdu son éventuel effet de manipulation du système de reproduction dans le contexte particulier de ces introductions lointaines. En effet, si les effets de la sexualité sont délétères dans le contexte de populations introduites (voir ci-après), la manipulation du système de reproduction de *W. auropunctata* pourrait être contre-sélectionnée chez *wAurB*. Ainsi, il est attendu que les bactéries du genre *Wolbachia* évoluent rapidement des relations mutualistes avec leur hôte une fois passé le stade de prolifération de la bactérie (Weeks et al. 2007).

Nos résultats soulignent donc une fois de plus l'importance de la connaissance de l'identité des souches de *Wolbachia* étudiées. Les attendus de l'hypothèse de l'*enemy release* semble être en partie réalisés pour la souche *wAurB* de *Wolbachia*, ce qui semble logique au vu des résultats de notre étude de l'infection des populations de l'aire native. Toutefois, pour prouver un éventuel effet d'*enemy release* sur la souche *wAurB*, il reste à prouver expérimentalement que cette souche a des effets négatifs sur le fitness des colonies infectées.

L'étude des populations introduites à l'échelle mondiale est donc cohérente avec l'étude des populations natives de *W. auropunctata*. Les populations introduites sont globalement clonales, organisées en supercolonies et très souvent saines par rapport à la souche *wAurB* de *Wolbachia* (Figure 14), tout comme la plupart des populations envahissantes de l'aire native de *W. auropunctata*. Il faut toutefois noter que notre échantillonnage est biaisé en faveur des zones anthropisées de l'aire introduite (à l'exception de l'échantillonnage néo-calédonien).

#### *Adaptation au stress microclimatique et système de reproduction*

Les activités anthropiques perturbent les milieux naturels à l'échelle mondiale. Elles sont souvent responsables de changements évolutifs rapides, notamment associés aux invasions biologiques. Nous avons vu que le succès d'invasion de la fourmi *W. auropunctata* pourrait résulter de processus éco-évolutifs liés aux activités humaines. D'une façon originale, ces processus se dérouleraient au sein même de son aire native. Afin de tester cette hypothèse nous avons réalisé des expériences sur du matériel vivant en environnement contrôlé. Les populations de l'aire native s'établissent dans des habitats naturels et des milieux anthropisés, différents d'un point de vue microclimatique (notamment température et humidité). Nous avons mené une expérience en laboratoire qui a permis de mettre en évidence une adaptation

des ouvrières d'habitats anthropisés à des conditions microclimatiques stressantes. Les populations natives et introduites d'habitats anthropisés montrent en effet des performances semblables et sont plus tolérantes aux conditions chaudes et sèches que les populations natives d'habitats naturels. Des mesures d'hétérozygotie sur marqueurs microsatellites mettent en évidence une architecture génétique particulière associée à la tolérance au stress, caractérisée par une forte hétérozygotie au moins en certains locus du génome. Le système de reproduction très majoritairement clonal des populations de milieux anthropisés pourrait favoriser la transmission de telles combinaisons génomiques au cours du temps. Nos résultats soutiennent l'existence d'une transition évolutive au sein de l'aire native, en réponse aux perturbations anthropiques des milieux. Ils soulignent l'importance des phénomènes évolutifs rapides dans la réussite de l'invasion biologique de *W. auropunctata*, notamment sa capacité à s'établir dans les milieux anthropisés de sa zone d'introduction.

### *Systèmes de reproduction*

Etude fine du système de reproduction en conditions contrôlées (voir aussi la publication Foucaud *et al.* 2009b ; annexe 1)

Afin de prouver directement l'existence de plusieurs systèmes de reproduction (i.e. un clonal et un sexué) chez *W. auropunctata* et d'affiner nos connaissances sur ces systèmes, nous avons récolté > 100 reines dans différentes populations guyanaises et Calédoniennes répertoriées comme clonales ou sexuées à partir de nos études précédentes. A partir de cet échantillon, nous avons construit une centaine de nids artificiels, monogynes (i.e. avec une seule reine) pour la plupart et quelques nids polygynes de reines clonales (quatre reines par nid). Nous avons ensuite étudié la ponte en gynes, mâles et ouvrières de ces différents nids à l'aide de marqueurs microsatellites.

Cette étude des pontes de reines en conditions contrôlées nous a permis de confirmer de manière directe l'existence de deux systèmes de reproduction distincts chez *W. auropunctata*, comme inféré indirectement à partir des données microsatellites obtenues 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. Au contraire, les reines d'autres populations (dites « clonales ») produisent de nouvelles reines par parthénogenèse thélytoque, des mâles par clonalité et des ouvrières sexuellement. Ces résultats confirment que la parthénogenèse thélytoque et la clonalité mâle sont très fortement associés, 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 suggèrent fortement l'existence d'un déterminisme génétique de la caste chez *W. auropunctata*.

Origine et mécanisme de la parthénogenèse thélytoque (voir aussi la publication Foucaud *et al.* 2007 ; annexe 1)

L'arbre NJ des génotypes microsatellites des reines indique que les reines clonales partagent localement un ancêtre commun très proche. L'inspection visuelle de ces génotypes révèle que les groupes de reines clonales pourraient correspondre à des groupes de pleines sœurs ayant légèrement divergé par des événements de mutation et de recombinaison parthénogénétique au cours des générations clonales successives. Il est aussi intéressant de noter que l'hétérozygotie observée ( $H_o$ ) et la différence moyenne de taille allélique à chaque

locus (DS) ne sont pas significativement différents entre reines clonales et sexuées. Les parents des reines clonales ne sont donc génétiquement pas plus différents entre eux que les parents des reines sexuées. Ceci permet de rejeter l'hypothèse d'une origine de la parthénogenèse thélytoque par hybridation chez *W. auropunctata*, comme démontré chez d'autres organismes (Simon et al. 2003). Nos résultats suggèrent que la parthénogenèse thélytoque des reines est très probablement apparue plusieurs fois chez *W. auropunctata*, au cours d'évènements mutationnels indépendants à l'intérieur des populations sexuées.

Nos résultats montrent la présence de recombinaison parthénogénétique (cf. des locus hétérozygotes chez le clone femelle parental deviennent homozygotes chez les clones femelles descendants) dans les populations clonales, à de très faibles taux. Deux hypothèses mutuellement exclusives peuvent être formulées pour expliquer ce phénomène. Premièrement, la parthénogenèse thélytoque des reines de *W. auropunctata* pourrait être apomictique (i.e. sans méiose), et les rares recombinaisons observées seraient alors dues à des évènements de conversion génique (i.e. la réparation d'un brin endommagé d'ADN en utilisant l'autre brin comme modèle). Alternativement, la parthénogenèse thélytoque des reines de *W. auropunctata* pourrait être automictique (i.e. avec méiose). Dans ce cas, le faible taux de recombinaison parthénogénétique suggère que le mécanisme de la thélytoquie pourrait être une parthénogenèse automictique à fusion centrale, comme démontré récemment chez une autre espèce de fourmi, *Cataglyphis cursor* (Pearcy et al. 2006), et chez *Apis mellifera capensis* (Baudry et al. 2004).

Toutefois, étant donné le patron de transmission mère-filles de la parthénogenèse thélytoque suggéré par l'arbre NJ des génotypes de reines, son origine pourrait également être infectieuse, via des éléments cytoplasmiques tels que les bactéries du genre *Wolbachia*. L'analyse des tests de présence de *Wolbachia* offre deux conclusions selon le pays considéré. Au Brésil, la corrélation entre l'infection par *Wolbachia* et le système de reproduction est significative mais faible (V de Cramer = 0,309,  $p = 0,023$ ). Au contraire, la corrélation entre l'infection et la reproduction sexuée, et entre l'absence d'infection et la reproduction clonale est quasiment parfaite dans les populations guyanaises (V de Cramer = 0,969,  $p < 10^{-3}$ ). Cette différence de résultats nous a conduit à séquencer un fragment du gène *wsp* chez 66 individus positifs à *Wolbachia* des populations de l'aire native de *W. auropunctata*. Toutes les populations guyanaises sexuées sont infectées par la même souche (appartenant au clade B du genre *Wolbachia*, dénommée *wAurB* ci-après, selon Zhou et al. 1998) qui est présente dans les populations sexuées du Costa Rica, mais qui n'est pas présente au Brésil. Les populations brésiliennes clonales et sexuées infectées sont elles infectées par deux souches principales, appartenant toutes deux au clade A du genre *Wolbachia*, qui se sont chacune légèrement diversifiées par mutation. La parthénogenèse thélytoque de *W. auropunctata* pourrait donc avoir deux types d'origine : mutationnelle au Brésil et infectieuse en Guyane. Toutefois, la corrélation même forte entre système de reproduction et infection par *Wolbachia* détectée en Guyane ne constitue pas une preuve de l'effet de l'infection, qui peut raisonnablement être mis en doute et demande à être testé expérimentalement.

Origine et mécanisme de la clonalité mâle (voir aussi la publication Foucaud *et al.* 2007 ; annexe 1)

La première hypothèse formulée sur l'origine de la clonalité mâle fut celle d'une réponse mâle à la réduction complète de leur fitness induite par la parthénogenèse femelle, entraînant une bataille des sexes pour le contrôle des œufs produits par les reines (Fournier et al. 2005; Queller 2005). Le mécanisme hypothétique par lequel les mâles prendraient le contrôle des œufs serait celui de l'élimination du génome maternel (MGE) par le génome paternel lors de la fécondation. Un des attendus de cette hypothèse est que le nombre de

lignées clonales mâles soit relativement faible, car il est peu probable qu'une telle réponse ait pu évoluer de nombreuses fois (McKone & Halpern 2003). Contrairement à cet attendu, l'arbre NJ des génotypes microsatellites des mâles montre que les mâles clonaux ne forment pas un petit nombre de groupes d'apparentés, mais qu'ils sont très largement dispersés parmi les génotypes sexués. Un mécanisme 'strict' d'élimination du génome maternelle semble également peu probable car le ratio du nombre de mâles par le nombre d'ouvrières observé dans les nids clonaux échantillonnés est très faible (de l'ordre de  $10^{-4}$ ; obs. pers.). Ce ratio semble difficilement compatible avec un mécanisme de prise de possession active de l'ovule de la part du mâle, puisque toutes les ouvrières sont produites sexuellement sans MGE. Un contrôle femelle sur la clonalité mâle semble donc nécessaire pour expliquer nos résultats.

Une simple variante 'permissive' de l'hypothèse MGE pourrait expliquer la clonalité mâle (B. Normarck, comm. pers.). Chez les haplodiploïdes, il est en effet attendu que les mâles tentent de prendre le contrôle des œufs et que les femelles développent des contre-mesures adaptées. Dans le cas de *W. auropunctata*, si l'*outbreeding* (i.e. la formation de couples composés d'un mâle et d'une femelle génétiquement divergents) est favorisé ou si les reines parthénogénétiques sont incapables de produire des mâles arrhénotoques, les reines pourraient produire une faible proportion d'œufs 'permissifs' (i.e. sans contre-mesures) qui deviendraient par fécondation des mâles clonaux.

Alternativement, la clonalité mâle pourrait résulter de la production par les reines parthénogénétiques d'œufs anucléés fécondés par la suite. La production d'œufs anucléés par les reines pourrait avoir lieu simultanément à la production de gamètes thélytoques (une des cellules-filles recevant la totalité du nucleus, et l'autre uniquement du cytoplasme), ce qui permettrait d'expliquer mécaniquement le lien entre parthénogenèse femelle et clonalité mâle. Ce mécanisme méiotique diffère néanmoins considérablement du mécanisme hypothétique de la thélytoquie par fusion centrale. Contrairement à l'hypothèse de la 'MGE permissive', l'hypothèse de 'l'ovule anucléé' ne requiert aucun scénario précis de co-évolution des sexes.

Dans tous les cas, il semble très peu probable que la clonalité mâle soit une réponse des mâles à la réduction de leur fitness par la parthénogenèse femelle et l'expression d'une bataille des sexes. Il semble plutôt que tous les mâles fécondant des reines clonales deviennent clonaux, et donc que la clonalité mâle soit un trait femelle. Une conclusion définitive sur ce point nécessite cependant une preuve expérimentale que nous tenterons d'obtenir par le biais de croisements contrôlés.

## Conclusions

Nos recherches permettent de dissocier trois étapes principales dans le déroulement de l'invasion de *W. auropunctata*.

La première étape se déroule au sein de l'aire native (Figure 15). Nous avons vu qu'il existe dans cette zone des populations de *W. auropunctata* non-envahissantes, majoritairement sexuées et rarement clonales. Il y existe également des populations envahissantes de *W. auropunctata*, qui sont majoritairement clonales et rarement sexuées. L'émergence de ces populations envahissantes au sein de l'aire native de l'espèce est étroitement corrélée à la présence d'activité humaine. En effet, la majeure partie des populations non-envahissantes est présente dans des zones naturelles (i.e. de forêt primaire), alors que la totalité des populations envahissantes est présente dans des zones anthropisées (plantations, carrières, bords de routes). Il est également important de signaler que les rares populations non-envahissantes présentes dans des zones anthropisées sont des populations qui ont été échantillonnées dans d'anciennes plantations laissées à l'abandon depuis une vingtaine

d'année. Il semble donc qu'une activité humaine en cours soit nécessaire pour que les populations de *W. auropunctata* deviennent envahissantes.

Le mode de reproduction clonal de certaines populations semble participer indirectement au succès envahissant de l'espèce en leur conférant un avantage sélectif. Contrairement aux attendus classiques (Williams 1975; Maynard Smith 1978), cet avantage ne semble pas être démographique, mais adaptatif, en permettant aux populations clonales d'occuper la niche environnementale anthropisée. Cette capacité ne dépend évidemment pas en soi du mode de transmission des gènes mais bien des gènes eux-mêmes et de leur association. Le système de reproduction clonal pourrait être sélectionné dans les zones anthropisées car il permet de maintenir des associations de gènes favorables. Ces associations favorables semblent caractérisées par une divergence des pools géniques mâles et reines plus élevée qu'aléatoirement dans les populations sexuées, et s'exprimeraient de fait au niveau des ouvrières produites sexuellement. En effet, les ouvrières des populations clonales, caractérisées par une hétérozygotie et une divergence de taille allélique plus fortes que celles des ouvrières des populations sexuées, tolèrent mieux que ces dernières les extrêmes de conditions de température (hautes) et d'humidité (basses) spécifiques des zones anthropisées.

Une fois l'installation de populations en zone anthropisée possible, d'autres facteurs pourraient permettre à *W. auropunctata* d'augmenter en densité et d'avoir un impact sur le fonctionnement des écosystèmes et donc de devenir envahissante au sein de son aire native. Premièrement, le fait que les zones anthropisées soient généralement pauvres en biodiversité pourrait favoriser l'augmentation des densités de *W. auropunctata*. En effet, la petite fourmi de feu semble vulnérable à la compétition interspécifique dans les zones naturelles de son aire native (Le Breton et al. 2007). Elle pourrait ainsi bénéficier d'un effet d'*enemy release* dans les zones anthropisées. Deuxièmement, l'hétérozygotie élevée des ouvrières des populations clonales de *W. auropunctata* pourrait également être bénéfique pour l'exploitation de ressources abondantes (Rowe et al. 1999; Reznick et al. 2000; Vorburger 2005), situation présente au moins dans certains habitats anthropisés. Si cela est vérifié, le système de reproduction clonal jouerait alors également un rôle indirect dans l'explosion démographique des populations envahissantes.

D'autres facteurs ne dépendant pas de l'anthropisation des milieux pourraient également faciliter les invasions de *W. auropunctata*. Ainsi, l'organisation sociale unicoloniale (i.e. en supercolonies) de l'espèce facilite sans doute l'augmentation des densités de populations en diminuant la compétition intraspécifique et en augmentant l'efficacité de la compétition interspécifique de manière significative (Holway et al. 2002). D'autre part, la perte de parasites endosymbiontes tels que certaines souches de *Wolbachia* pourrait également faciliter l'augmentation des densités de populations de *W. auropunctata* par un effet d'*enemy release*.

Les invasions de *W. auropunctata* se déclenchent donc 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. Ceci paraît difficile à expliquer par les différences de conditions abiotiques entre zones anthropisées et naturelles, puisque les conditions des zones naturelles forment un sous-ensemble inclus dans l'ensemble des conditions des zones anthropisées. Il paraît donc plus probable que ce soit les conditions biotiques 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* pourraient 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 fourmi



compétitrices). Ces deux situations semblent souligner l'importance de facteurs biotiques favorables (et indirectement de l'impact humain) dans le succès envahissant de *W. auropunctata*.

La deuxième étape de l'invasion de la zone intertropicale par *W. auropunctata* est son transport accidentel par l'homme depuis son aire native vers l'aire introduite (Figure 15). Les fondations de nouvelles populations introduites semblent toujours être le fait d'un seul génotype clonal mâle associé à un seul génotype clonal femelle très différent, produisant des ouvrières très hétérozygotes. Ces fondations sont donc probablement le fait d'une ou plusieurs propagules tirées d'une unique population envahissante de zone anthropisée de l'aire native de *W. auropunctata*. Notre étude montre que cette étape de transport ne s'accompagne d'aucune transition biologique fondamentale. Ceci s'explique sans doute en grande partie par le fait que ce transport s'effectue d'une zone anthropisée native vers une autre zone anthropisée, introduite. Même si ces deux zones ne peuvent être écologiquement strictement semblables, l'action de l'homme sur l'environnement est globalement homogénéisante (McKinney & Lockwood 1999; Mooney & Hobbs 2000; Olden et al. 2004; Rahel 2007), et les populations de *W. auropunctata* transportées ne souffrent donc probablement que d'un déficit adaptatif minimal à leur arrivée en zone introduite, pour peu que les conditions abiotiques soient proches (i.e. dans le cas où la zone introduite est également tropicale). Ce mécanisme d'homogénéisation globale agit comme une boucle de rétroaction positive, car plus les milieux s'homogénéisent, plus les espèces locales adaptées à ces milieux peuvent s'installer en-dehors de leur aire d'origine, et ainsi renforcer l'homogénéisation globale. En effet, on peut à la fois considérer que les invasions de *W. auropunctata* ont probablement été facilitées par l'homogénéisation des zones anthropisées tropicales, et que, désormais, la présence de *W. auropunctata* dans les zones anthropisées tropicales est une composante de leur homogénéisation.

La seule différence notable entre les populations envahissantes de l'aire native et celles de l'aire introduite est la taille plus importante de plusieurs ordres de grandeur des supercolonies introduites par rapport aux supercolonies natives. Cette différence est probablement due à la faible fréquence d'évènements d'introduction. En effet, si la fréquence d'arrivée des propagules est faible, la première propagule établie a le temps de produire une population saturant le point d'introduction avant l'arrivée d'une seconde propagule. La taille réduite des supercolonies envahissantes de l'aire native entraîne une forte probabilité que deux évènements d'introduction successifs au même point de l'aire introduite proviennent de deux populations natives génétiquement différentes. Or, nos résultats montrent qu'un comportement agressif entre deux nids est associé à une différence génétique entre les individus de ces nids. On peut donc raisonnablement penser que la première propagule établie, probablement dominante numériquement, élimine toute nouvelle tentative d'invasion par une entité génétiquement différente. Ce phénomène est particulièrement attendu dans les zones introduites possédant un faible nombre de points d'entrée (i.e. ports ou aéroports internationaux). Ainsi, dans les cas où les introductions de *W. auropunctata* sont rares et/ou se produisent à des points d'entrée peu nombreux (par exemple, dans les îles du Pacifique), il n'est pas surprenant de constater l'établissement de supercolonies uniques saturant la totalité de la zone introduite.

La troisième étape de l'invasion des zones intertropicales par *W. auropunctata* se déroule au sein des zones introduites (Figure 15). Notre étude montre que les lignées clonales introduites évoluent selon un schéma qui paraît répétable. Alors que la lignée clonale mâle originale se maintient à l'identique (aux mutations près), de rares évènements de reproduction sexuée conduisent à l'apparition de nouvelles lignées de reines clonales. Ces nouvelles lignées de reines clonales, qui semblent envahir progressivement les zones introduites où elles sont apparues, ont pour principale conséquence de diminuer l'hétérozygotie des ouvrières. Il

nous est pour l'instant impossible de savoir si cette évolution des populations introduites, via de rares événements de reproduction sexuée, est la conséquence d'une contrainte développementale (*sensu* Maynard-Smith, 1985) sur le système de reproduction de *W. auropunctata*, ou bien d'une pression sélective favorisant la recombinaison des pools génétiques mâles et femelles introduits. Dans le cas de la Nouvelle-Calédonie et du Gabon, la diversification des lignées de reines clonales pourrait être due à une contrainte développementale, car elle semble s'associer à des chutes importantes de densité de population (obs. pers. ; Wetterer & Porter 2003), et ne semble donc pas être sélectionnée positivement. Dans le cas du Cameroun, la très nette domination du paysage par une nouvelle lignée clonale femelle suggère au contraire qu'au moins certaines combinaisons génomiques produites via la reproduction sexuée pourraient être positivement sélectionnées.

La question de savoir si les invasions de *W. auropunctata* dans les zones anthropisées de son aire introduite 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 (Jourdan 1999) et ceci sans nécessiter de changement évolutif détectable. Théoriquement, il est attendu que les zones insulaires offrent une faible résistance biotique aux espèces envahissantes (Sax & Brown 2000). En accord avec cet attendu, Le Breton et al. (2007) montre qu'en Nouvelle-Calédonie les espèces de fourmi autochtones potentiellement compétitrices de *W. auropunctata* développent une réponse comportementale inadaptée à sa présence, au contraire des espèces de fourmi du même genre des zones naturelles de l'aire native (en Guyane). Dans le contexte continental de l'invasion du Gabon et du Cameroun, les connaissances actuelles sur la distribution de *W. auropunctata* dans ces pays 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. Conformément à cet attendu, il semble que, 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 (Walker 2006). 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 plus les activités humaines conduiront à la perturbation des zones naturelles, plus les populations envahissantes de *W. auropunctata* auront l'opportunité d'envahir ces derniers espaces tropicaux actuellement épargnés, que ce soit dans son aire introduite (Wetterer et al. 1999; Walsh et al. 2004), ou dans son aire native (Tennant 1994; Armbrrecht & Ulloa-Chacon 2003).

Il est important de souligner que nos résultats sont susceptibles de modifier fortement les scénarios généralement admis pour expliquer l'émergence des populations d'espèces envahissantes (Figure 16). 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 et sont abondamment fréquentées par l'homme ; 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 terme 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.

## Références citées

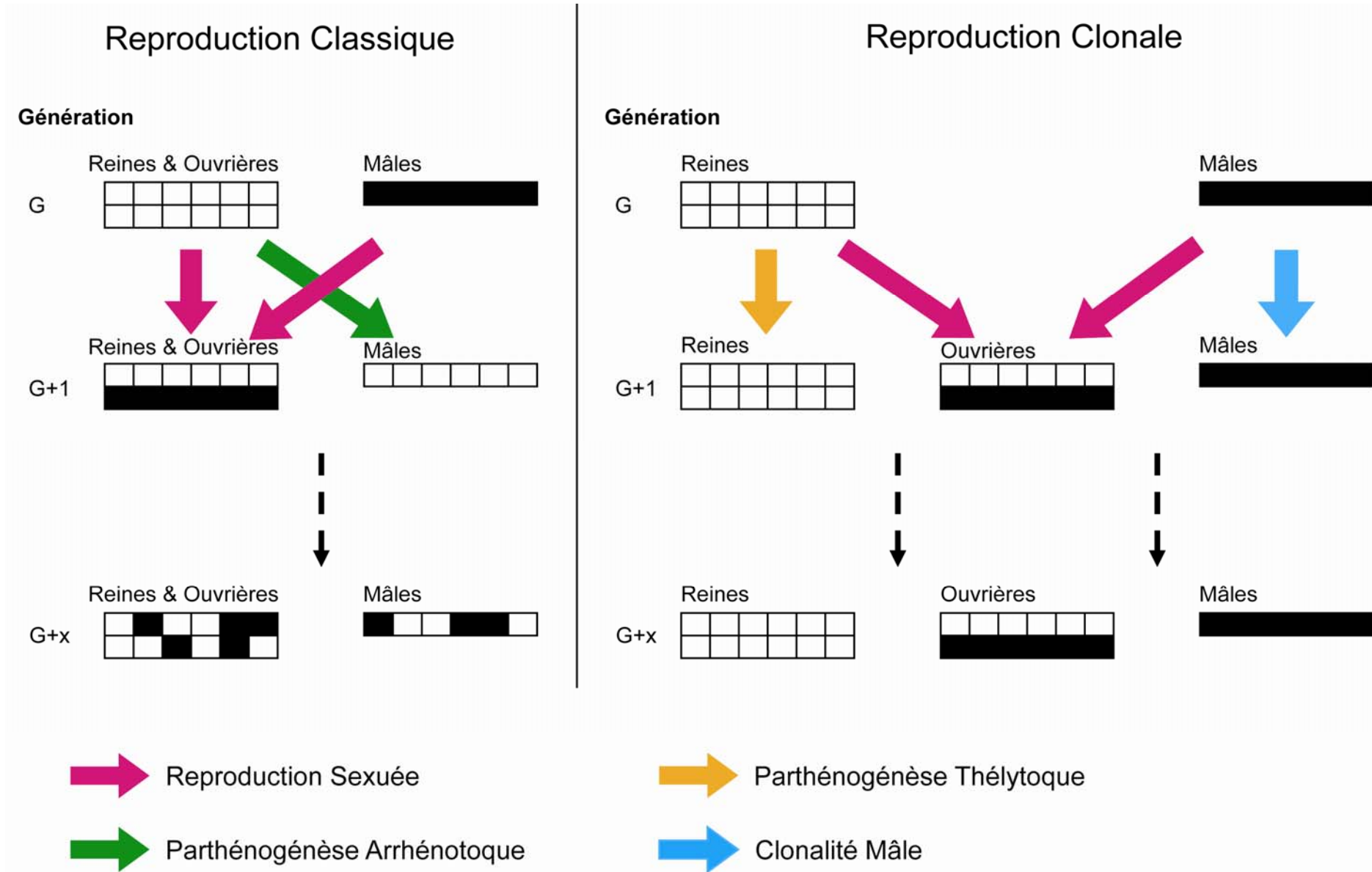
- Armbrecht, I., et P. Ulloa-Chacon. 2003. The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) as a diversity indicator of ants in tropical dry forest fragments of Colombia. *Environnemental Entomology* 32:542-547.
- Baldo, L., J. C. Dunning Hotopp, K. A. Jolley, S. R. Bordenstein, S. A. Biber, R. R. Choudhury, C. Hayashi, M. C. J. Maiden, H. Tettelin, et J. H. Werren. 2006. Multilocus sequence typing system for the endosymbiont *Wolbachia pipientis*. *Applied Environmental Microbiology* 72:7098-7110.
- Baudry, E., P. Kryger, M. Allsopp, N. Koeniger, D. Vautrin, F. Mougel, J.-M. Cornuet, et M. Solignac. 2004. Whole-genome scan in thelytokous-laying workers of the Cape Honeybee (*Apis mellifera capensis*): central fusion, reduced recombination rates and centromere mapping using half-tetrad analysis. *Genetics* 167:243-252.
- Facon, B., B. J. Genton, J. Shykoff, P. Jarne, A. Estoup, et P. David. 2006. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology & Evolution* 21:130-135.
- Foucaud, J., D. Fournier, J. Orivel, J. H. C. Delabie, A. Loiseau, J. Le Breton, G. J. Kergoat, and A. Estoup. *Sex and clonality in the little fire ant*. 2007. *Molecular Biology & Evolution* 24:2465-2473.
- Foucaud, J., D. Fournier, J. Orivel, J. H. C. Delabie, A. Loiseau, J. Le Breton, and A. Estoup. 2009a. *Reproduction system, social organization, human disturbance and invasive success in native populations of the little fire ant, Wasmannia auropunctata*. *Molecular Ecology*, sous press.
- Foucaud, J., A. Estoup, A. Loiseau, O. Rey and J. Orivel. 2009b. *Thelytokous parthenogenesis, male clonality and genetic caste determination in the little fire ant: new evidence and insights from the lab*. *Heredity*. Sous presse.
- Foucaud, J., J. Orivel, A. Loiseau, J. H. C. Delabie, H. Jourdan, D. Konghouleux, M. Vonshak, M. Tindo, J.-L. Mercier, D. Fresneau, J.-B. Mikissa, T. McGlynn, T. Thompson, A. S. Mikheyev, J. Oettler and A. Estoup, *Worldwide invasion by the little fire ant: routes of introduction and eco-evolutionary pathways*, *Evolutionary Applications*, soumis.
- Fournier, D., A. Estoup, J. Orivel, J. Foucaud, H. Jourdan, J. Le Breton, et L. Keller. 2005. Clonal reproduction by males and females in the little fire ant. *Nature* 435:1230-1235.
- Frankham, R. 2005. Resolving the genetic paradox in invasive species. *Heredity* 94:385-385.
- Holway, D. A., L. Lach, A. V. Suarez, N. D. Tsutsui, et T. J. Case. 2002. The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:181-233.
- 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*. Pp. 463. Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Le Breton, J., J. H. C. Delabie, J. Chazeau, A. Dejean, et H. Jourdan. 2004. Experimental evidence of large-scale unicolonality in the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger). *Journal of Insect Behavior* 17:263-271.
- Le Breton, J., J. Orivel, J. Chazeau, et A. Dejean. 2007. Unadapted behaviour of native, dominant ant species during the colonization of an aggressive, invasive ant. *Ecological Research* 22:107-114.
- Maynard Smith, J. 1978. *The evolution of sex*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J. 1986. Contemplating life without sex. *Nature* 324:300-301.
- McKinney, M. L., et J. L. Lockwood. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14:450-453.

- McKone, M. J., et S. L. Halpern. 2003. The evolution of androgenesis. *American Naturalist* 161:641-656.
- Mooney, H. A., et R. J. Hobbs. 2000. *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington D.C.
- Olden, J. D., N. LeRoy Poff, M. R. Douglas, M. E. Douglas, et K. D. Fausch. 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution* 19:18-24.
- 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.
- Pedersen, J. S., M. J. B. Krieger, V. Vogel, T. Giraud, et L. Keller. 2006. Native supercolonies of unrelated individuals in the invasive Argentine ant. *Evolution* 60:782-791.
- Pearcy, M., O. Hardy, et S. Aron. 2006. Thelytokous parthenogenesis and its consequences on inbreeding in an ant. *Heredity* 96:377-382.
- Queller, D. C. 2005. Males from Mars and females from Venus. *Nature* 435:1167-1168.
- Rahel, F. J. 2007. Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology* 52:696-710.
- Rey, O, A. Loiseau (2009) Characterisation of 21 novel microsatellite markers for the little fire ant *Wasmannia auropunctata*. Sous presse.
- Reznick, D., L. Nunney, et A. Tessier. 2000. Big houses, big cars, superfleas and the costs of reproduction. *Trends in Ecology & Evolution* 15:421-425.
- Rowe, G., T. J. C. Beebee, et T. Burke. 1999. Microsatellite heterozygosity, fitness and demography in natterjack toads *Bufo calamita*. *Animal Conservation* 2:85-92.
- Sakai, A. K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. Neil, I. M. Parker, J. N. Thompson, et S. G. Weller. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:305-332.
- Sax, D. F., et J. H. Brown. 2000. The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography* 9:363-371.
- Shoemaker, D. D., K. G. Ross, L. Keller, E. L. Vargo, et J. H. Werren. 2000. *Wolbachia* infections in native and introduced populations of fire ants (*Solenopsis* spp.). *Insect Molecular Biology* 9:661-673.
- Simon, J.-C., F. Delmotte, C. Rispe, et T. Crease. 2003. Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals. *Biological Journal of the Linnean Society* 79:151-163.
- Tennant, L. E. 1994. The ecology of *Wasmannia auropunctata* in primary tropical rainforest in Costa Rica and Panama. Pp. 80-90 in D. F. Williams, ed. *Exotic ants: biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, CO.
- Tsutsui, N. D., S. N. Kauppinen, A. F. Oyafuso, et R. K. Grosberg. 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.
- Vonshak, M., Dayan, T., Foucaud, J., Estoup, A., and 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..
- Vorburger, C. 2005. Positive genetic correlations among major life-history traits related to ecological success in the aphid *Myzus persicae*. *Evolution* 59:1006-1015.
- Walker, K. L. 2006. Impact of the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, on native forest ants in Gabon. *Biotropica* 38:666-673.

- Walsh, P. D., P. Henschel, K. A. Abernethy, C. E. G. Tutin, P. Telfer, et S. A. Lahm. 2004. Logging speeds little red fire ant invasion of Africa. *Biotropica* 36:637-640.
- Ward, P. S., S. G. Brady, B. L. Fisher, et T. R. Schultz. 2005. Assembling the ant "Tree of Life" (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecologische Nachrichten* 7:87-90.
- Weeks, A. R., et A. A. Hoffmann. 1998. Intense selection of mite clones in a heterogeneous environment. *Evolution* 52:1325-1333.
- Wenseleers, T., L. Sundström, et J. Billen. 2002. Deleterious *Wolbachia* in the ant *Formica truncorum*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269:623-629.
- Wetterer, J. K., P. D. Walsh, et L. J. T. White. 1999. *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae), a destructive tramp-ant, in wildlife refuges of Gabon. *African Entomology* 7:1-3.
- Wetterer, J. K., et S. D. Porter. 2003. The little fire ant, *Wasmannia auropunctata*: distribution, impact, and control. *Sociobiology* 42:1-41.
- Williams, G. C. 1975. Sex and evolution. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Zhou, W., F. Rousset, et S. O'Neill. 1998. Phylogeny and PCR-based classification of *Wolbachia* strains using *wsp* gene sequences. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 265:509-515.

**Figure 1 :** Schéma des différents types de système de reproduction chez *W. auropunctata*

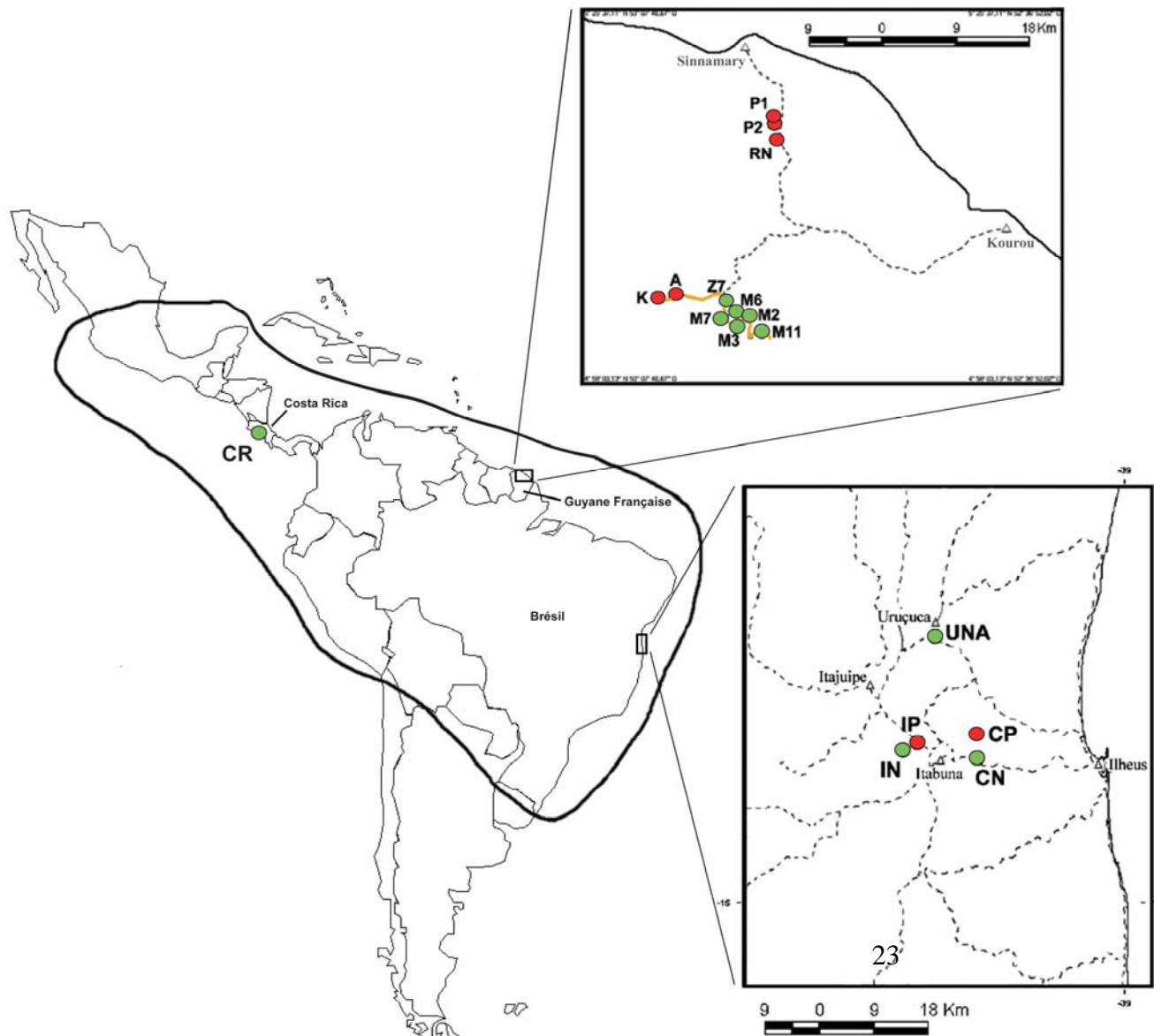
(d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.* , non publié)



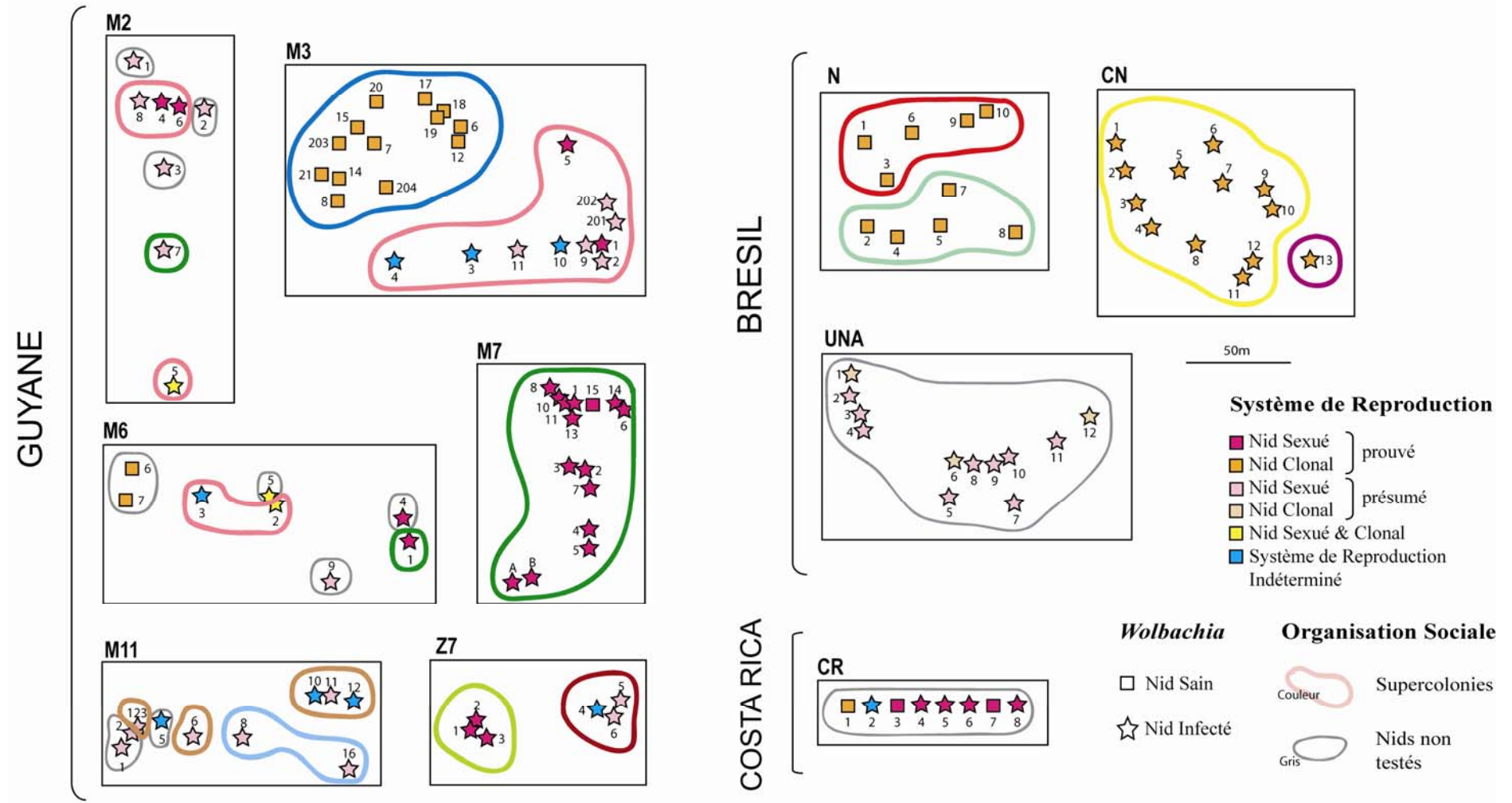
**Figure 2 :** Localisation des dix sites non-envahis et des sept sites envahis échantillonnés dans l'aire native de *W. auropunctata* (d'après Foucaud

2007 et J. Foucaud *et al.* , non publié)

Note : Les sites non-envahis et envahis sont marqués d'un point vert et d'un point rouge, respectivement.

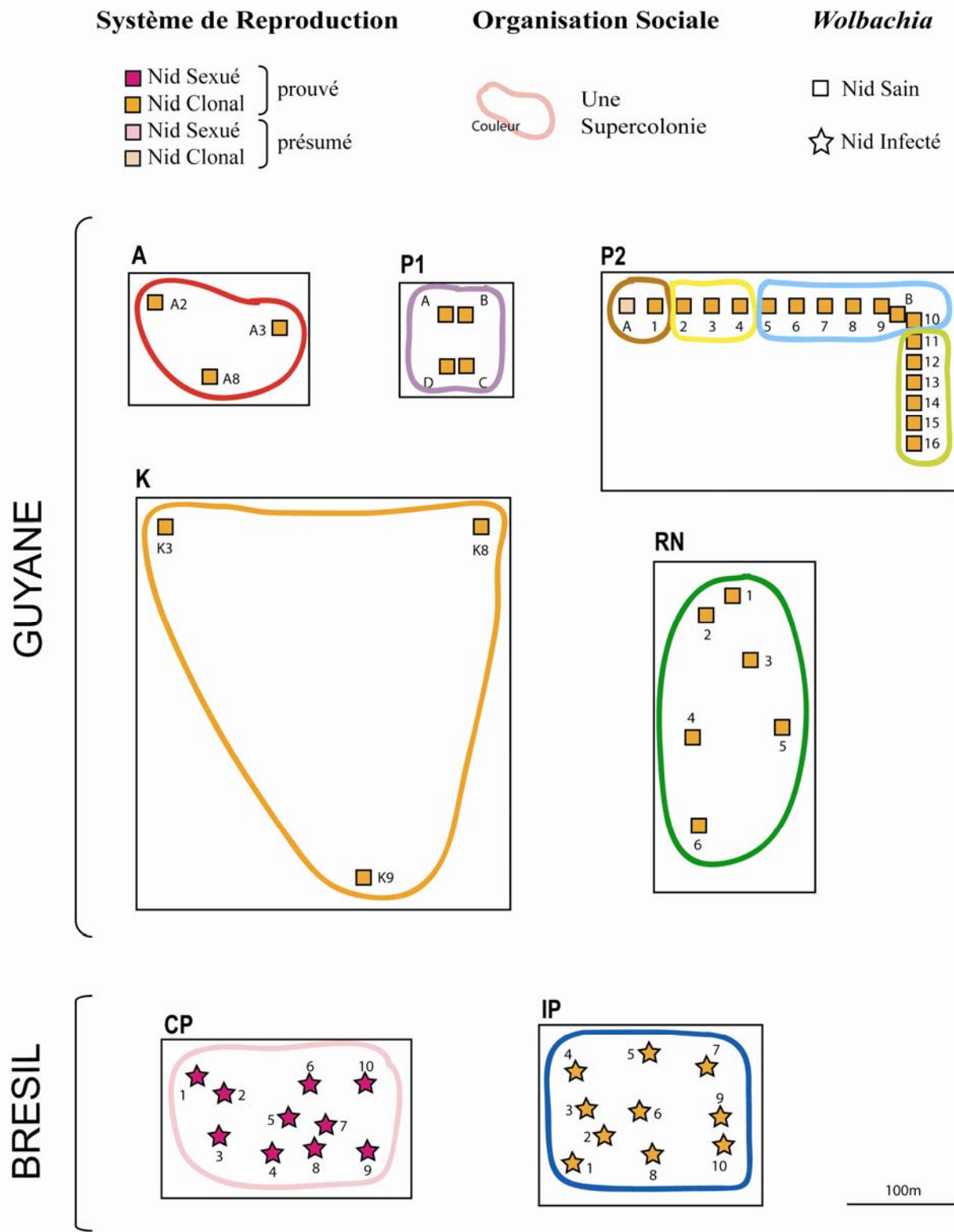


**Figure 3 :** Synthèse des études du système de reproduction, de l'organisation sociale et de l'infection par *Wolbachia* des zones non-envahies de l'aire native de *W. auropunctata*. (d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.*, non publié)





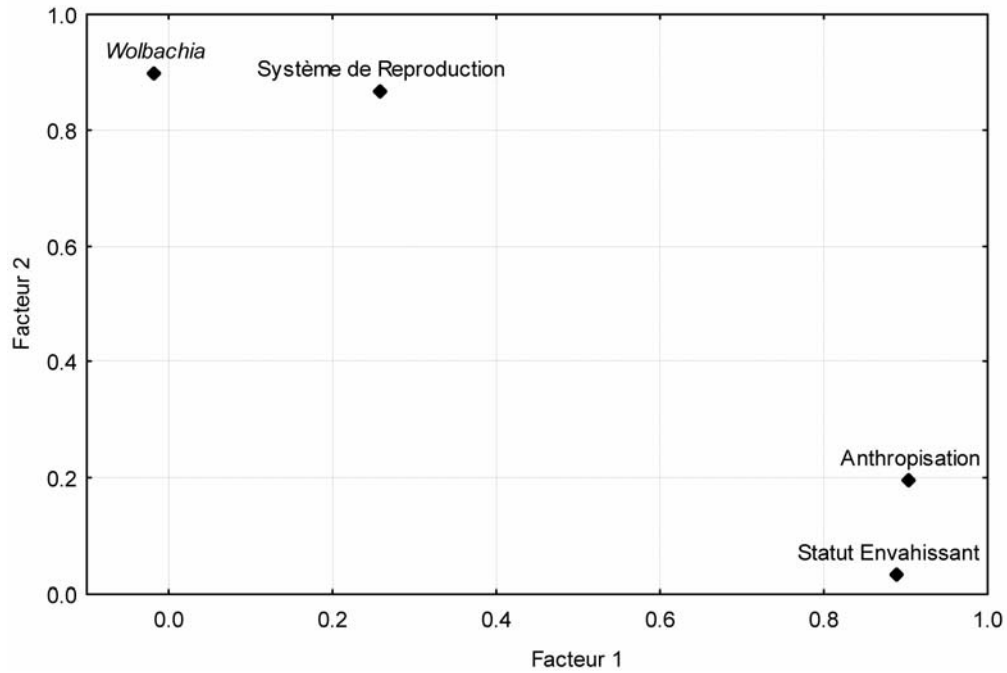
**Figure 4 :** Synthèse des études du système de reproduction, de l'organisation sociale et de l'infection par *Wolbachia* des zones envahies de l'aire native de *W. auropunctata*. (d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.*, non publié)



**Figure 5 :** Projection du statut envahissant, de l'anthropisation, du système de reproduction et de l'infection par *Wolbachia* sur le plan défini par les premier et second axes factoriels de l'AFC.

(d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.* , non publié)

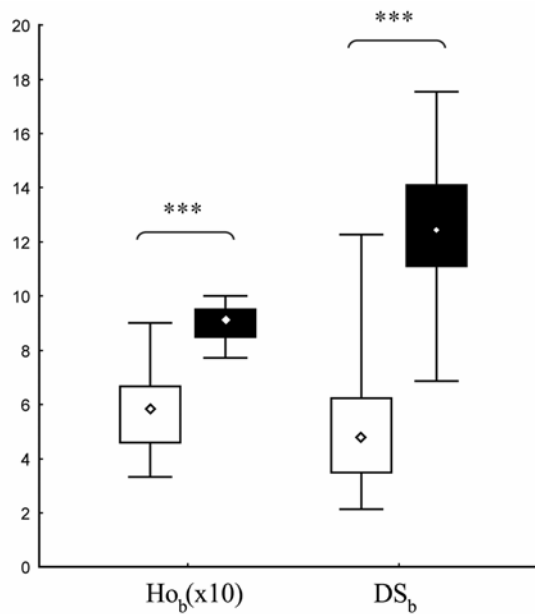
Note : Les facteurs 1 et 2 de l'analyse explique 42% et 40% de la variance totale du jeu de données, respectivement.



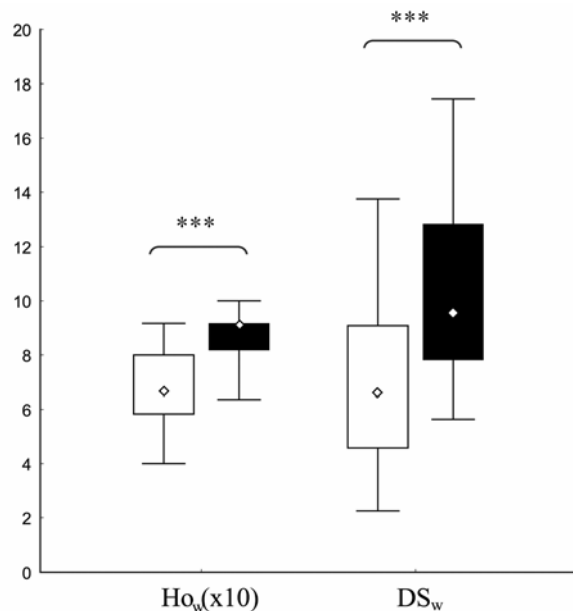
**Figure 6 :** Hétérozygotie observée et différence de taille allélique des couples sexués et clonaux (A) et des ouvrières des nids sexués et clonaux (B). (d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.*, non publié)

Note : Les individus ou couples d'individus sexués et clonaux sont représentés par des boîtes blanches et noires respectivement. Les losanges indiquent les moyennes, et les boîtes et les barres horizontales indiquent les percentiles 50% et 95%, respectivement. Les valeurs de  $H_o$  ont été multipliées par dix pour homogénéiser les échelles. \*\*\* correspond à  $p < 10^{-3}$ .

(A) Hétérozygotie observée ( $H_{ob}$ ) et différence de taille allélique ( $DS_b$ ) des couples sexués et clonaux



(B) Hétérozygotie observée ( $H_{ow}$ ) et différence de taille allélique ( $DS_w$ ) des ouvrières des nids sexués et clonaux



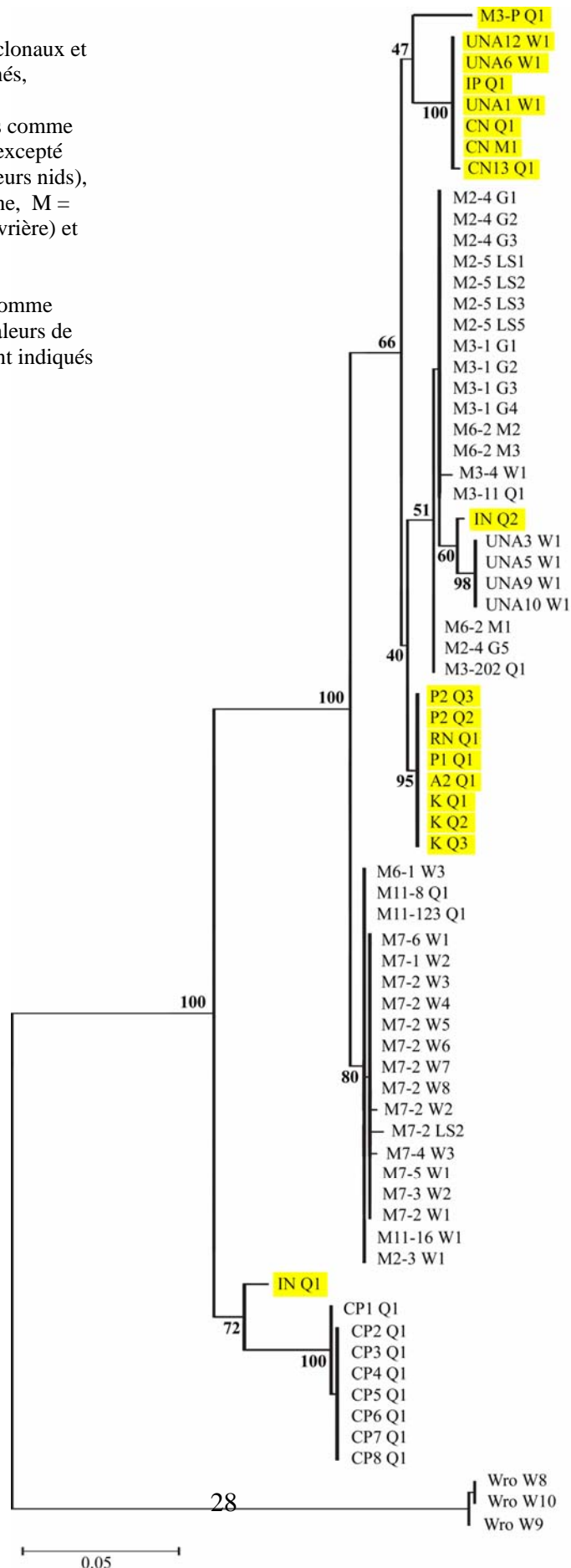
**Figure 7** : Arbre des haplotypes individuels du gène *COI* en Maximum de Vraisemblance. (d'après

Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.*, non publié)

Note : Les haplotypes d'individus clonaux et sexuels sont surlignés et non surlignés, respectivement.

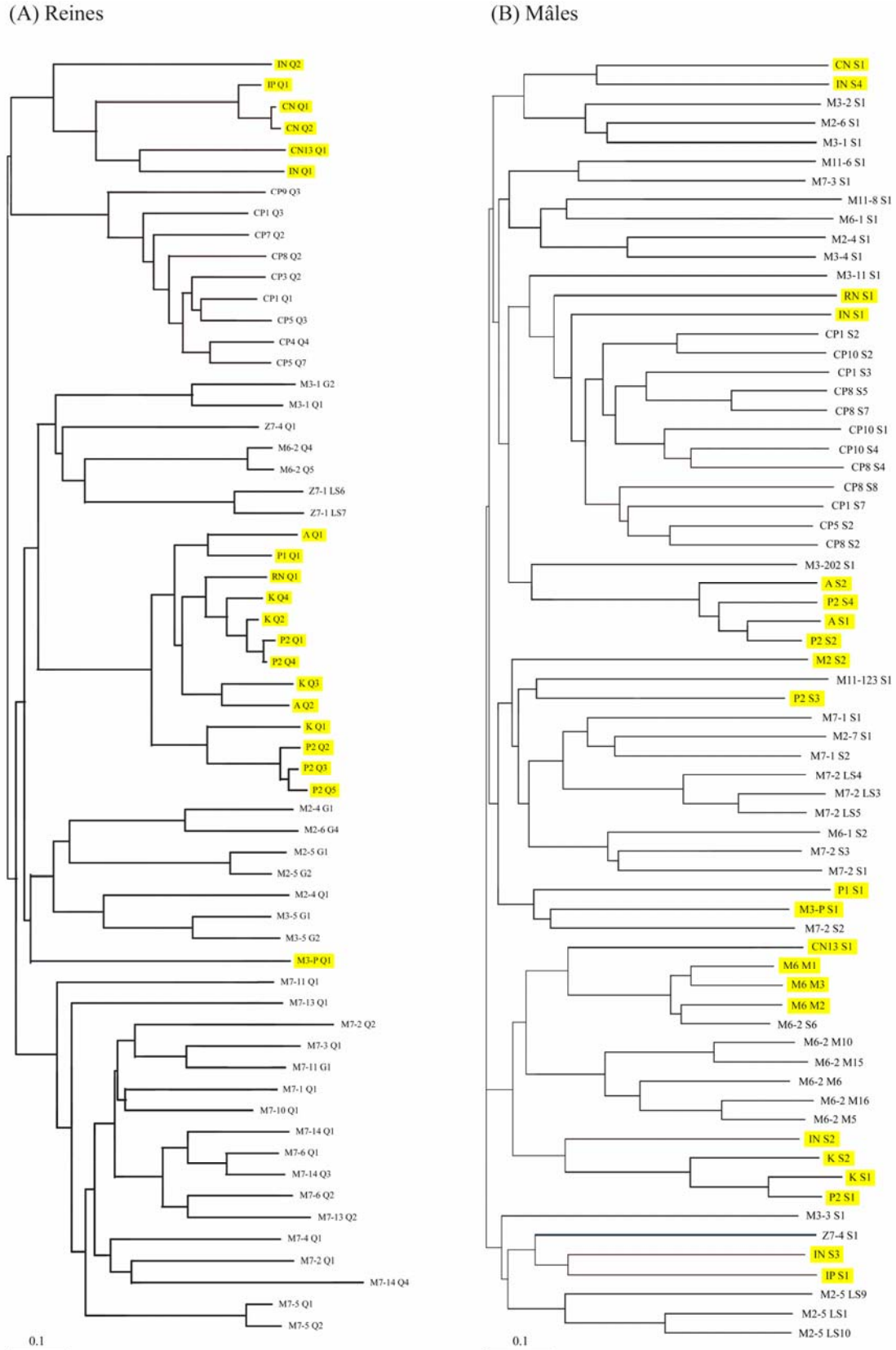
Les noms d'individus ont été codés comme suit : nom du site, numéro du nid (excepté pour les clones présents dans plusieurs nids), type d'individu (Q = reine, G = gyne, M = mâle, LS = larve de sexué, W = ouvrière) et numéro de l'individu.

Trois individus de l'espèce proche *Wasmannia rochai* ont été utilisés comme groupe externe (notés Wro). Les valeurs de bootstrap des principaux nœuds sont indiqués en gras.

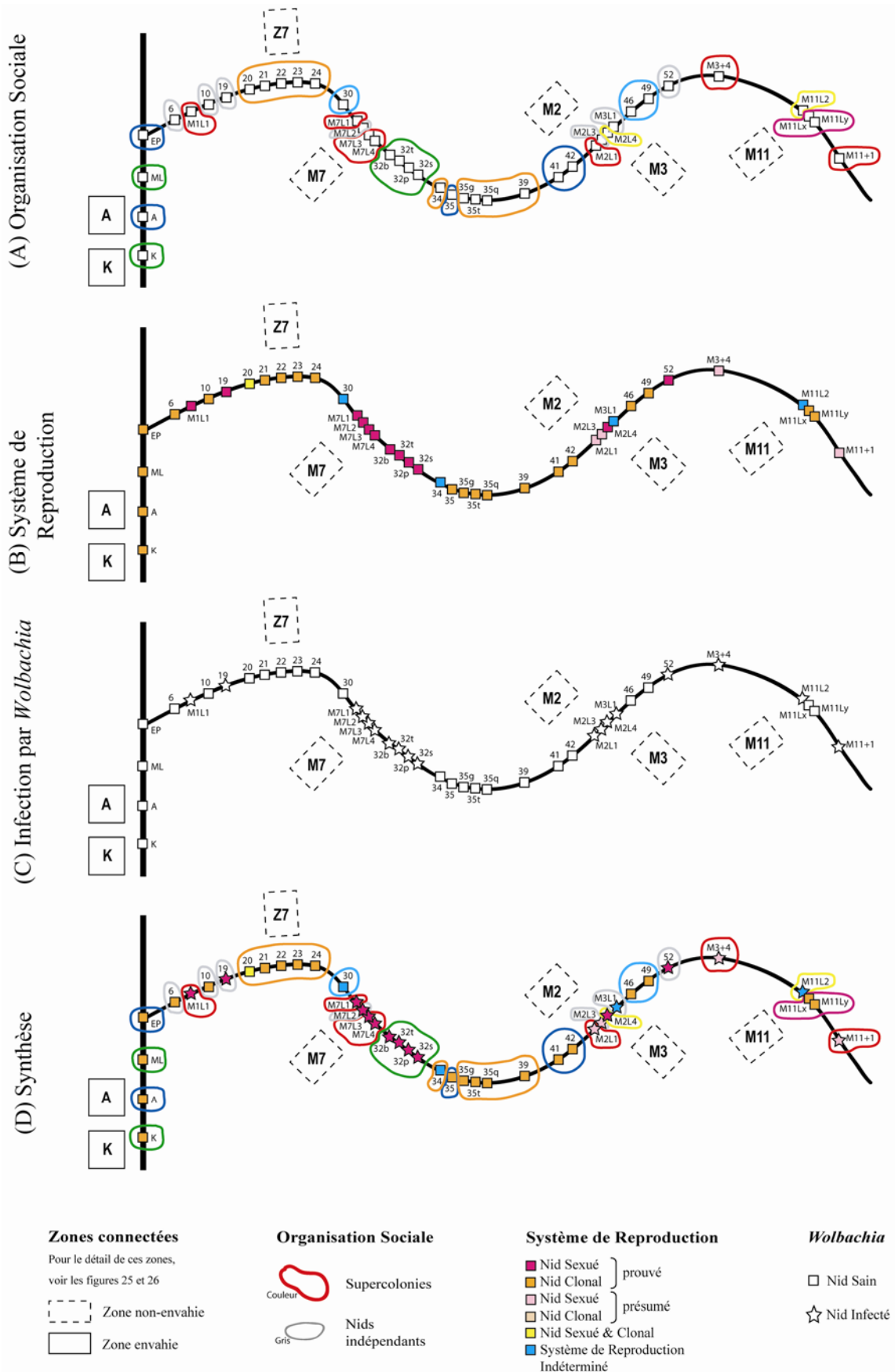


**Figure 8 :** Arbres NJ des génotypes microsatellites individuels des reines et mâles clonaux et sexués de l'aire native de *W. auropunctata*. (d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.*, non publié)

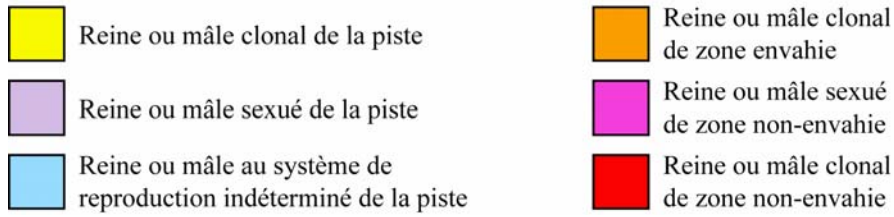
Note : Pour améliorer la lisibilité, tous les individus n'ont pas été représentés (l'interprétation reste inchangée pour un arbre incluant la totalité des individus génotypés). Les codes correspondent à ceux de la Figure 9.



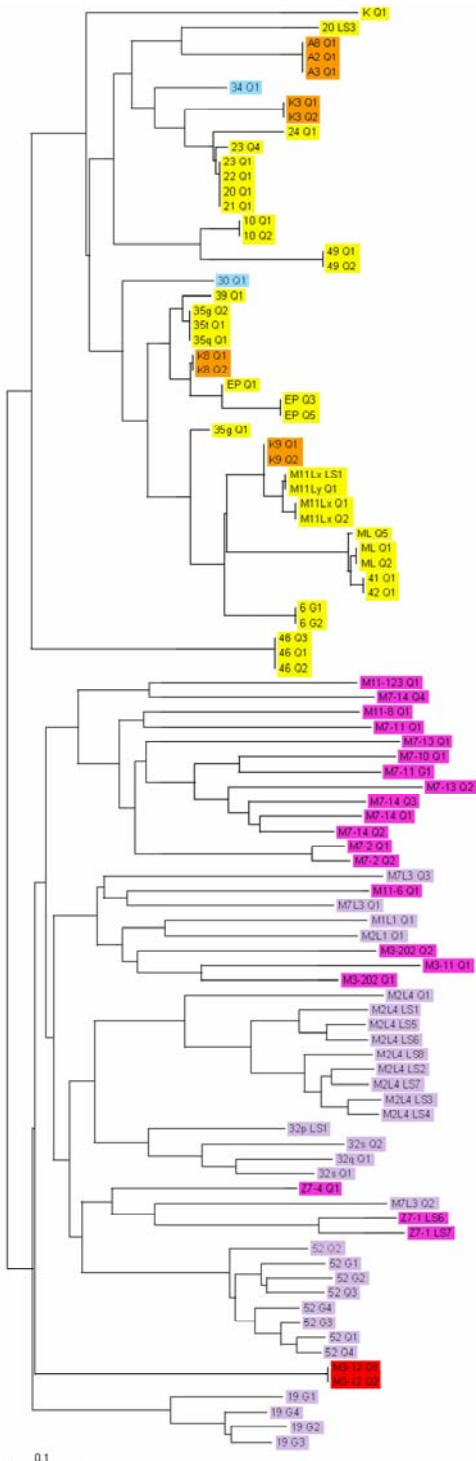
**Figure 9** : Schéma des résultats de l'étude de la zone de transition entre zones non-envahies et zones envahies. (d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.*, non publié)



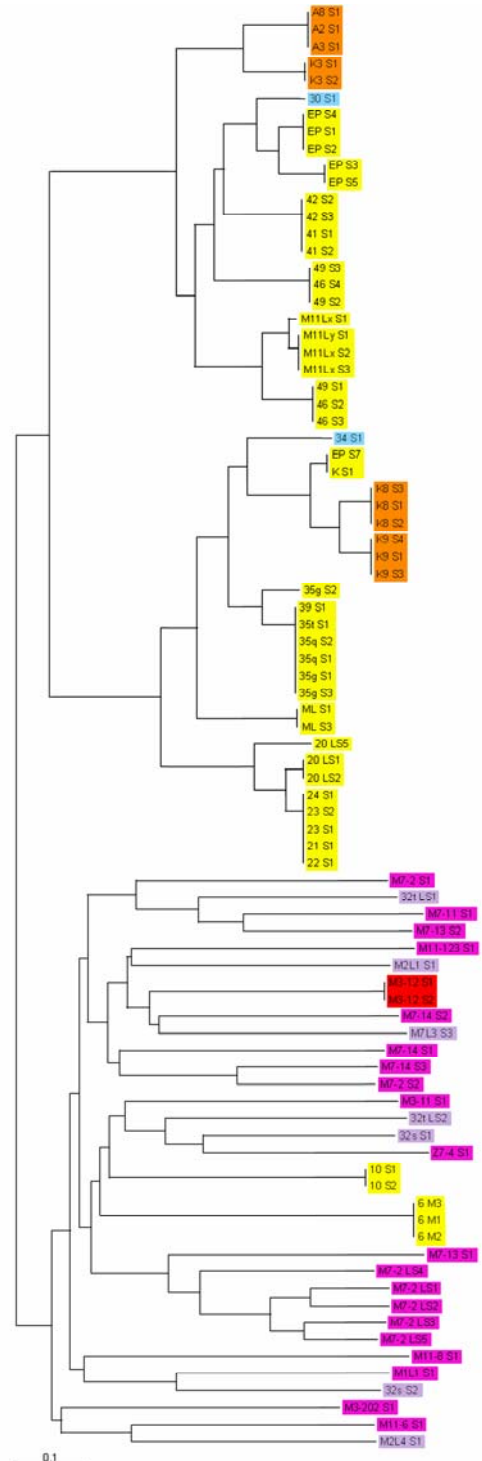
**Figure 10 :** Arbres NJ des génotypes microsatellites individuels des reines et mâles clonaux et sexués de la zone de transition et des zones envahies et non-envahies connectées. (d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.*, non publié)



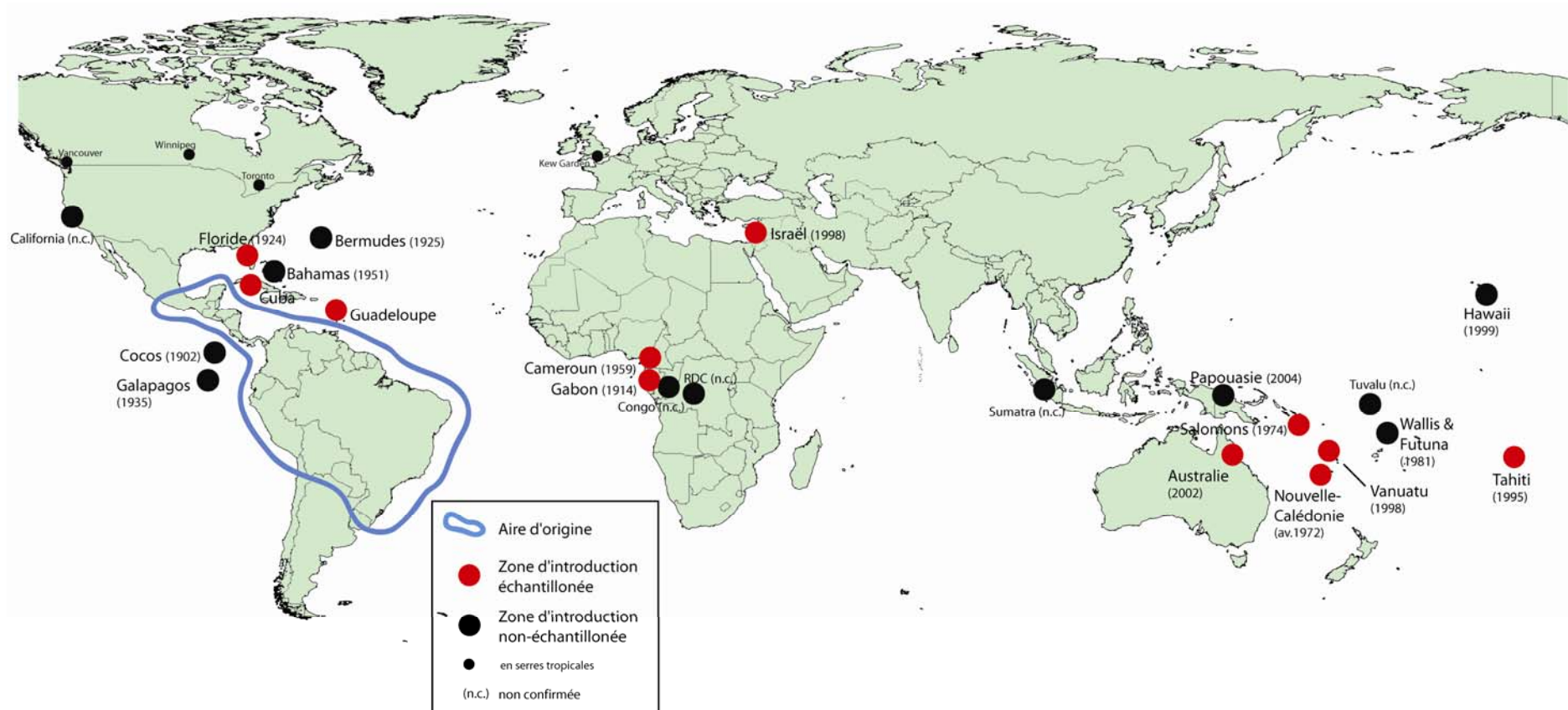
(A) Reines



(B) Mâles



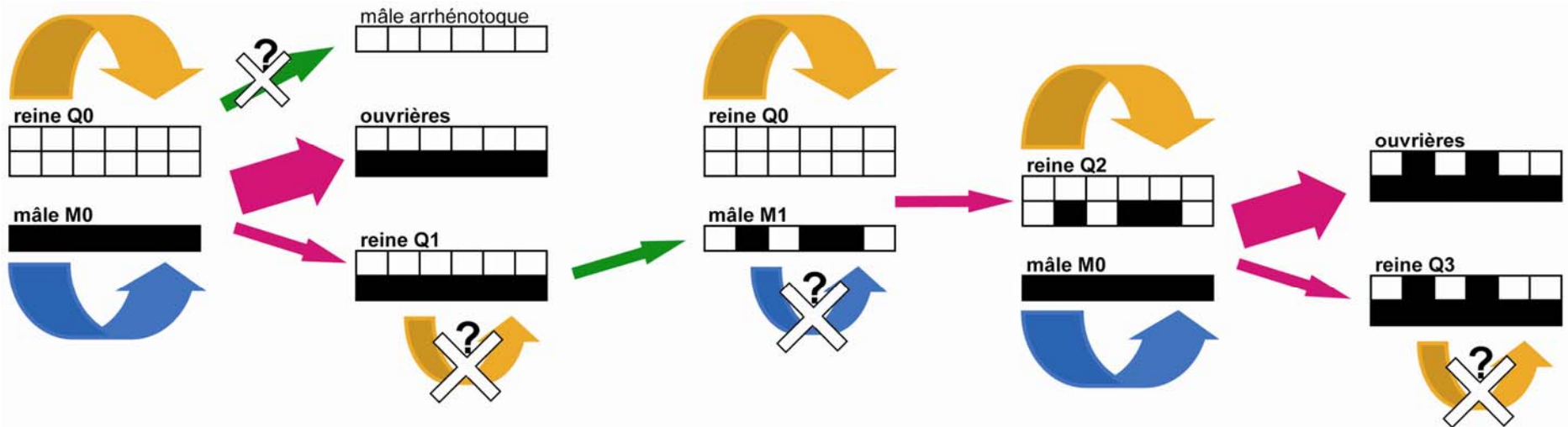
**Figure 11 :** Distribution de l'échantillonnage réalisé dans l'aire introduite de *W. auropunctata* (d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.*, non publié)





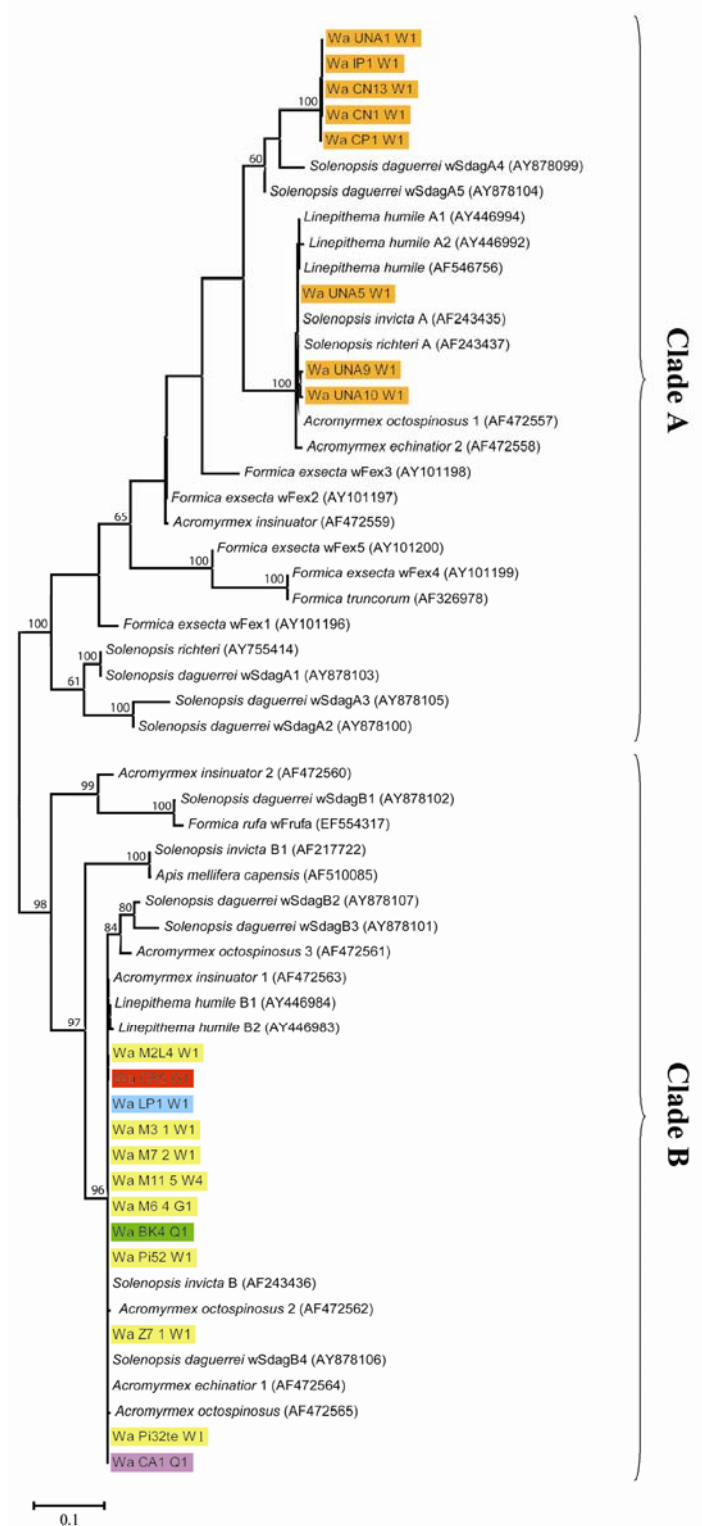
**Figure 12** : Schéma de la diversification des lignées de reines clonales par des évènements de reproduction sexuée, inféré à partir des données néo-calédoniennes. (d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.*, non publié)

Note : Les flèches de couleur indiquent les modes de reproduction. Les flèches épaisses et fines indiquent les évènements de reproduction fréquents et rares, respectivement. Les flèches barrées avec un point d'interrogation indiquent les évènements de reproduction jamais observés.

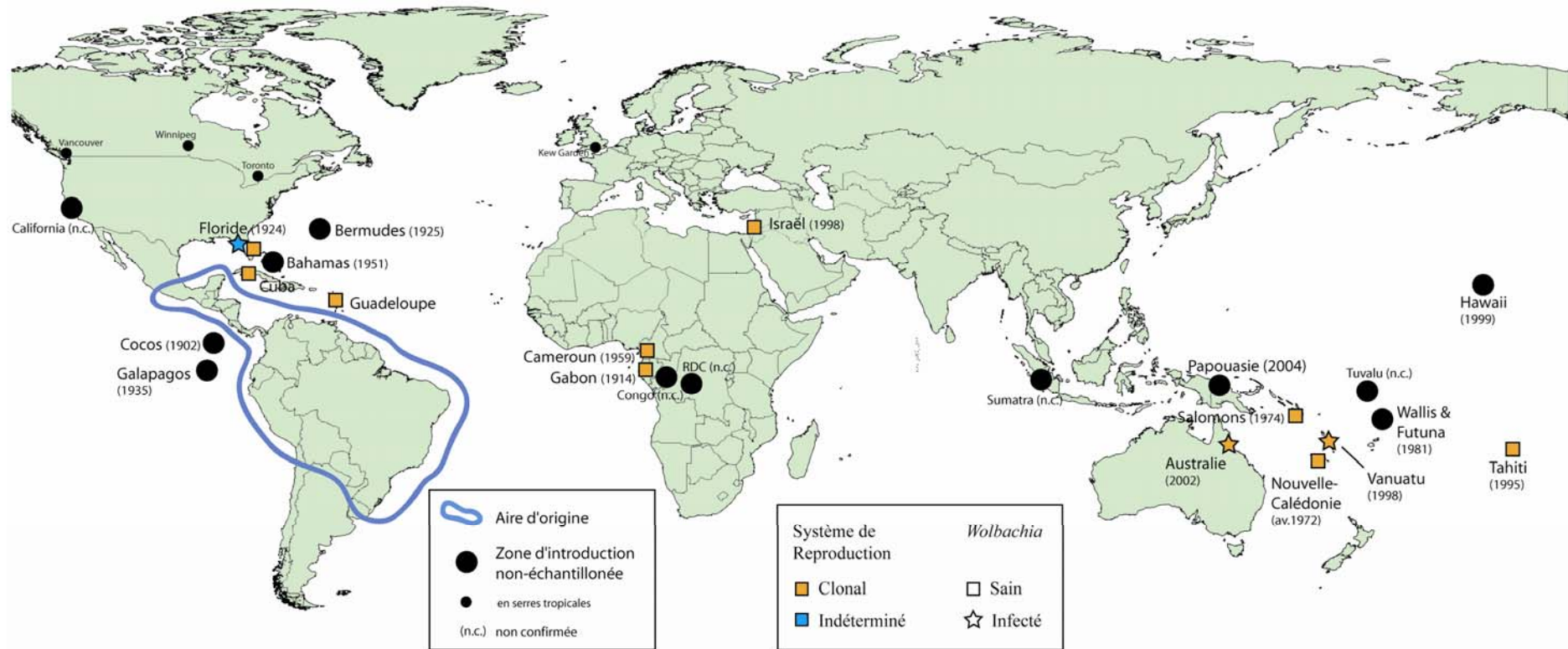


**Figure 13 :** Arbre phylogénétique des principales souches de *Wolbachia* infectant les populations natives et introduites de *W. auropunctata* et d'autres Formicidés sur la base du gène *wsp* en Maximum de Vraisemblance. (d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.*, non publié)

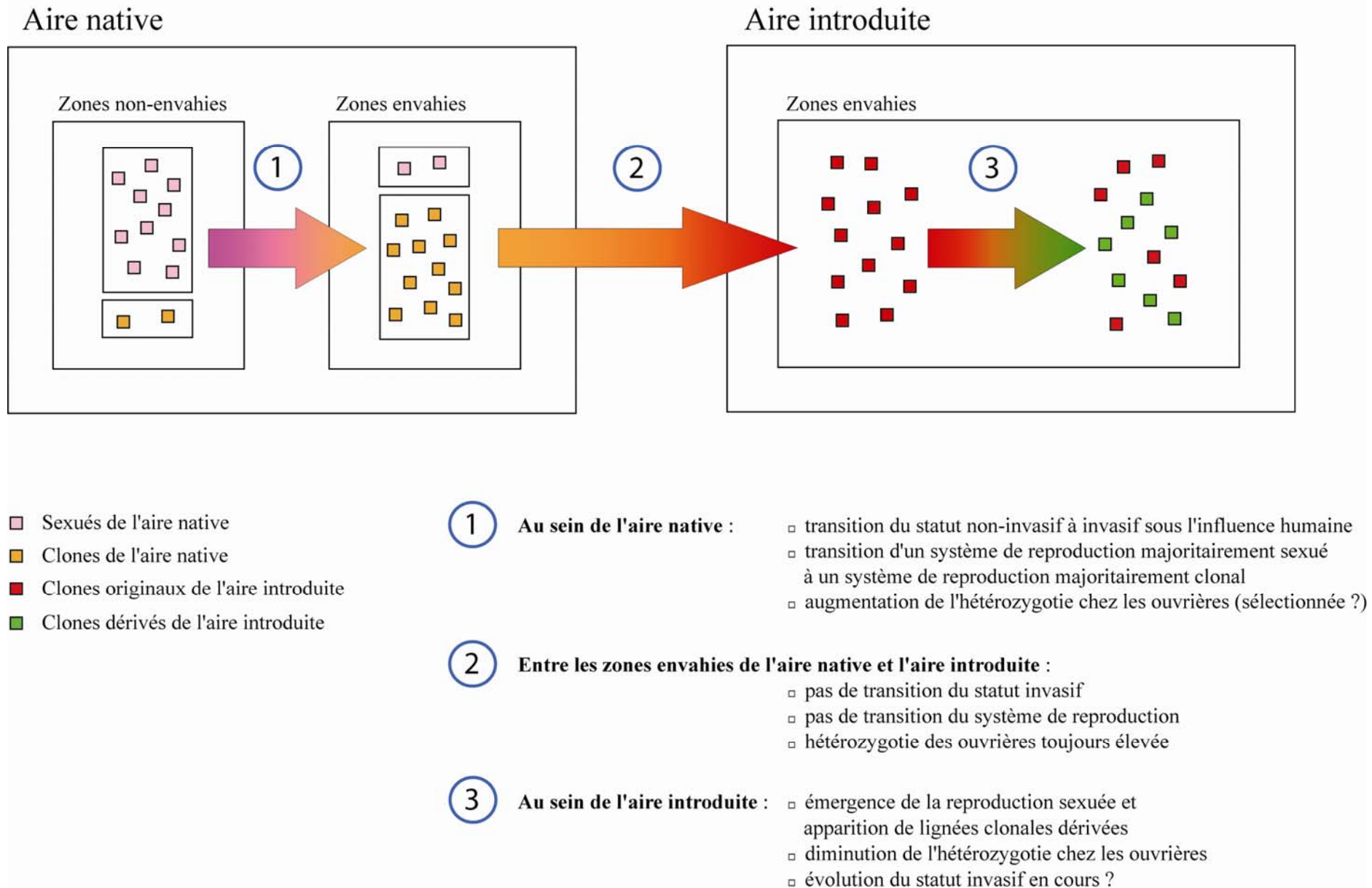
Note : Les haplotypes du gène *wsp* des souches de *Wolbachia* portées par des *W. auropunctata* sont surlignées avec les couleurs suivantes : jaune = Guyane, orange = Brésil, rouge = Costa Rica, bleu = Floride, vert = Vanuatu, violet = Australie. Les noms d'individus de *W. auropunctata* ont été codés comme suit : Wa puis nom du site, numéro du nid, type d'individu (Q = reine, G = gyne, W = ouvrière) et numéro de l'individu. Les haplotypes des souches de *Wolbachia* portées par les autres Formicidés (plus la souche portée par la sous-espèce thélytoque *Apis mellifera capensis*) ont été publiée sous GenBank, et leur numéro d'accèsion GenBank figure entre parenthèse. Les valeurs de *bootstrap* des principaux nœuds de l'arbre sont présentées lorsqu'elles dépassent le seuil de 50%.



**Figure 14 :** Synthèse des résultats obtenus dans l'aire introduite de *W. auropunctata*. (d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.*, non publié)



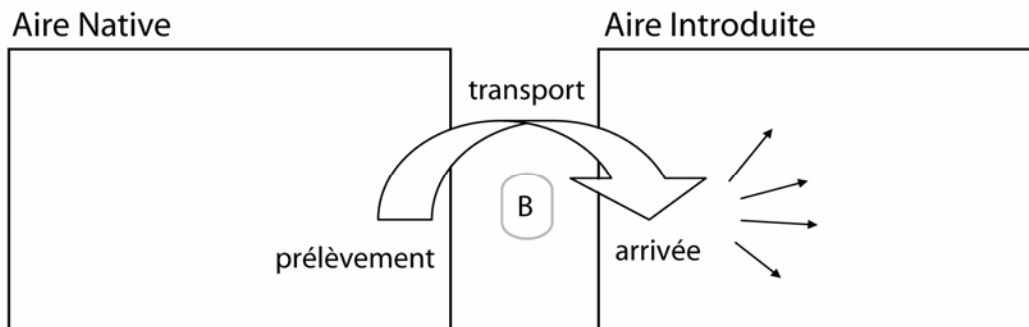
**Figure 15** : Schéma récapitulatif des principales étapes de l'invasion de *W. auropunctata*. (d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.*, non publié)



**Figure 16 :** Deux visions du déroulement des invasions biologiques dans le temps et l'espace

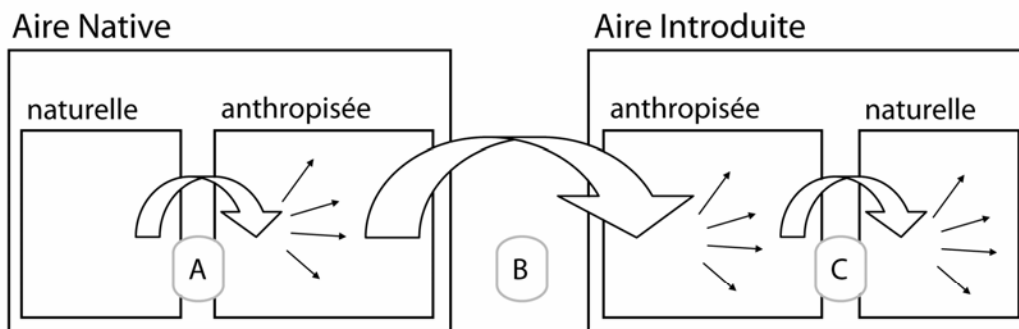
(d'après Foucaud 2007 et J. Foucaud *et al.* , non publié)

(A) Vision "classique" des invasion 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.