Master Ecologie, Evolution et Biométrie

Parcours Recherche

Université Claude Bernard Lyon 1

2012-2013

Rapport Bibliographique

La propagation secondaire des espèces invasives

Rapport Technique

Propagation secondaire de la fourmi invasive Lasius neglectus dans la vallée du Rhône

Jérôme GIPPET

Sous la Responsabilité de :

Bernard Kaufmann

UMR CNRS 5023-LEHNA
Laboratoire d'écologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés
Equipe : *Ecophysiologie, Comportement, Conservation*

Remerciements

Je remercie Bernard KAUFMANN pour m'avoir accueilli en stageS ces trois dernières années, m'avoir permis de travailler sur des thématiques qui m'intéressent et avec un modèle biologique que j'affectionne particulièrement. Merci pour les enseignements (qui sont allés de l'écologie à l'histoire de la religion) et les discussions (même (surtout ?) lorsqu'elles arrivent à dériver du côté de la science-fiction). Merci d'avoir été activement présent jusqu'au rendu de ce rapport. J'espère que nous continuerons à collaborer dans l'avenir, il y a toujours plus de boulot et de nouvelles questions, la science : c'est merveilleux !

Egalement un grand merci à mon homonyme, Jérôme PRUNIER, pour beaucoup de choses : d'abord le ilvoiement (il n'aurait jamais pensé que cela soit si communicatif), ensuite sa terriblement efficace formation ArcGIS, ses scripts magiques et toutes les analyses qu'il m'a permis d'effectuer, bref : toute l'aide, les connaissances et les conseils ! Merci pour ta générosité !

Merci à Julien GRANGIER !! Qui l'eut cru, un nouveau fourmicologue s'est infiltré dans l'équipe cette année ! Je ne serais certainement pas le seul à le remercier !! Merci pour tes nombreuses relectures, les discussions myrméco-théorico-logique qui m'ont grandement aidé, ton intérêt constant (malgré le surbookage) et toutes les connaissances et l'expérience dont tu m'as fait profiter !

Merci à Adeline DUMET pour le travail de fou qu'elle a effectué pour que je puisse avoir ces laborieuses données microsatellites ! Courage Adeline, tu vas t'en sortir, plus que 36592 fourmis à broyer, extraire, amplifier de 15 manières différentes, vérifier, envoyer, recommencer, mince... j'ai besoin des séquences propres dans 3 jours, merci !

Je voudrais également remercier Stéphane DRAY pour toute l'aide qu'il m'a apportée et le temps qu'il y a investi ainsi que Sylvain DOLEDEC pour avoir pris le temps de répondre à mes questions.

Je remercie également David EME et Jean-Paul LENA pour leur intérêt dans mon travail et leurs nombreux conseils.

Merci à l'équipe « Ecophysiologie, Comportement, Conservation ».

Bien sûr, tout cela n'aurait pas été réalisable sans le travail et l'énergie de Lubiana MISTLER, merci beaucoup Lulu (je n'ai pas trop eut le temps d'être sporadique cette année)! Merci à tous les stagiaires qui ont sillonnés la vallée du Rhône et les rues lyonnaises ! Je ne citerais pas les noms car j'ai trop peur d'oublier quelqu'un, mais pour avoir fait partie de la troupe, je sais que vous vous reconnaitrez !

Merci aussi à tous les étudiants et thésards du labo avec qui j'ai pu échanger ces dernières années : Loïc BREPSON, Thomas WARDZIAK, Mathieu TROÏANOWSKI, Emilien LUQUET, Karine SALIN, Cécile CAPDERREY, Loïc TEULIER, Alice MERLE, Théotime COLIN (merci pour les photos), Pierre LAYE ... la liste est longue, je remercie ceux que j'oublie de ne pas m'en tenir rigueur !

Je tiens à remercier tous les camarades qui se sont ou qui vont bientôt se disperser vers l'avenir, et avec qui j'espère avoir le talent de garder le contact ; en particulier Julie TOURY (*le petit monstre*) sans qui mon incapacité à prendre des notes en cours aurait pu avoir de plus graves conséquences (je savais qu'on allait bien s'entendre) ainsi que Pierre CHARRIER pour tous les bons moments et les partages qui resteront des souvenirs importants de ces dernières années.

Je remercie Stéphanie MERMET, qui m'a poussé, à travailler et hors du lit le matin, bien qu'elle soit toute petite. Merci de partager les bons et les mauvais moments avec moi, merci d'être là et d'envisager les projets futurs avec moi !

Je remercie ma mère, pour m'avoir appris qu'on ne renonce jamais.

I. Introduction

L'introduction d'organismes vivants dans des habitats avec lesquels ils n'avaient jamais été en contact est une constante de l'histoire de l'humanité, par exemple avec l'introduction du dingo en Australie il y a plus de 5000 ans (Oskarsson et al. 2012). Ce phénomène d'invasion biologique s'est accéléré et amplifié avec l'essor exponentiel des échanges commerciaux de la deuxième moitié du XXème siècle, ainsi le nombre de plantes introduites en Europe suit, par exemple, une courbe exponentielle à l'échelle du siècle (Lambdon et al. 2008). Ces invasions ont été décrites comme une des principales causes de la dégradation des habitats, de l'érosion de la biodiversité, des changements de fonctionnement des écosystèmes et de la facilitation d'établissement d'autres espèces invasives (Davis, 2009, Simberloff 1992). Ajouter à ces impacts environnementaux les problèmes majeurs causés à la santé et à l'économie des sociétés humaines, chiffrés annuellement pour les Etats-Unis à 120 milliards de dollars (Pimentel et al. 2005) permet de bien comprendre l'intérêt de lutter contre les invasions. L'éradication d'une population établie est cependant un travail difficile, souvent impossible, et très couteux (Ficetola et al. 2007). La prévention de l'introduction d'espèces à risques est désormais considérée comme la méthode de lutte la plus pertinente (Alpert et al. 2000, Krushelnycky et al. 2004) qui nécessite l'étude des mécanismes impliqués dans l'invasion est primordiale. En effet, la compréhension des facteurs déterminant le succès invasif peut permettre de limiter le nombre et les effets des invasions, que ce soit par la caractérisation des espèces ou des habitats à risques (Alpert et al. 2000), des voies et des vecteurs d'introduction (Wilson et al. 2009) ou bien par l'identification des moyens de lutte appropriés. L'écologie des invasions biologiques est encore aujourd'hui une discipline complexe du fait d'un manque de généralisation des travaux, entre étude des invasions végétales et animales par exemple. De nombreux auteurs proposent cependant, et depuis longtemps, une unification des concepts et des terminologies, par exemple Elton (1958), Blackburn et al. (2011) ou Davis (2009). Parmi les généralisations proposées au sujet des invasions biologiques, les considérer comme un processus comprenant trois étapes principales (transport, établissement et propagation secondaire), est aujourd'hui largement admis (Lockwood et al. 2013).

Dans cette synthèse, nous discuterons de l'ultime étape du processus invasif : la propagation secondaire, en adoptant des termes et des concepts généraux. Notre objectif sera de décrire précisément ce processus ainsi que l'intérêt et les difficultés de son étude.

II. Le processus d'invasion biologique

Le processus d'invasion biologique a été décrit comme une succession d'étapes (Williamson 1996, Kolar & Lodge 2001). Selon les auteurs, la nature de ces étapes et leur nombre diffèrent (Davis 2009), mais on retrouve généralement les trois phases suivantes : introduction, établissement et propagation secondaire (Freckleton et al. 2006). D'autres écologistes ont plutôt adopté la vision de Richardson et al. (2000), décrivant l'invasion comme une série de filtres qu'une espèce doit passer pour devenir invasive. Blackburn et al. (2011) unifient ces deux cadres théoriques : ils replacent les barrières entre chaque étape (Figure 1) et permettent ainsi une vision plus globale des concepts expliquant le processus invasif.

L'introduction d'espèces dans de nouvelles régions est très souvent le résultat des activités humaines. Elle correspond à une dispersion en dehors des barrières géographiques constituant les limites de la zone de répartition naturelle d'une espèce. De nos jours, le commerce international apparaît comme l'un des plus importants vecteurs d'espèces non natives (Ruiz & Carlton 2003c). Une corrélation positive est d'ailleurs souvent observée entre la quantité d'échange commerciaux et le nombre d'événements d'introduction dans une région (Semmens et al. 2004). Une augmentation des échanges provoquera ainsi une augmentation des introductions d'espèces de deux manières : 1) en augmentant le nombre d'espèces introduites, 2) en augmentant le nombre d'introductions de la même espèce ce qui intensifie la pression de propagules (aussi appelée « effort d'introduction »), accroissant la probabilité d'établissement (Lockwood et al. 2005).

L'établissement d'une espèce non-native est défini comme sa persistance dans le nouvel environnement, c'est-à-dire sa survie et sa capacité à s'y reproduire. Cela passe par quatre conditions essentielles : tolérance des conditions abiotiques de l'environnement, capacité à accéder aux ressources nécessaires à sa maintenance, sa croissance et sa reproduction, capacité à trouver un partenaire sexuel, et survie pré-reproduction (Davis 2009). Les traits d'histoire de vie auront donc une importance cruciale dans le succès d'établissement d'un organisme dans un nouvel environnement (Alpert et al. 2000).

La dernière phase de l'invasion se joue en termes d'expansion spatiale de la population introduite dans le nouvel environnement. Certaines espèces introduites et établies ne dispersent pas, restant inféodées à leur point d'introduction : elles sont alors dites « non invasives ». D'autres dispersent de manière plus ou moins importante, ce sont les espèces dites invasives (Kolar and Lodge 2001). Bien que les événements d'introduction soient

relativement rares et localisés, une espèce introduite une seule fois en un point pourra potentiellement envahir tout l'environnement par propagation secondaire. Cette phase présente deux modalités: dispersion et persistance, toutes deux dépendantes de l'interaction entre l'organisme invasif et son nouvel environnement.

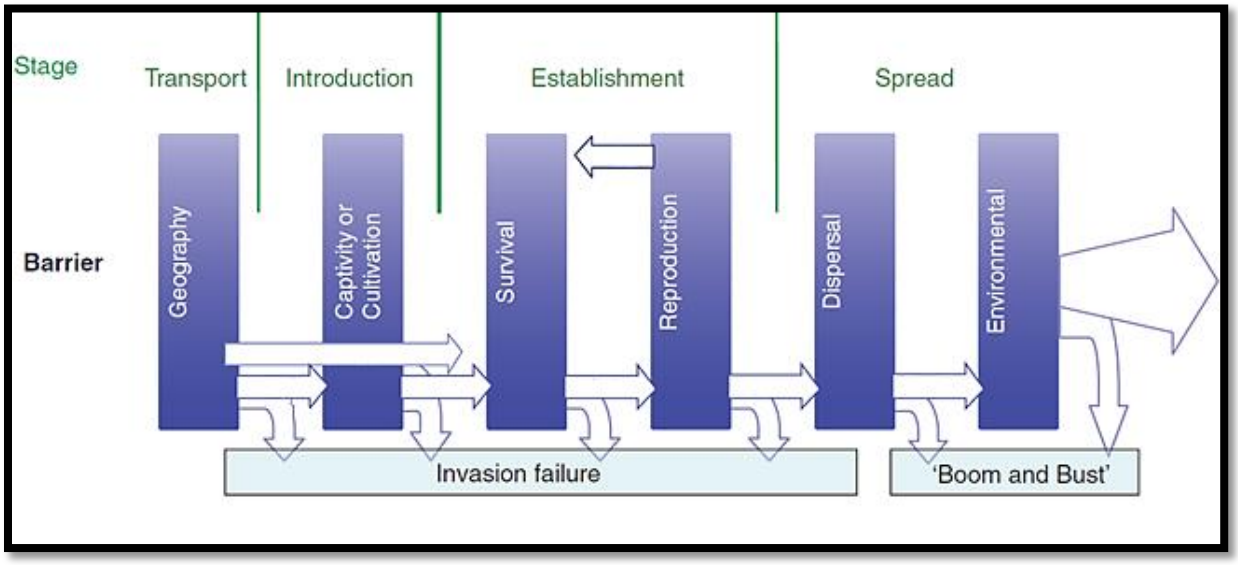


Figure 1 : Représentation schématique du processus invasif. En vert : les étapes de l'invasion ; en bleu : les filtres environnementaux (modifié de Blackburn et al. 2011).

III. Les étapes de la propagation secondaire

III.1. **Dispersion**

La dispersion est le processus par lequel un organisme se déplace (activement ou passivement) dans l'espace (Vellend 2010). Ce processus est désormais reconnu comme un mécanisme primordial en écologie des communautés (Vellend 2010) et apparait donc comme l'un des principaux déterminants du succès invasif (Krushelnycky et al. 2004). Les mécanismes de dispersion sont particulièrement importants car ils déterminent la pression de propagules (propagule pressure) et la distance de dispersion, paramètres fortement liés au succès invasif (Davis 2009). Après un événement de dispersion à longue distance, généralement lié aux activités humaines, les espèces introduites et établies vont continuer à disperser dans le nouvel environnement. Les mécanismes de dispersion peuvent être autonomes (« naturels ») ou dépendre de l'Homme et vont fortement influencer le degré de propagation des espèces invasives dans le nouveau milieu (Rabitsch 2011).

III.1.a. Dispersion naturelle

La dispersion naturelle des espèces invasives dépend fortement des traits d'histoire de vie de ces dernières. Certaines espèces sont capables d'envoyer des propagules à plusieurs centaines de kilomètres (Sorensen 1986) tandis que d'autres ne progressent que de quelques mètres par génération. De plus, leur capacité à disperser par elle-même dans un milieu donné dépend des interactions qu'elles entretiennent avec le milieu, que ce soit au niveau abiotique (p. ex. préférences thermique et hygrométrique, rythme saisonnier ou corridors) ou biotique (interactions avec les autres espèces présentes). La dispersion peut se faire de manière active (p.ex. déplacement terrestre ou aquatique) ou passive (p.ex. anémochorie, hydrochorie ou zoochorie). On peut donc s'attendre à ce que la capacité de dispersion, qui inclut distance de dispersion et quantité de propagules d'une même espèce invasive soit différente selon le milieu envahi. *Annona glabra*, arbuste invasif en Australie en est une bonne illustration : les fruits de cette espèce sont généralement dispersés par les cours d'eau, toutefois, Wescott et al (2008) montrent que, dans les zones où le Casoar à casque (*Casuarius casuarius*) est présent, ce dernier constitue un mécanisme nouveau de dispersion des fruits. Ce mode de dispersion permet à la plante invasive de disperser vers l'amont mais également de s'éloigner de plus de 5 km des rivières. Cheptou et al. (2008) montrent que le type de milieu influence l'évolution de traits de dispersion chez l'espèce végétale *Crepis sancta*. Cette plante présente en effet deux types de graines : des graines légères à dispersion anémochores et des graines lourdes dont la distance de dispersion est limitée. Les individus poussant en milieu urbain dense produisent des graines lourdes en plus forte proportion que les individus de milieu rural, faisant apparaitre qu'il y a, en milieu urbain, un avantage sélectif à disperser à courte distance afin de rester dans l'habitat d'origine (l'asphalte étant le substrat dominant à moyenne distance). L'évolution rapide des capacités de dispersion a également été observé dans le nord-est australien, où Phillips et al. (2006) montrent que la vitesse de colonisation du milieu par le crapaud buffle (*Bufo marinus*) est passée en 50 ans, de 10 à 50 km par an. Ceci vient d'une augmentation rapide de la taille des pattes postérieures des crapauds au niveau du front d'invasion. Phillips a nommé ce phénomène « olympic village effect » : les individus avec les plus grandes pattes se retrouvent ensemble au niveau du front d'invasion, car ils se déplacent plus vite, et par conséquent, se reproduisent ensemble.

III.1.b. Dispersion d'origine humaine

Si le phénomène de dispersion à longue distance d'espèces par l'être humain est aujourd'hui bien connu et largement documenté (Hulme et al. 2008, Ascunce et al. 2011), il existe également de nombreuses preuves du rôle des activités humaines dans la dispersion post-établissement des espèces invasives au sein de la zone d'introduction (King et al. 2009, Johnson et al. 2006).

Le transport d'espèces par les activités humaines a d'autant plus d'impact qu'il peut permettre à des espèces étant incapables de disperser par elles-mêmes dans le nouvel environnement de se répandre et de devenir invasives. Elle peut également créer des corridors à travers des milieux naturellement « rugueux », limitant la dispersion naturelle. Les environnements montagneux par exemple, sont moins susceptibles aux invasions du fait de l'altitude, des conditions abiotiques extrêmes, de l'isolement et des faibles densités humaines. C'est dans ce type d'environnement, dans les Andes équatoriennes, que Crespo-Pérez et al. (2011) décrivent une relation directe entre la réhabilitation de sections routières et l'arrivée et la propagation de la teigne de la pomme de terre (*Tecia solanivora*). Cette observation est d'autant plus intéressante que cette teigne invasive s'avère posséder de faibles aptitudes au vol, et par conséquent, des capacités de diffusion naturelle très réduites. Le rôle des routes dans la dispersion secondaire des espèces invasives peut également intervenir indépendamment du trafic (c.à.d. le nombre de véhicules par jour). En effet, dans les milieux très fragmentés comme les habitats urbains, les routes constituent de véritables corridors qui augmentent la distance de dispersion anémochore des samares d'*Ailanthus altissima* (Kowarik & Lippe 2011). Ces résultats contribuent à mettre en évidence que la propagation des espèces invasives peut être facilitée, et parfois même conduite, par la pénétration des réseaux routiers, puisqu'ils réduisent l'isolement naturel et la faible connectivité de certains milieux (Pauchard et al. 2009). Les milieux aquatiques sont également le théâtre de déplacement d'origine humaine de nombreuses espèces invasives, la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*) par exemple, remonte les rivières et passe d'un bassin versant à l'autre en se fixant sur les bateaux de plaisance (Johnson et al. 2006).

Ascunce et al. (2011) montrent, en étudiant l'histoire invasive de la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, originaire d'Amérique du Sud, que c'est une première introduction, au siècle dernier, aux Etats Unis qui est la source de toutes les introductions consécutives (par exemple en Australie, en Chine et aux Caraïbes). Ce phénomène a été nommé « invasive bridgehead effect », en Français « effet de tête de pont invasive » (Lombaert et al. 2010).

Les conditions environnementales au point d'arrivée sont primordiales et déterminent, avec la pression de propagules, la capacité d'une espèce à persister dans le nouveau milieu, un élément essentiel de l'invasion.

III.2. Persistance

Après un évènement de dispersion, la possibilité pour une espèce invasive de coloniser une nouvelle zone dépend de sa capacité à y persister, c'est à dire à y survivre et à s'y reproduire. Ceci va dépendre des conditions environnementales ainsi que des traits d'histoire de vie de l'espèce invasive (Leung & Mandrak 2007).

La persistance d'une espèce est définie par sa niche écologique, caractéristique de chaque espèce. De nombreux facteurs environnementaux peuvent participer à sa définition qu'ils soient abiotiques comme le climat, l'altitude, l'exposition, la pente ou encore l'accessibilité à l'eau (Hirzel et al. 2002, Loo et al. 2008, Higgins et al 1999), et ou biotiques comme les prédateurs et parasites, les communautés d'espèces natives et non-natives déjà établies (Roura-Pascual et al. 2011), les ressources alimentaires (Paris 2005) ou encore le type paysager (par ex. forêt, prairies ou zone agricole ; Bertolino et al. 2010).

De nombreuses publications mettent en évidence l'importance des facteurs climatiques dans le succès d'établissement des espèces invasives (Thuiller et al. 2010, Ficetola et al. 2007). Toutefois, la propagation secondaire s'opérant à une échelle plus faible que les événements d'introduction, sauf pour le cas particulier des « invasive bridgehead effect », la prise en compte de facteurs plus détaillés est souvent nécessaire dans l'étude de la persistance des espèces invasives (Bertolino et al. 2010, Roura-Pascual 2007).

Il est ainsi théoriquement possible de définir une aire « envahissable », qui constitue un premier pas vers la prédiction de l'expansion de l'invasive mais ne donne pas d'information sur la vitesse de colonisation (Ficetola et al. 2007). L'être humain joue également un rôle important dans la persistance des espèces invasives et leur expansion dans le milieu envahi. Ainsi, la fragmentation des habitats, l'agriculture (Crespo-Perez et al. 2011, Hirzel et al. 2002), l'apport de nutriments en grande quantité ou encore le phénomène d'îlots de chaleur urbaine (Heisler & Brazel 2010) permettent à de nombreuses espèces de se maintenir alors qu'elles en sont incapables en milieu naturel (*Tapinoma melanocephalum,* Wetterer 2009a). La définition de la niche climatique des espèces invasives est un sujet récurent de la littérature, notamment dans un contexte de changement climatique et d'anthropisation du milieu (Roura-Pascual, 2007).

IV. Etudier la propagation secondaire

IV.1. **Distribution géographique des espèces invasives**

La compréhension des processus inhérents à la propagation secondaire passe souvent par l'étude des distributions géographiques observées des espèces invasives. Les études de distributions peuvent être basées soit sur des présences seules, soit sur des informations de présence/absence. Cette distinction est importante car elle détermine généralement le choix de la méthode d'analyse ou SDM, pour « Species Distribution Models » (Elith & Leathwick 2009). La présence d'une espèce à un endroit donné est le résultat d'un événement de dispersion et d'un temps de persistance. L'absence d'une espèce est quant à elle, plus difficile à interpréter car elle peut avoir plusieurs causes : 1) le milieu est impropre à la persistance de l'espèce, 2) le milieu est favorable mais l'espèce n'y est pas arrivée, 3) l'espèce est présente mais elle n'a pas été détectée (Hirzel et al. 2002). Dans le cas des invasions biologiques, les données d'absences sont d'autant moins fiables que l'espèce n'est généralement pas à l'équilibre dans l'environnement, c'est-à-dire qu'elle n'a pas encore colonisé toutes les zones potentiellement favorables à sa persistance.

Les SDM sont très souvent utilisés pour modéliser la niche écologique des espèces (Calenge 2006, Roura-Pascual 2007) mais permettent également d'intégrer des informations de dispersion essentielles pour comprendre les processus écologiques s'appliquant aux invasions biologiques (Iverson et al. 2009, Hooten et al. 2007). Les SDM présentent deux types d'usages : l'explication et la prédiction. Expliquer les facteurs responsables des distributions a été le premier rôle des SDM (Elith & Leathwick 2009) avant que la sophistication des outils et l'accessibilité de grandes quantités de données environnementales ne permette de les utiliser dans le but de prédire les distributions (Guisan & Zimmermann 2000), que ce soit en tant qu'extrapolation au sein de la zone d'étude, dans le temps, ou encore dans de nouvelles zones géographiques non échantillonnées (Elith & Leathwick 2009). Les SDM nécessitent l'usage de cartes de données environnementales, ces cartes étant généralement définies par leur grain et leur étendue, paramètres extrêmement dépendants de l'échelle à laquelle les distributions sont étudiées. Le grain réfère à la résolution spatiale la plus faible d'un jeu de données (taille du pixel), et l'étendue constitue la taille de la zone d'étude (Roura-Pascual 2007). La prise en compte de l'échelle spatiale est ainsi primordiale dans l'étude des distributions des espèces invasives.

IV.2. **Echelle spatiale**

L'étude de la propagation secondaire des espèces invasives est particulièrement sensible au problème d'échelle car les processus responsables des distributions observées diffèrent considérablement selon l'échelle spatiale (Mackey and Lindenmayer, 2001). Pauchard & Shea (2006) explorent ce point en détail et remarquent que la plupart des études ne se focalisent que sur un seul niveau d'échelle spatiale. Roura-Pascual (2007) utilise une méthode hiérarchique afin de sélectionner les facteurs et l'échelle spatiale les plus appropriés pour modéliser les processus d'intérêt. L'auteur s'inspire des travaux de Pearson and Dawson (2003) qui utilisent les facteurs explicatifs des distributions de l'échelle globale à l'échelle locale (Figure 2). Ainsi, à l'échelle globale, le climat est généralement le facteur le plus pertinent tandis que des facteurs topographiques et d'occupation des sols seront importants à échelle régionale à locale. A l'échelle la plus fine, des informations microclimatiques et d'interactions biotiques seront principalement responsables des patrons de distribution (Roura-Pascual 2007).

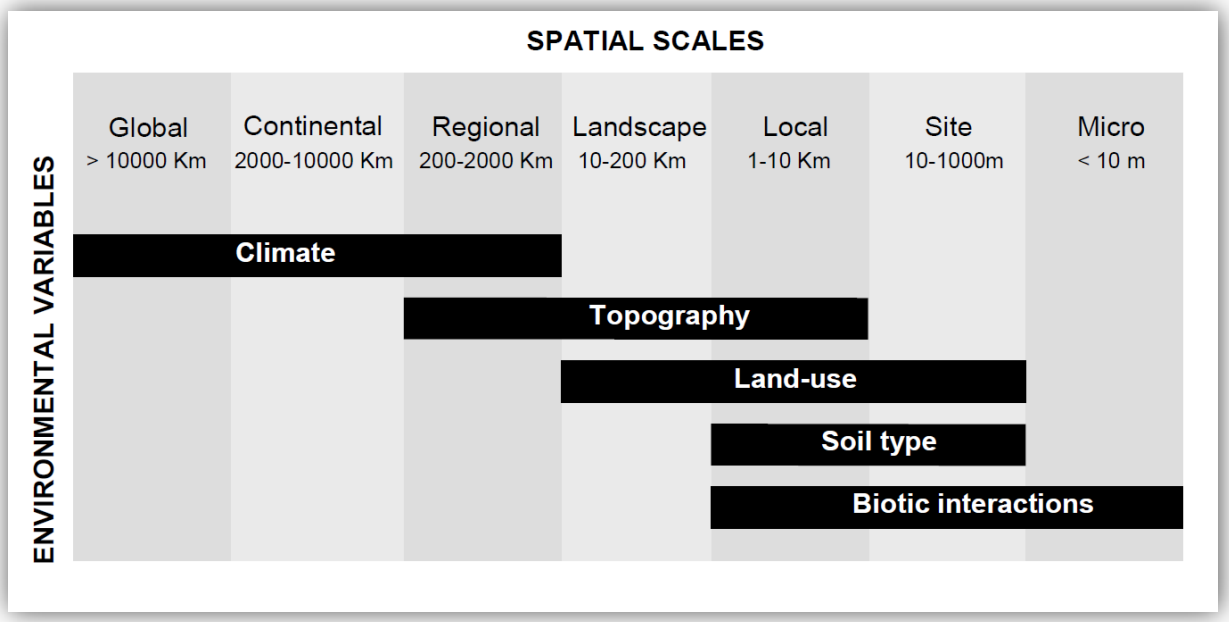


Figure 2 : Diagramme représentant l'influence de différents facteurs environnementaux sur les distributions d'espèces en fonction de l'échelle spatiale.

Les différentes modes de dispersion des espèces invasives au sein d'un paysage illustrent bien l'importance de l'échelle spatiale. Ainsi, une espèce peut tout à fait disperser naturellement par diffusion à partir d'un point d'établissement mais également par sauts, via

l'intervention humaine. Tandis que le premier mode de dispersion se réalise à l'échelle de la dizaine ou de la centaine de mètre par an, le second peut permettre des sauts de plusieurs dizaines de kilomètres (Pysek et al. 2008). La distribution qui en résulte à l'échelle du paysage est complexe et nécessite d'intégrer l'information d'échelle dans l'étude des invasions biologiques.

IV.3. **Caractéristiques des espèces et des habitats**

L'étude de la propagation secondaire des espèces invasives passe souvent par la caractérisation des espèces et des habitats impliqués dans les invasions. « Qu'est ce qui rend une espèce est invasive ? » ou « Quels milieux sont les plus susceptibles d'être envahis ? » sont des questions récurrentes (Alpert et al. 2000). Ces questions font appel aux concepts d' « invasiveness » et d' « invasibility » (Alpert et al. 2000).

L' « invasiveness » est définie comme la capacité d'une espèce à envahir un milieu et est fortement liée à certains traits d'histoire de vie des organismes mais l'identification d'un ensemble de traits lui étant associés et pouvant s'appliquer à n'importe quel organisme n'est pas réaliste, essentiellement par manque d'informations précises pour la plupart des taxons (Alpert et al. 2000, Richardson & Pysek 2006). Toutefois, des traits tels que la capacité de dispersion ou la plasticité phénotypique, ont été identifiés comme susceptibles d'expliquer le succès invasif de certaines espèces (Wilson et al. 2009 b).

L' « invasibility » est la susceptibilité d'un habitat à être envahi. Les habitats ne sont pas égaux devant l'invasion, certaines caractéristiques les rendent plus ou moins perméables aux invasions biologiques. Ainsi, pour une espèce non-native donnée, les habitats sans prédateurs ou pathogènes seront plus faciles à envahir, tout comme les habitats présentant une faible richesse spécifique (Tilman 1997), bien que cette dernière affirmation ne soit pas toujours vérifiée et est même contestée (Levine & D'Antonio 1999). Les bords de cours d'eau et les îles sont particulièrement susceptibles aux invasions biologiques (Alpert et al. 2000). Pour les premiers, leur rôle de corridors biologiques, augmentant la fréquence d'introduction et la dispersion des invasives le long des cours d'eaux, ainsi que les forts taux d'urbanisation et de perturbations en sont certainement responsables. Pour les seconds, le relâchement de certaines pressions de sélection, en particulier de la prédation peuvent expliquer leur relativement forte « invasibility » (Loope & Mueller-Dombois 1989) ; on parlera même d'une naiveté insulaire des espèces natives les rendant plus sensibles aux invasions (Cooper & Perez-Mellado, 2012).

V. Dispersion et propagation secondaire comme mécanismes d'assemblage des communautés

Anibal Pauchard, dans une réaction à la review de Callaway & Maron (2006), fait remarquer que l'étude des invasions biologiques contribue à notre compréhension des processus écologiques, et notamment de leur dimension spatiale. Il explique que les invasions nous fournissent des « expériences naturelles » qui, pour partie, ont été étudiées depuis leur début et constituent donc des données de meilleure qualité que pour n'importe quel autre type de processus de colonisation. Les théories d'assemblage des communautés connaissent à l'heure actuelle un foisonnement certain, avec la confrontation des théories neutralistes et de niche, où les processus de dispersion et de persistance à échelle locale sont cruciaux. Par exemple, Condit et al. (2012) déduisent de 30 ans de données sur les arbres de Barro Colorado Island, que les règles d'assemblages sont expliquées presqu'uniquement par des processus stochastiques d'immigration. Les données obtenues sur la propagation secondaire des espèces invasives offriraient donc des expériences « grandeur nature » pour tester la prépondérance de la seule dispersion opposée à l'exclusion compétitive ou la partition de niche.

Rapport Technique

Propagation secondaire de la fourmi invasive Lasius neglectus dans la vallée du Rhône

Introduction

Une invasion biologique a lieu lorsqu'une espèce est transportée au-delà de son aire de répartition d'origine et qu'elle est introduite dans un nouveau milieu, où elle s'établit puis se propage (Williamson 1996, Davis 2009, Roura Pascual 2007). La distribution d'une espèce invasive est un élément clé de son impact (Johnson et al. 2006) et elle est limitée à terme par les caractéristiques biotiques et abiotiques des habitats.

Les processus aboutissant aux patrons de distribution varient en fonction de l'échelle spatiale (Pauchard & Shea 2006 ; Roura-Pascual 2007). A l'échelle globale, les événements de dispersion à longue distance et les conditions climatiques sont les principaux déterminants des patrons de distributions d'espèces invasives (Roura-Pascual 2007, Ascunce et al. 2011), alors qu'à l'échelle régionale, ces patrons sont généralement le résultat de la propagation secondaire (Johnson et al. 2012, Lyons & Scheibling 2009, Bertolino et al. 2010). La propagation secondaire est la colonisation, à partir d'un point d'introduction, d'un nouveau milieu par une espèce invasive. Cette étape de l'invasion biologique est caractérisée par deux processus, la persistance et la dispersion, qui vont déterminer la présence d'une espèce à un endroit donné.

La persistance d'une espèce est fonction de sa niche écologique et peut être affectée par des variables abiotiques telles que les conditions climatiques et des variables biotiques comme la compétition interspécifique (Fitzgerald et al. 2012). A l'échelle régionale, des variable comme la pente, la présence de lisières forestières ou encore la distance aux routes vont influencer la persistance (Basille et al. 2009).

Les modes de dispersion des espèces invasives, c'est-à-dire les mécanismes précis de déplacement des individus (p. ex. anémochorie, vol, transport par l'homme), peuvent être extrêmement variés et déterminent la vitesse de colonisation ainsi que la probabilité d'accès à différents milieux au sein de la zone envahie (Wilson 2009). Ainsi, par exemple, *l'Annona glabra*, plante invasive en Australie, est obligatoirement associée au cours d'eau car ses fruits dispersent par le courant, toutefois, dans les zones où le Casoar à casque (*Casuarius casuarius*) est présent, il disperse les fruits et permet à la plante invasive de remonter les rivières et de s'en éloigner (Wescott et al 2008). Les modes de dispersion peuvent être résumés par une typologie assez sommaire (Wilson et al. 2009) où les processus d'accroissement de l'aire de répartition se décrivent selon six grands types, dont le type « leading edge » où les populations invasives diffusent de façon plus ou moins isotropique, et

à l'opposé le saut à longue distance, avec des évènements de dispersion peu fréquents mais transformant radicalement la répartition de l'espèce.

Modes et types de dispersion, de concert avec la niche potentielle, définissent le potentiel invasif (*invasiveness*), (Davis 2009, Alpert et al. 2000) d'autant plus élevé que la largeur de la niche écologique est grande, éventuellement renforcée par une plasticité phénotypique importante et que les capacités de dispersion sont élevées (Wilson et al. 2009, Alpert et al. 2000).

Un nombre croissant d'espèces de fourmis se conforme à cette description et cinq d'entre elles sont présentes dans le classement des «100 pires espèces invasives » (Lowe et al. 2000). Passera (1994) décrivait un syndrome d'espèce dites vagabondes, très facilement et très souvent transportées par l'homme, à l'organisation sociale plastique et capables d'utiliser des ressources alimentaires omniprésentes et faciles à exploiter. Par exemple, dans l'état de Hawaii, qui ne compte aucune fourmi indigène, on dénombre aujourd'hui 45 espèces introduites ayant colonisé tous les milieux disponibles (Krushelnycky et al. 2005), dont la mieux connue est la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*). Cette espèce est assez représentative de ces fourmis vagabondes, et présente ainsi une organisation supercoloniale, c'est-à-dire où les sociétés ne sont plus limitées à un seul nid, mais occupent de très nombreux sites de nidification, entre lesquels les individus se déplacent librement du fait de faibles taux d'agressivité intra spécifiques. Ces supercolonies sont aussi fortement polygynes, avec de nombreuses reines associées aux sites de nidification, dont l'accouplement se déroule à l'intérieur du nid, sans vol nuptial ce qui limite la dispersion autonome à longue distance (Cremer et al. 2008). La dispersion locale se fait alors par bourgeonnement à un rythme lent (150 m/an, Roura-Pascual 2007),

L'espèce sur laquelle porte notre travail, la fourmi *Lasius neglectus* du fait de sa description tardive (Van Loon et al. 1990) est une espèce moins bien connue que la fourmi d'Argentine, mais est comme elle une fourmi « vagabonde ». Originaire d'Asie Mineure (Seifert, 2000), elle est aujourd'hui présente dans toute l'Europe, du nord de l'Allemagne jusqu'au sud de la Mer Caspienne et de l'Espagne jusqu'au Kyrgyzstan (Shultz & Seifert 2005, Paris 2005). Comme chez la fourmi d'Argentine, les reines n'effectuent pas de vols nuptiaux pouvant permettre une dispersion à longue distance (Espadaler & Rey 2001), qui s'est vraisemblablement produite, à travers toute l'Europe, par transport de sol, de matériaux ou de plantes (Van Loon et al. 1990, Espadaler & Rey 2001, Tartally et al. 2004).

L. neglectus constitue une menace non négligeable pour la biodiversité indigène (Nagy et al. 2009), pour l'arboriculture, ainsi qu'une gêne pour les ménages lorsqu'elle s'installe

dans les jardins ou dans les habitations (Rey & Espadaler 2004). La capacité de cette espèce à tolérer des températures hivernales assez faibles (Seifert 2000, Schultz & Seifert 2005) lui permet de s'établir bien plus au nord qu'aucune autre espèce invasive en Europe, a contrario de la fourmi d'Argentine qui, en dehors des villes, se propage uniquement sur le littoral méditerranéen. Les travaux les plus récents montrent que la distribution globale de *Lasius neglectus* serait le résultat d'un petit nombre d'évènements d'introduction, dont un seul, par exemple, pour la France et la Belgique (Ugelvig et al. 2008), et que son expansion à échelle locale par diffusion est lente (89 m/an, Tartally 2006, Espadaler et al. 2007). Aucune étude traitant de sa propagation secondaire à échelle régionale ou paysagère n'a cependant été publiée.

Les résultats présentés dans ce rapport explorent les processus de persistance et de dispersion de la fourmi invasive *Lasius neglectus* dans la vallée du Rhône.

Dans un premier temps nous évaluerons quelles variables environnementales sont susceptibles d'affecter la persistance de *L. neglectus* en nous inspirant des facteurs utilisés dans des études similaires portant sur la fourmi d'Argentine *L. humile* (Roura Pascual 2004, 2009). Nous utiliserons pour cela un SDM (Species Distribution Model, Elith & Leathwick 2009) nommé OMI (Oulying Mean Index, Dolédec et al. 2000) permettant d'identifier les variables affectant la niche écologique de *L. neglectus*, ainsi que celle des espèces natives. Notre première hypothèse est que *L. neglectus*, d'origine méditerranéenne, colonise plus aisément les milieux chauds ou bien exposés, les bords de cours d'eau, parcequ'ils constituent des milieux particulièrement sensibles aux invasions (Alpert 2000) ainsi que les zones urbaines, auxquelles elle est systématiquement associée d'après la littérature (Shultz & Seifert 2005). Nous nous attendons également à ce qu'elle possède une niche écologique large par rapport à la variabilité environnementale moyenne (Schultz & Seifert 2005, Tartally 2006).

Dans une seconde partie, nous aborderons la dispersion de *L. neglectus* à l'échelle du paysage. En utilisant huit marqueurs microsatellites issus de la littérature, nous envisagerons la dispersion par deux approches : 1) une étude des patrons de différenciation entre 26 populations réparties sur toute notre zone d'étude, 2) une étude de la corrélation entre distances génétiques et distances géographiques selon différents scénarios de dispersion. Au vu des résultats d'Ugelvig et al. (2008) à l'échelle globale, notre hypothèse sera que la distribution actuelle de *L. neglectus* dans la vallée du Rhône est le fait d'un unique évènement d'introduction, suivi d'une propagation secondaire permettant une colonisation progressive de la zone caractérisée par de l'isolement par la distance.

Les transports d'origine humaine s'effectuant par le biais des axes routiers, nous prévoyons que les populations les plus proches en termes de routes le seront également génétiquement.

Matériels et méthodes

Modèle biologique

Lasius neglectus

L. neglectus est une espèce vagabonde fortement polygyne, dont les supercolonies occupent des surfaces allant de quelques mètres carrés jusqu'à des surfaces très importantes, avec, par exemple 57 ha à Gand (Belgique) (Ugelvig et al. 2008). Comme chez la fourmi d'Argentine, es nids sont discrets et se résument le plus souvent à un réseau de galeries assez superficiel autour d'un arbre, d'une souche, de gravats ou de dalles de béton, et sont temporaires, les ouvrières déplaçant aisément l'ensemble des individus du nid en fonction des conditions pédologiques ou micro-climatiques (Roura-Pascual 2007). Les ouvrières sont de petite taille (largeur de la tête 683-745 µm, Seifert 2007), établissent et suivent des pistes chimiques très fréquentées, qui les conduisent dans les arbres vers les colonies de pucerons et les nectaires extra-floraux qui leur fournissent l'essentiel de leur alimentation (Paris & Espadaler, 2009). Elles sont en compétition forte avec les espèces indigènes partageant leurs sites de nidification ainsi que leurs ressources alimentaires, en particulier avec *Lasius niger*, qu'elle parvient à éliminer totalement; des espèces communes d'autres genres sont elles aussi impactées par la présence de *L. neglectus*, par exemple *Formica rufibarbis* dont les abondances sont divisées par cinq (Nagy et al. 2009).

Les espèces indigènes

Il s'agit d'espèces présentes dans la zone d'étude et qui ont fait l'objet du même échantillonnage que *L. neglectus*. Quatre autres espèces du genre *Lasius* sont présents : *Lasius niger*, *L. alienus*, *L. emarginatus* et *L. paralienus*. Toutes quatre ont des colonies strictement monogynes, fondées par une reine ayant dispersé par voie aérienne après un vol nuptial, occupant un seul nid à durée d'utilisation prolongée (plusieurs mois à plusieurs années). Les ouvrières sont plus grandes que celles de *L. neglectus*, mais partagent les mêmes besoins alimentaires. Ces quatre espèces diffèrent par leurs préférences micro-climatiques, *L. alienus* étant la plus thermophile en milieu naturel, suivie de *L. emarginatus* (Seifert, 2007)(Annexe 2).

Les principaux traits biologiques des espèces rencontrées dans les échantillonnages sont présentés en Annexe 1.

Figure 1: *Lasius neglectus* sur nectaire extra-floral de *Prunus laurocerasus (par Théotime COLIN*).

Zone d'étude, échantillonnage et identification morphologique

Les échantillonnages ont été effectués, en s'inspirant du protocole de Roura Pascual et al. (2009), en journée, d'Avril à Septembre 2011 et 2012. Ils consistent à effectuer, le long d'un trajet prédéfini, des points de prélèvements réguliers tous les 500 mètres en milieu rural et suburbain, et tous les 200 mètres en milieu urbain dense, avec des températures allant de 16 à 28°C et sans pluie (Seifert, 2007). La zone échantillonnée se situe exclusivement à l'Est du fleuve Rhône (voir Figure 2) et s'étend dans les départements du Rhône et de l'Isère.

A chaque site sélectionné, une équipe de 4 ou 5 personnes effectue, pendant 20 minutes, une chasse à vue au sol et sur les arbres de toutes les colonies et les pistes de fourmis présente dans un rayon de 15 à 20 m. Les genres *Lasius* et *Tetramorium* sont systématiquement prélevés et conservés provisoirement dans de l'alcool à 70°, les autres fourmis présentes sont identifiées au genre (à l'espèce pour les genres monospécifiques) directement sur le terrain ou après prélèvement. Après une étape de tri, les fourmis sont identifiées puis conservées dans l'alcool 96° et à -20°C. Un total de 1235 points a été échantillonné, 799 en 2011 et 436 en 2012. 44 taxons de fourmis ont été identifiés, mais

uniquement 12 taxons seront conservés dans nos analyses : les taxons retirés sont ceux présentant une détectabilité trop faible.

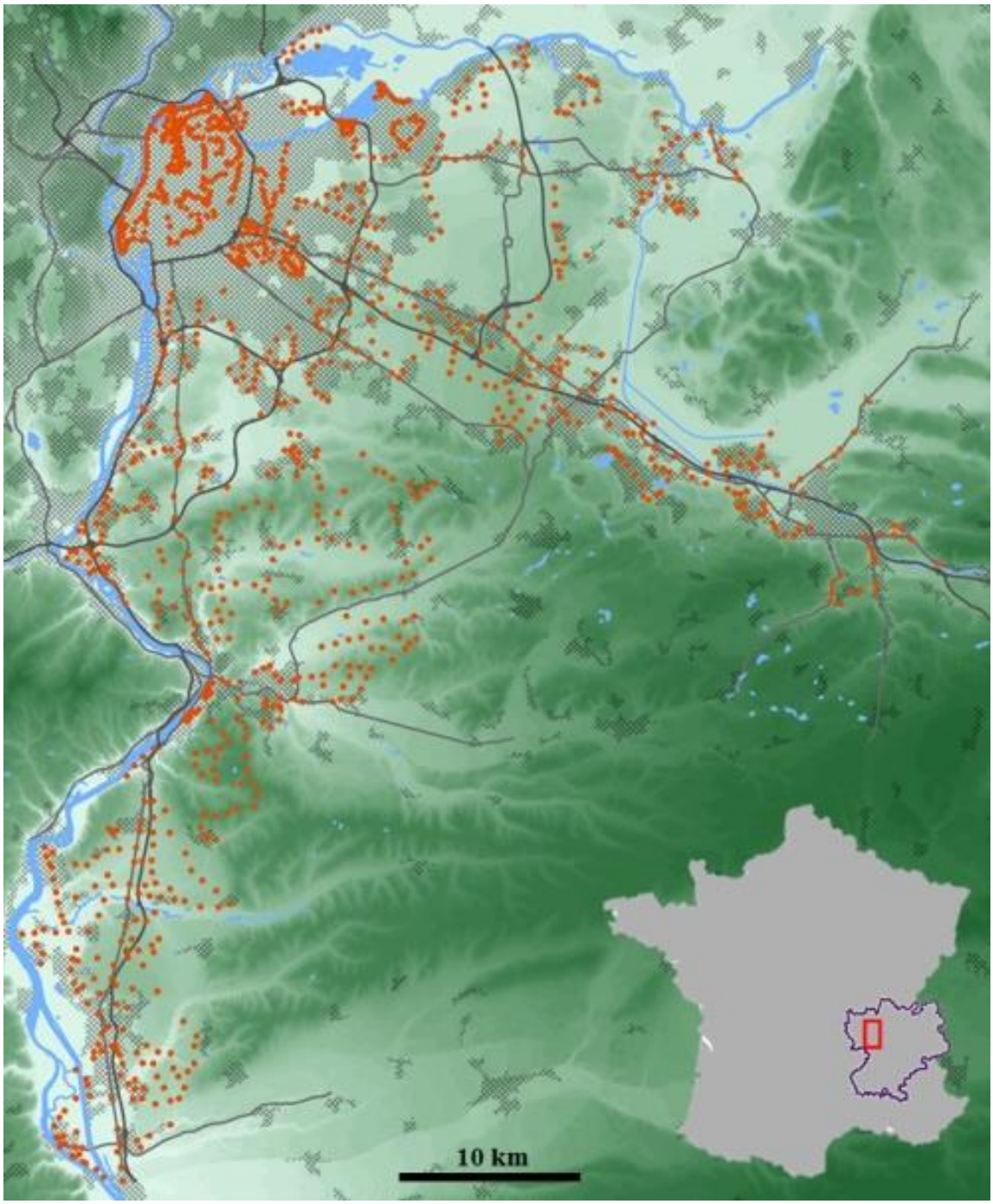


Figure 2: Carte de la zone d'étude et des 1235 points de prélèvement. En bleu : les grandes surfaces d'eau ; en gris : le réseau routier primaire, en hachuré : les zones urbaines ; en vert : l'altitude (basses altitudes en vert clair et hautes altitudes en vert foncé).

Identification moléculaire et génotypage

Extraction

Tête, thorax et pattes de chaque individu ont été broyés dans un microtube, dans lequel sont ajoutés 150 µL de Chelex® 100 (10%) à 90°C, puis après refroidissement et ajout de 10µL de Protéinase K (15mg/mL), a été incubé à 55°C pendant 12h (Casquet et al. (2012).

Identification moléculaire

Lasius neglectus, *Lasius alienus* et *Lasius paralienus* sont des espèces morphologiquement très proches, elles ont donc été systématiquement vérifiées par séquençage du cytochrome oxydase I (COI). Les fragments de Cytochrome Oxydase I ont été amplifiés par PCR en utilisant une paire d'amorces spécifiques (COI_neg_F1, TTATTAATGAYGGAGTYGGAACAGGATG ; COI_neg_R1, CTCGTCGTTATTCAGATTAYCCAGATA). Les PCR ont été réalisées dans un volume de 35µl contenant 0.17 µM/µl de dNTPs, 0.1 µg/µl de BSA (New England Biolabs, Ipswich, USA), 0.16 µM/µl d'amorces, 0,04 U/µl de Taq Polymerase (Biolabs), 1X PCR Buffer (Biolabs), et environ 50 ng d'ADN génomique. Les amplifications ont été réalisées sur un thermocycleur PTC-200 (MJ Research) avec les paramètres suivants : (i) 2 min à 94°C, (ii) 40 cycles de 30 s à 94°C, 30 s à 48°C et 30 s à 72°C; (iii) 1 min à 72°C. Les produits de PCR ont été purifiés et séquencés par BIOFIDAL (Vaulx-en-Velin) sur un séquenceur 3730xl DNA Analyzer (Applied Biosystems). Les séquences obtenues ont été comparées aux séquences existantes de Genbank en utilisant Blast-n.

Génotypage

Huit microsatellites issus de la littérature ont été utilisés et organisés en 2 PCR multiplex et 2 PCR simplex (Annexe 3), toutes regroupées pour le génotypage sur séquenceur 3730xl DNA Analyzer (Applied Biosystems) effectué par BIOFIDAL (Vaulx-en-Velin). Les mix sont constitués de la manière suivante : 1) pour le mix 1, dans un volume de 20 µl, 0,4 µM de chaque amorce (La35h, La32f, La33b), 0,8 µM pour l'amorce Lng-3, Tampon 1X, 0,5 U de Taq Ozyme HS (ref OZYA002-250 ; Ozyme) ; 2) pour le mix 2, dans un volume de 10µl, 0,4 µM de chaque amorce (La36d, Lng-1), 2U de Taq ; 3) pour les deux simplex, 0,4 µM de chaque amorce, Tampon 1X, 0,5 U de Taq. Toutes les PCR ont suivi le même programme avec 1 min. à 94°C, suivie de 40 cycles de 15 s. à 94°C, 15 s. à 48°C, 30 s. à 72°C, et enfin 5 min. d'élongation à 72°C. Les électrophorégrammes ont été lus et interprétés avec le logiciel Genemarker 1.95 (Softgenetics).

Variables environnementales

Quatorze variables environnementales, groupées en climatiques, topographiques et occupation des sols, ont été extraites à l'aide du système d'information géographique ArcGIS 10.1 et de l'extension Spatial Analyst (Tableau 1).

Une *variable climatique* opposant les sites froids et humides (valeurs positives) aux sites chauds et secs (valeurs négatives) a été construite en extrayant le premier axe d'une ACP réalisée avec 4 variables climatiques très corrélées (température minimum du mois le plus froid (en °C*10); température moyenne annuelle (en °C*10); précipitations minimum du mois le plus sec (en mm par mois) et précipitations moyenne annuelle (en mm par an). Cette nouvelle variable résume 90% de la variabilité totale.

Tableau 1: Variables environnementales utilisées dans l'analyse de la niche de *L. neglectus*. Provenance des couches : WorldClim : Hijmans et al, 1978 ; BD Topo 2.1 : IGN (Institut National de l'Information Géographique et Forestière) ; RPG 2010 : registres parcellaires graphiques de l'Agence de Services et de Paiement ; DREAL : Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Rhône-Alpes.

Catégorie	Code	Description	Couche de base	Résolution	Provenance
Climatique	climat	Premier axe ACP sur variables climatiques	BioClim	1 km	WorldClim
Topographique	pente	pente (degrés)	Altitude	25 m	BD Topo 2.1
	expo	orientation par rapport au nord	Altitude	25 m	BD Topo 2.1
	solar	rayonement solaire (WH/m²)	Altitude	25 m	BD Topo 2.1
	talus	densité de talus	Orographie	vectoriel	BD Topo 2.1
Occupation des sols	agri	densité de champs céréaliers	RPG 2010	vectoriel	RPG 2010
	arbre	densité de zones arborées	Végétation	vectoriel	BD Topo 2.1
	lisiere	densité de lisières	Végétation	vectoriel	BD Topo 2.1
	bati	densité de batiments	Bati	vectoriel	BD Topo 2.1
	route	densité de routes	Réseau routier	vectoriel	BD Topo 2.1
	Driver	distance aux cours d'eau (sauf ruisseaux) (m)	Cours d'eau	vectoriel	DREAL

A partir d'une couche d'altitude (résolution : 25 mètres/pixel) issue d'un Modèle Numérique de Terrain (MNT) de l'IGN, nous avons calculé la *pente* (en degrés), l'exposition (*expo*) initialement en degrés par rapport au Nord, puis transformée de manière à lui donner une signification biologique (voir Annexe 1), et le rayonnement solaire (*solar*, en WH/m²).

Pour les variables d'occupation des sols, un cercle de 100m de rayon autour des points de prélèvement a été délimité. Il correspond à la distance de déplacement que peut effectuer *Lasius neglectus* en un an ainsi qu'a la taille moyenne de ses colonies (Espadaler et al. 2007, Tartally 2006).

Trois variables constituées de densité de longueur de linéaire ont été utilisées : 1) la *densité de talus*, définis comme des lignes de ruptures de pente artificielles de plus de 200 m de long et d'au moins 2 m de haut, 2) La *densité de lisières***,** qui correspondent aux bords des zones arborées et 3) la densité de *routes* (réseau primaire et secondaire). Ces densités sont obtenues en additionnant la longueur totale de lignes à l'intérieur du cercle de 100 m.

Afin de définir le type d'occupation des sols, la densité de différents éléments paysagers a été calculée d'une manière similaire aux variables de linéaires, mais elle représente cette fois la surface de chaque élément paysager. La densité a été calculée pour les *zones arborées*, *champs céréaliers* et les *bâtiments*.

Enfin, la distance de chaque point de prélèvement aux cours d'eau principaux a été calculée.

Analyse de la niche écologique de *Lasius neglectus*

Afin de caractériser la niche écologique de *Lasius neglectus* comparativement à celle des autres espèces, nous avons utilisé une analyse de séparation de niche nommée OMI (Outlying Mean Index, Dolédec et al. 2000) implémentée dans ade4 (Chessel et al. 2004, Dray et al. 2007), package du logiciel R (R Development Core Team 2012). Cette analyse permet d'identifier les variables environnementales responsables de la marginalité et de la tolérance des différents taxons. La marginalité est la distance entre la moyenne de la niche utilisée par l'espèce et la moyenne de la niche totale disponible; et la tolérance est la largeur de la niche, en d'autres termes, pour une espèce généraliste la tolérance sera élevée tandis que pour une espèce spécialiste, elle sera faible.

Afin d'identifier les variables significativement responsables de la marginalité de *Lasius neglectus*, nous avons utilisé un test de permutation et appliqué une correction de Bonferroni. Ce test permet de déterminer, pour chaque variable, si le décalage à la moyenne est significativement différent de zéro.

Enfin, nous avons utilisé « niche.test », un autre test de permutation disponible dans le package adehabitat (Calenge et al. 2006) afin de tester séparément si la marginalité et la tolérance de *Lasius neglectus* sont significativement différentes de la moyenne environnementale.

Analyse génétique

Caractéristiques des marqueurs microsatellites

Les caractéristiques de marqueurs sont présentées dans l'annexe 5. Na (nombre d'allèles moyen par locus), Ne (nombre efficace moyen d'allèles par locus), Ho (hétérozygotie observée) et He (hétérozygotie attendue) ont été calculés avec le logiciel Genalex (Peakall & Smouse, 2006), Ar, le nombre d'allèles moyen par locus réduit par raréfaction a été calculé avec le logiciel HP Rare (Kalinowski, 2005), Les déviations à l'équilibre de Hardy-Weiberg (HWE), ainsi que le déséquilibre de liaison ont été calculés avec le logiciel Genepop 4.1 (Rousset, 2008).

Détermination du nombre de groupes génétiquement homogènes

Afin de déterminer le nombre de groupes génétiquement homogènes, nous avons utilisé un algorithme de regroupement bayésien, nécessitant la réalisation de chaînes de Markov Monte Carlo (MCMC) pour différentes valeurs de K, où K correspond au nombre de groupes inconnus a priori, puis nous avons sélectionné un K optimal. Cette méthode est implémentée dans le logiciel STRUCTURE (Pritchard et al. 2000), elle nécessite que les loci soient à l'équilibre de Hardy-Weinberg et ne soient pas en déséquilibre de liaison. Les modèles de mélange « admixture model » et des fréquences alléliques corrélées ont été utilisés, avec des K variant de 1 à 10. Cinq MCMC ont été utilisées pour chaque K, avec une longueur de 100 000 répétitions et 10 000 de temps de stabilisation des données. Une valeur de vraisemblance est calculée pour chaque itération de K.

Les données issues de toutes les itérations des différents K ont ensuite été analysées à l'aide du programme Structure Harvester (Earl et von Holdt 2011), de façon à définir un K optimal par la méthode d'Evanno *et al.* (2005) basée sur le taux de changement du log de la probabilité des données entre des valeurs de K successives (ΔK). Afin de déterminer les probabilités d'appartenance de chaque individu aux K groupes définis précédemment, le jeu de données a été à nouveau analysé avec STRUCTURE. Cette fois-ci, deux MCMC ont été utilisées, avec une longueur de 1 000 000 de répétitions et 100 000 de temps de stabilisation des données.

Structuration génétique

Lorsque les individus présentent une structuration génétique en gradient dans le cas d'un isolement par la distance, les assigner à des groupes comme le fait STRUCTURE n'est pas une stratégie appropriée (Berthouly et al. 2009). Afin de comprendre la structuration génétique tout en tenant compte de l'autocorrélation spatiale entre les populations étudiées, une ACP spatialisée (sPCA) a été réalisée à l'aide du package « adegenet » de R (Jombart 2008). Cette méthode attribue à chaque population un score qui révèle deux types de structures : les structures globales qui renseignent sur l'autocorrélation spatiale positive et les structures locales qui renseignent sur l'autocorrélation spatiale négative (Thioulouse et al. 1995). La significativité de ces deux types de structures a été testée avec « adegenet » (Jombart 2008).

Isolement par la distance

Afin de tester l'hypothèse d'isolement par la distance (IBD, Wright 1943), nous avons réalisé un test de Mantel entre la distance génétique (Distance modifiée de Cavalli-Sforza, Nei et al. 1983) et la distance euclidienne entre les populations. Dans un second temps, nous avons effectué un corrélogramme de Mantel ou autocorrélogramme (Smouse & Peakall 1999) testant la corrélation génétique entre les populations en fonction de différentes classes de distances :

0-5000 m, 5000 -10000 m, 10000-15000 m et 15000-20000 m.

Connectivité paysagère

A l'aide d'ArcGIS Desktop 10.1 et de l'extension Spatial Analyst (Esri), nous avons réalisé une carte paysagère constituée de différents types d'éléments paysagers obtenus à partir des couches décrites dans le Tableau 1: grandes surfaces d'eau, agriculture céréalière, arboriculture, prairies, autres types d'agricultures, zone arborées, haies, bâtiments, talus, routes et surfaces indéterminées (Annexe 4). Cette carte est composée de 3444*7836 cellules de 7 m. Cette carte paysagère nous a permis de calculer une matrice de trajectoire de moindre cout entre sites, c'est-à-dire le chemin le moins couteux que peut prendre un individu ou plusieurs générations d'individus pour se déplacer d'un site à un autre. Ce chemin est déterminé par la rugosité, c'est-à-dire la résistance au déplacement représentée par les différents éléments paysagers du milieu. Nous avons attribué une valeur de rugosité à chaque élément paysager en nous basant sur les connaissances existantes de l'écologie de *Lasius neglectus* (Tartally 2006, Espadaler et al. 2007, Shultz & Seifert 2005). Une valeur de rugosité est attribuée à chaque élément paysager relativement à un premier élément paysager

sur lequel repose un *a priori* fort. Ces valeurs vont de 1 (très peu rugueux) à 30 (très rugueux) et les éléments infranchissables (eau et bâtiments) valent 1000. L'élaboration des matrices a été effectuée à l'aide du logiciel Matlab (Mathworks, Inc.).

Deux scénarios ont été testés : 1) les routes constituent des corridors à la dispersion de *L. neglectus* et 2) les routes constituent des barrières à la dispersion de *L. neglectus* (Tableau 3). Nous avons donc construit une matrice de distance pour chaque scénario et avons ensuite testé la corrélation linéaire entre ces distances et la distance génétique entre populations (Distance modifiée de Cavalli-Sforza : Nei et al. 1983) par des tests de Mantel partiels (Mantel 1967), en contrôlant par la distance euclidienne

Résultats

Distribution de *Lasius neglectus* dans la vallée du Rhône

L'échantillonnage des 1235 sites a cumulé un total de 3878 occurrences, dont 67 de *Lasius neglectus* (Figure 3). Le nombre d'occurrence par taxon varie de 49 pour *Lasius paralienus* à 946 pour le genre *Tetramorium.*

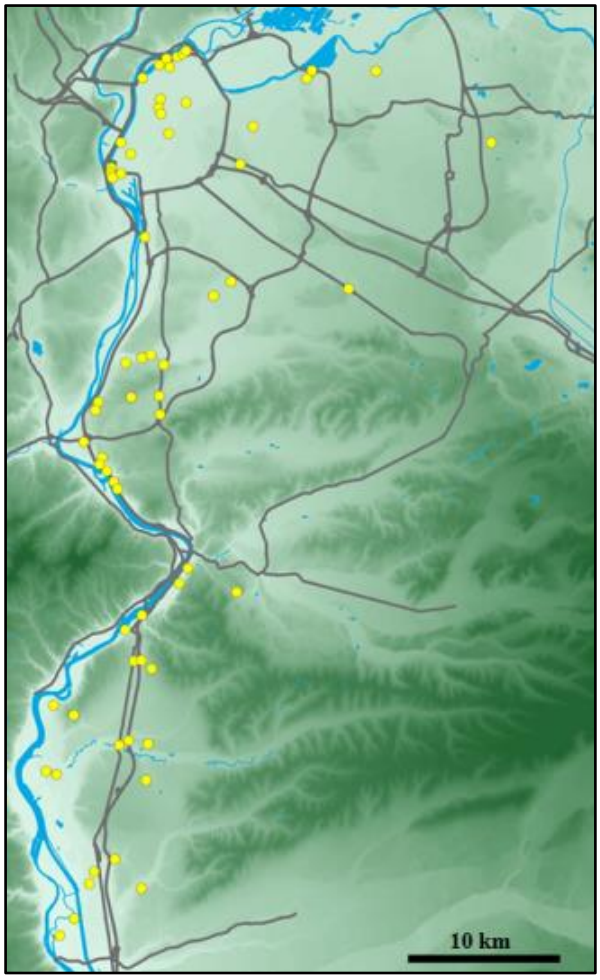


Figure 3: Occurrences de *Lasius neglectus* (points jaunes) dans la vallée du Rhône. En bleu : les grandes surfaces d'eau ; en gris : le réseau routier primaire, en hachuré : les zones urbaines ; en vert : l'altitude (basses altitudes en vert clair et hautes altitudes en vert foncé).

Niche écologique de *Lasius neglectus*

L'OMI a révélé trois espèces présentant une marginalité élevée: *Lasius neglectus*, *Lasius paralienus* et *Pheidole pallidula*. Parmi celles-ci, *Lasius neglectus* présente la tolérance la plus élevée. Chez toutes les espèces, on remarque de très fortes valeurs de tolérance résiduelle, qui indiquent la part de variabilité non expliquée par les variables explicatives utilisées. Les marginalités de toutes les espèces se sont révélées significativement différentes de 0 (Tableau 2).

Tableau 2: Caractéristiques des niches écologiques de chaque espèce. Nb occ : nombre d'occurrences ; inertie : variabilité de la niche ; OMI : marginalité; Tol : tolérance; Rtol : tolérance résiduelle. Les pourcentages correspondent à la proportion de chaque paramètre dans l'inertie (inertie= OMI+Tol+Rtol). Les p-value (P) pour la marginalité sont obtenues par un test de permutation (1000 permutations).

Espèces	nb occ	inertie	OMI	Tol	Rtol	OMI%	Tol%	Rtol%	P
cre_scu	88	10.63	0.57	0.93	9.12	5.4	8.8	85.8	0.001
for_xxx	729	10.77	0.24	1.48	9.05	2.2	13.8	84	0.001
las_ali	258	11.27	0.33	1.59	9.35	2.9	14.1	83	0.001
las_ema	199	13.54	0.64	2.63	10.27	4.7	19.4	75.8	0.001
las_neg	**67**	**12.98**	**1.31**	**2.03**	**9.63**	**10.1**	**15.6**	**74.2**	**0.001**
las_nig	926	10.52	0.02	0.88	9.62	0.2	8.4	91.5	0.001
las_par	49	11.41	1.36	1.2	8.85	11.9	10.5	77.6	0.001
mes_str	101	11.24	0.4	2.08	8.76	3.6	18.5	77.9	0.001
phe_pal	58	17.45	1.81	2.45	13.19	10.4	14.1	75.6	0.001
pla_xxx	202	10	0.24	1.11	8.65	2.4	11.1	86.6	0.001
tap_xxx	255	11.31	0.22	1.66	9.44	1.9	14.7	83.4	0.001
tet_xxx	946	10.34	0.01	1.38	8.94	0.1	13.4	86.5	0.001

Les trois premiers axes de l'OMI expliquent 84% de la variabilité totale (41%, 28% et 15% respectivement). Le premier axe est caractérisé par la densité de bati et correspond à un gradient d'urbanisation. Le second représente un gradient thermique et topographique opposant les habitats froids et humides, plats et sans talus aux habitats chauds et secs, pentus et avec beaucoup de talus (Figure 4). Le troisième axe oppose les zones proches des cours d'eau, exposées au nord, peu ensoleillées et très arborées aux zones éloignées des cours d'eau, exposées au sud, ensoleillées et peu arborées. Les marginalités de tous les taxons sont significativement différentes de 0, même lorsqu'elles sont très faibles (pour le genre *Tetramorium* par exemple).

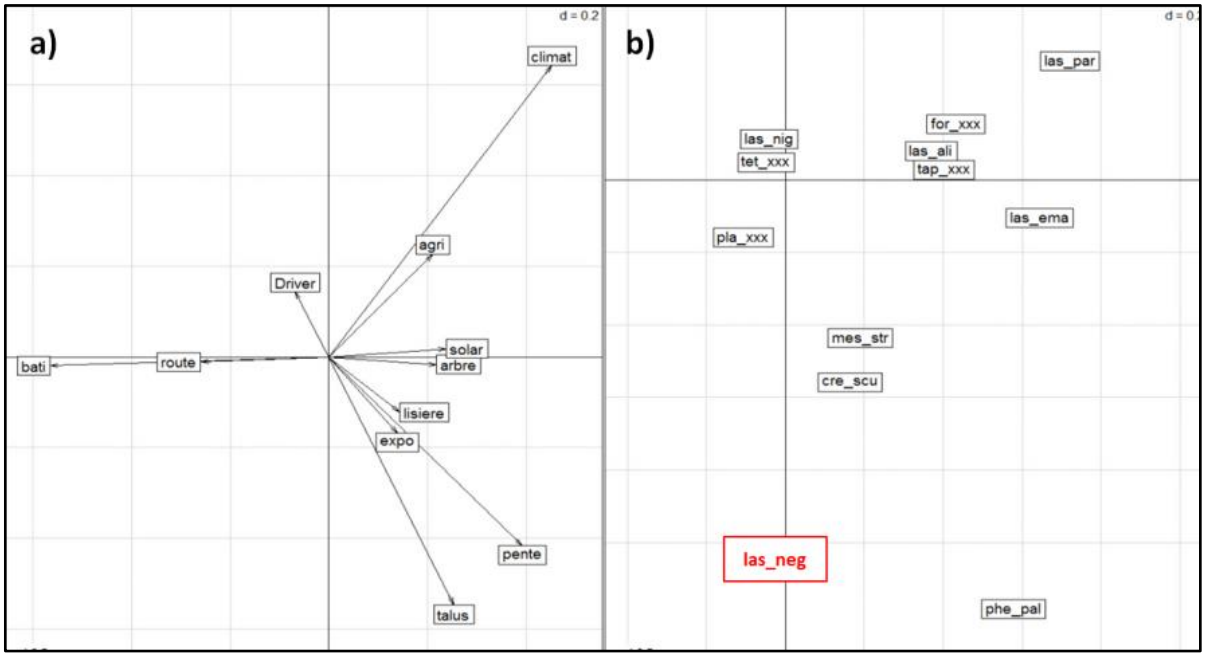


Figure 4: Premier plan factoriel (axes 1 et 2) de l'OMI pour a) les variables environnementales et b) les taxons.

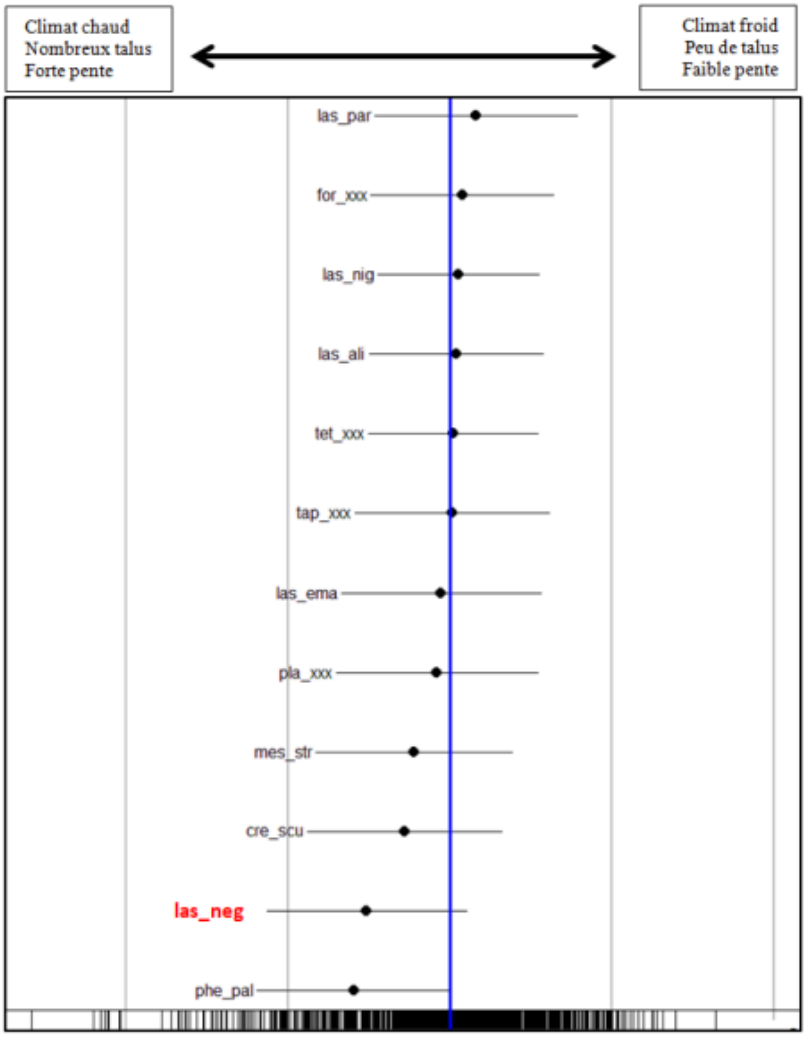


Figure 5: Décalage de la niche des 12 taxons sur l'axe 2 de l'OMI sur un gradient climatique et topographique.

Les espèces décalées à gauche se trouvent plutôt dans des milieu chauds et secs, pentus et présentant de nombreux talus, et àl'inverse des espèces décalées à droite.

Le positionement central de *Lasius neglectus* sur l'axe 1 de l'OMI montre que l'espèce n'est pas affectée par la densité de batiments (Figure 4). Elle est en revanche très marginale sur l'axe 2 qui la place dans les habitats au climat chaud, présentant des pentes fortes et de nombreux talus (Figure 5). Le troisième axe joue un rôle dans la marginalité de *L. neglectus* mais il est lié à de nombreuses variables rendant nécessaire l'utilisation du test de permutation par variable.

La moyenne des sites où *L. neglectus* est présente est significativement différente de la moyenne globale (après correction de Bonferroni) pour seulement trois variables : le climat (p=0.011), la densité de talus (p=0.011) et la distance aux rivières (p=0.054) (tests de permutation, Figure 6).

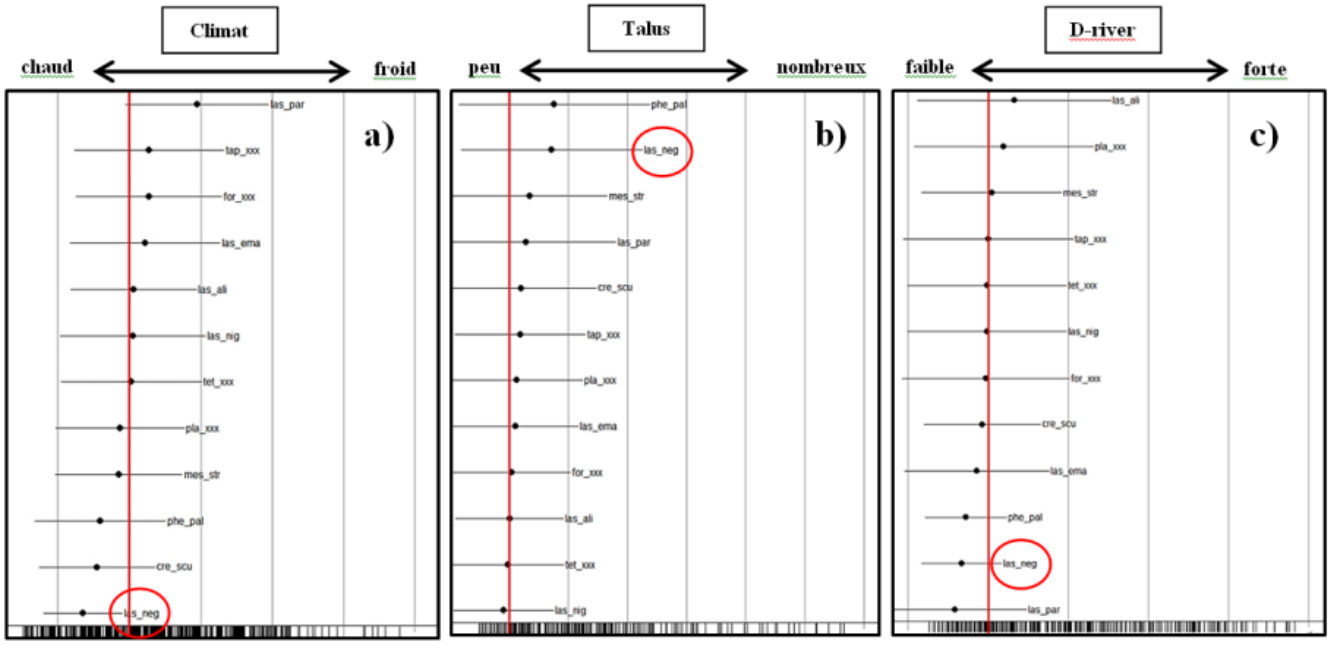


Figure 6: Position par rapport à la moyenne globale (ligne rouge) de la niche de chaque espèce pour les trois variables environnementales impactant *L. neglectus* : a) climat, b) densité de talus et c) distance au cours d'eau (d-river). On remarque que l'espèce *Pheidole pallidula* (phe_pal) présente toujours un décalage similaire à celui de *L. neglectus*.

La niche de *L. neglectus* est décalée vers les climats chauds et secs, vers les zones à fortes densités de talus et vers les zones proches des cours d'eau (Figure 6). La seule autre espèce présentant exactement les mêmes caractéristiques est *Pheidole pallidula*, espèce à répartition méridionale qui se trouve en limite nord d'aire de répartition dans notre zone d'étude.

Enfin, la marginalité de *L. neglectus* est significativement supérieure (p=0.01, test de permutation) et sa tolérance non significativement différente (p=0.23, test de permutation) à ce qu'on attendrait par hasard.

Dispersion de *Lasius neglectus* dans la vallée du Rhône

Caractéristiques des marqueurs microsatellites (Annexe 5)

Les marqueurs microsatellites ne montrent aucun déséquilibre de liaison, et seulement trois populations présentent un déficit d'hétérozygotes, pour un seul locus chacune. La diversité génétique observée est assez faible , avec un nombre moyen d'alleles compris entre 1.8 et 3.1 par locus, mais un des loci est monomorphe et un second ne présente qu'un seul individu avec un seul allèle différent. Elle est similaire, pour les loci communs aux deux études, à celle décrite par Ugelvig et al. (2008) chez d'autres populations européennes.

Détermination des groupes génétiquement homogènes

L'absence de déviation par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg, ainsi que l'absence de déséquilibre de liaison, valident l'utilisation du logiciel STRUCTURE. Le ΔK d'Evanno et al. (2005) atteint sa valeur maximale pour K =3, qui constitue le nombre de groupes optimal. Pour la moitié des populations, la majorité des individus sont assignés à plus de 90% au même groupe (groupe bleu : 1, 2, 12, 13 et 19 ; groupe vert : 3, 10, 22 et 25 ; groupe rouge : 5, 7, 21 et 24), cependant, l'assignation des individus de l'autre moitié des populations est très variable (Figures 7 et 8).

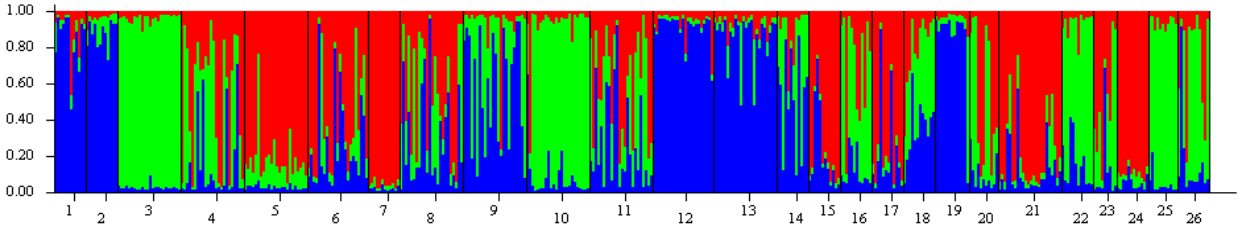


Figure 7: Probabilité d'assignement de chaque individu aux trois groupes (représentés par des couleurs différentes) inférés par l'analyse.

Le positionnement spatial des groupes (Figure 8) suggère une légère structuration spatiale nord-sud avec un groupe bleu plutôt au sud et un groupe vert plutôt au nord. Le groupe rouge ne décrit quant à lui aucune structure spatiale évidente.

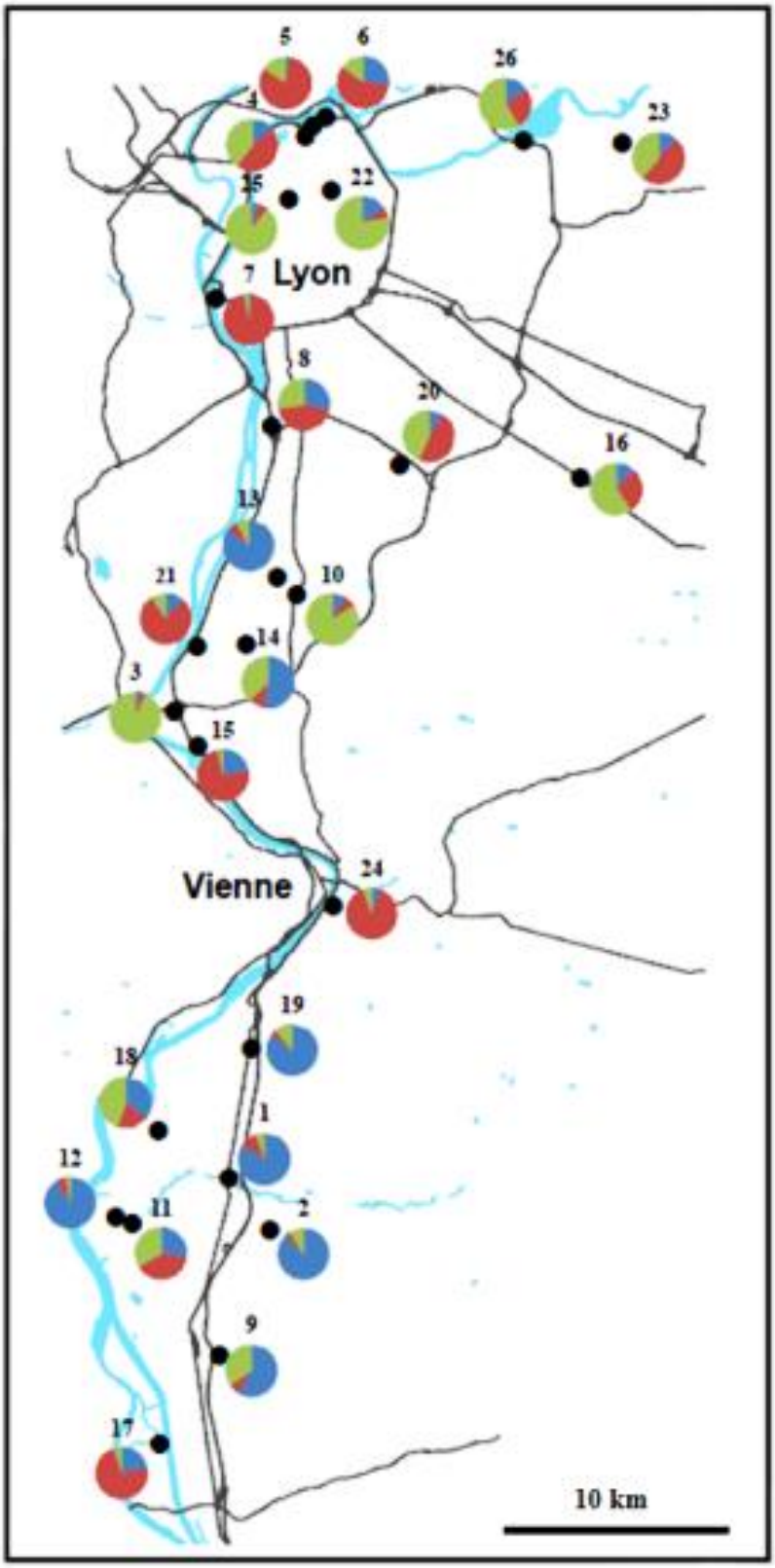


Figure 8: Carte représentant le pourcentage d'appartenance à chaque groupe génétique défini par STRUCTURE pour les 26 populations de *Lasius neglectus*. En bleu : le Rhône et les grandes surfaces d'eau, en gris de réseau routier primaire.

Structuration spatiale

Les structures globales (p=0.0001) expliquent 56.6% de la variabilité totale et des structures locales (p=0.0001) expliquent 43.4% de la variabilité totale de l'ACP spatialisée (après 10000 permutations, Jombart et al. 2008). Le premier axe positif, c'est-à-dire la structuration globale, explique 43.7% de variabilité tandis que le premier axe négatif, la structuration locale, en explique 16.1% (Figure 9).

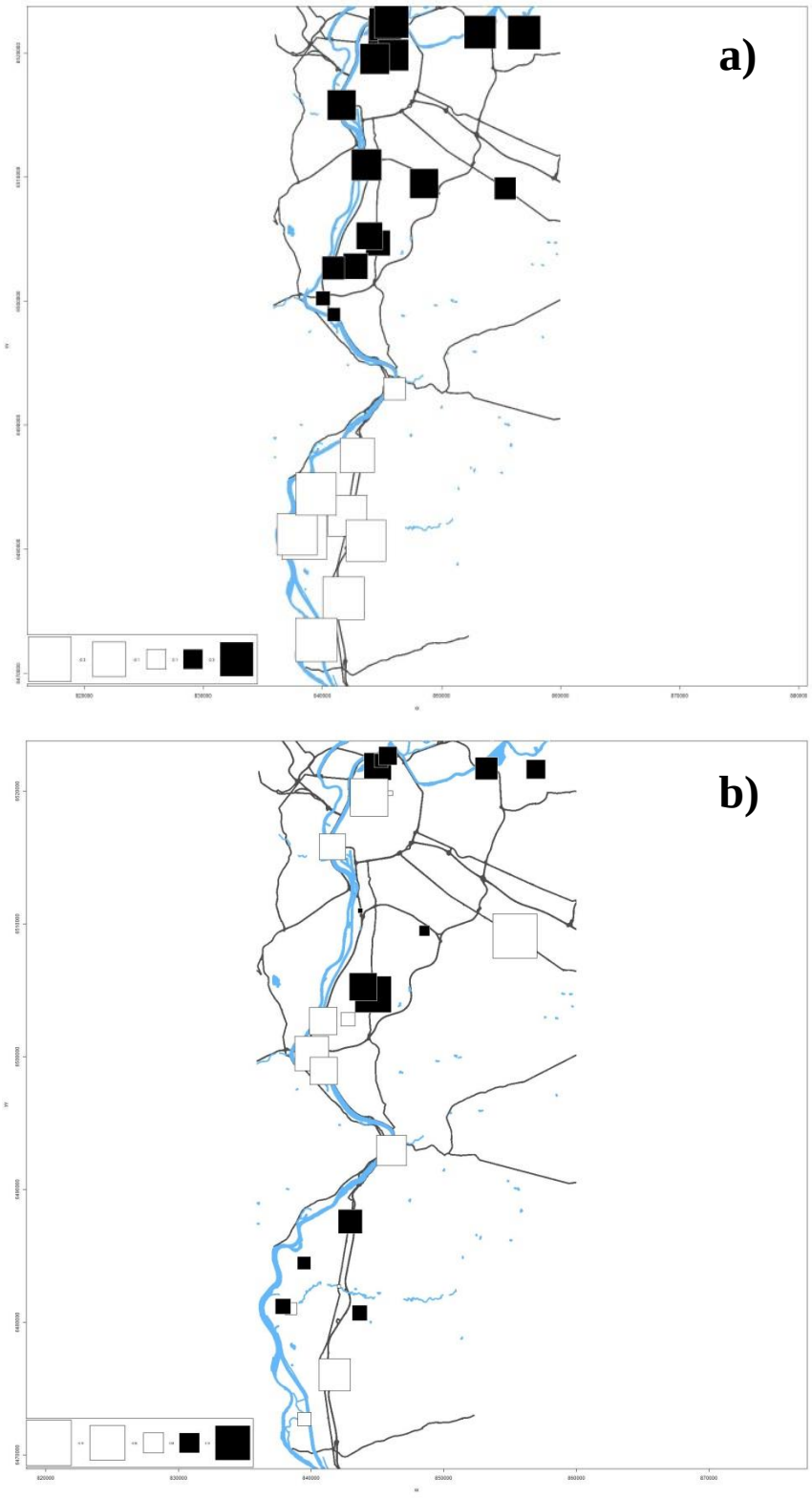


Figure 9 : Projection a) du premier axe de la sPCA, qui décrit les structures globales, et b) du dernier axe de la sPCA, qui décrit les structures locales, sur la carte de la zone d'étude.
Les carrés correspondent aux scores des populations sur les axes de la sPCA.
En bleu : le Rhône et les grandes surfaces d'eau, en gris : le réseau routier primaire.

L'axe de structures globales décrit une structuration nord-sud progressive (avec Vienne comme centre) pouvant correspondre à un isolement par la distance. L'axe des structures locales montre des zones où des populations proches géographiquement sont particulièremet éloignées génétiquement. Pour les populations lyonnaises, cet axe oppose les populations 4, 5 et 6 aux populations 25 et 22, tendance que STRUCTURE faisait également ressortir (figure 8). Il oppose également les populations 10 et 13 de la commune de St Symphorien aux population 3, 14, 15 et 21 de la commune de Chasse et de ses alentours, cette relation est cette fois totalement non corrélée avec les résultats de STRUCTURE (figure 8).

Isolement par la distance

La distance génétique (Da de Nei, Nei et al. 1983) et la distance euclidienne sont corrélées positivement et de manière significative (Test de Mantel, r=0.0993, p=0.0523), indiquant donc un isolement par la distance.

L'autocorrélogramme nous révèle une corrélation génétique positive significative ($p<0.05$) entre les populations de *L. neglectus* pour la deuxième classe de distance, c'est-à-dire 5000 à 10000 m. Ceci signifie qu'il existe une plus forte proximité génétique entre les populations distantes de 5 à 10 km qu'entre les populations moins ou plus éloignées.

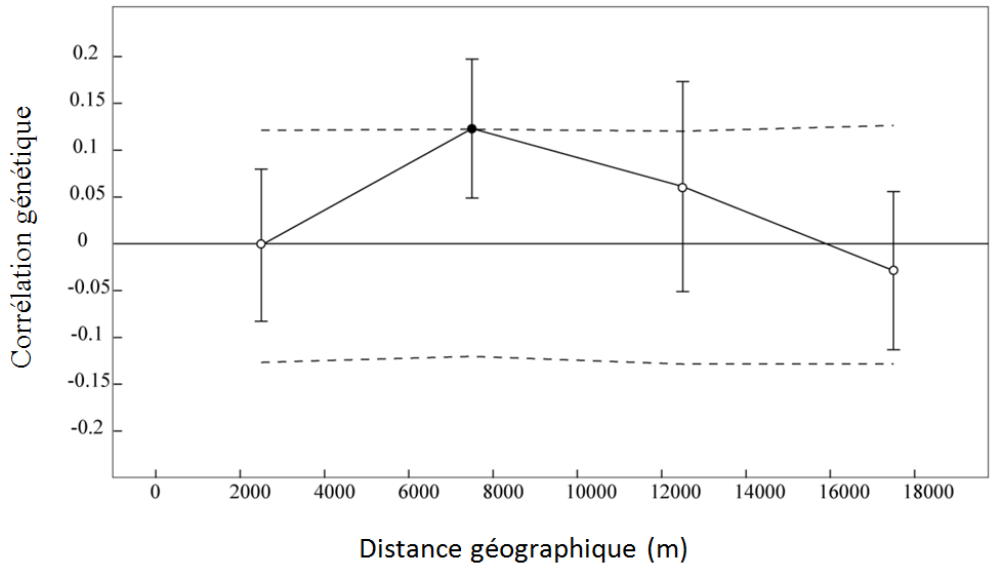


Figure 10: Autocorrélogramme montrant la corrélation génétique observée entre populations en fonction de la classe de distance. Les barres d'erreur représentent l'IC à 95% des valeurs de corrélation observées déterminé par bootstrap (1000 rééchantillonnage) et le lignes pointillées représentent l'intervalle de confiance à 95 % des valeurs de corrélation théoriques sous l'hypothèse nulle d'absence de structuration spatiale. En noir : p-value < 0.05 et en blanc : p-value > 0.05.

Connectivité paysagère

Distance génétique et distance de moindre cout en controlant par la distance euclidienne ne sont pas significativement corrélées pour le scénario 1 où les routes sont considérées comme des corridors, tout comme pour le scénario 2 où les routes sont condérées comme des barrières (Tests de Mantel partiels).

Discussion

Les objectifs de ce travail étaient de mieux comprendre les mécanismes de propagation secondaire de l'espèce invasive *L. neglectus*, déclinés en 1) une étude de la persistance des populations par une approche basée sur la niche écologique et 2) une étude des patrons et mécanismes de dispersion par une approche de génétique des populations.

Pour la persistance, nos résultats montrent que *L. neglectus* est répandue dans toute la vallée du Rhône dans et au sud de Lyon, que l'espèce occupe plutôt des habitats au climat chaud et sec, présentant une forte densité de talus, et proches des grands cours d'eau. Les patrons génétiques de dispersion révèlent l'existence de trois groupes génétiques, dont deux sont spatialement bien ségrégés, avec un possible gradient latitudinal de différenciation génétique, associé à un isolement par la distance significatif. Nos résultats suggèrent en outre un rôle important des activités humaines dans la dispersion de *L. neglectus*, avec une distance moyenne de dispersion de 5 à 10 km inférée à partir de l'autocorrélogramme de Mantel.

Persistance et niche écologique

Comme nous l'avions supposé sur la base de son origine méditerranéenne, *L. neglectus* est plus présente dans les milieux chauds et secs. Roura-Pascual et al. (2004) font la même observation chez la fourmi d'Argentine *L. humile*, à la différence que cette espèce ne supporte pas des températures aussi froides que *L. neglectus* et reste cantonnée au littoral méditerranéen. Ce résultat contredit Pearson & Dawson (2003) selon qui le climat est une variable trop large pour être utilisée à échelle régionale. En effet, malgré la faible amplitude thermique et hygrométrique de notre zone d'étude, nous montrons que les variables climatiques sont utiles pour expliquer la persistance de *L. neglectus* en Rhône-Alpes, ainsi que pour décrire les niches écologiques de plusieurs espèces indigènes comme *L. paralienus*, ou *P. pallidula*.

Bien que les variables topographiques de pente, d'exposition et de rayonnement solaire soient de résolution plus fine que les variables climatiques, elles n'ont pas permis de

définir plus précisément la niche écologique de *L. neglectus*. Toutefois, cette dernière s'est révélée être associée à la présence et la densité de talus. Ces structures artificielles, pour partie associées aux routes, créent localement une forte pente qui augmente l'exposition, la quantité de rayonnement solaire reçu et par conséquent la température au sol. DeMers (1993) décrit l'influence de ce type de structure sur la fourmi *Pogonomyrmex occidentalis* en limite nord de son aire de répartition. Il constate que dans cette zone, l'espèce est uniquement présente dans les fossés bordant les routes et que les nids sont majoritairement localisés sur la pente orientée sud, dont la température matinale peut être supérieure de 3°C à celle du plat adjacent, et qui présenteraient deux avantages pour les fourmis. Elles protègent des vents froids hivernaux, limitant ainsi la mortalité due au gel, et offrent un ensoleillement journalier plus long et plus fort le reste de l'année, permettant aux fourmis de commencer à fourrager plus tôt dans la journée et aux larves de se développer plus rapidement. Le fait que des structures d'echelle métrique ou décamétrique puissent impacter la persistance de *L. neglectus* n'est pas surprenant : en effet, de nombreuses espèces, dont *L. niger*, peuvent construire des dômes de terre d'une trentaine de centimètres de haut, à l'intérieur desquels elles déplacent leur couvain en fonction de la position du soleil (Porter & Tschinkel 1993, Roces & Nuñez 1995), oeufs, larves et cocons étant ainsi placés aux endroits offrant la température de développement optimale. *L. neglectus* ne construisant pas de dômes, elle est donc très dépendante de la forme du terrain et les talus apparaissent comme de véritables refuges climatiques pour cette espèce. *P. pallidula*, espèce méditerranéenne en limite nord d'aire de répartition, est impactée de la même manière que *L. neglectus* par le climat et les talus. Cela renforce encore l'idée que ces structures permettent aux espèces thermophiles de compenser le manque de chaleur dans des zones climatiquement plus froides que leur optimal thermique. Un phénomène analogue a été décrit pour la fourmi d'Argentine aux Etats Unis, où l'écorce d'un arbre indigène absorbe suffisamment d'énergie solaire pour atteindre une température permettant aux fourmis de fourrager même lorsque les températures ambiantes hivernales devraient l'en empêcher (Brightwell & Silverman 2011).

Enfin, *L. neglectus* est plus présente près des cours d'eau. Les zones bordant les cours d'eau sont particulièrement sensibles aux invasions du fait de forts taux de perturbations naturelles et anthropogéniques (Greene 2013). Toutefois, on observe que *L. neglectus* est surtout localisée près du fleuve Rhône, et pas près des autres cours d'eau. Les bords du Rhône s'avèrent être, au sein de notre zone d'étude, à la fois, la zone la plus chaude et la plus dense en terme de réseau routier. Elle constitue potentiellement un environnement idéal à l'invasion

de *L. neglectus*, à la fois au niveau climatique mais également en tant que corridor de dispersion d'origine humaine.

Bien que *L. neglectus* soit régulièrement associée aux habitats urbains (Shultz & Seifert 2005, Espadaler et al. 2007), les densités de bati et de routes n'ont pas affecté sa présence, à l'instar de *L. niger* et du genre *Tetramorium* qui sont visiblement les taxons les moins sensibles au taux d'urbanisation. *L. neglectus* possède vraissemblablement la capacité de persister en milieu urbain dense, mais sous condition de la présence d'arbres assurant la disponibilité en ressources alimentaires (Paris 2005).

La niche écologique de *L. neglectus* n'est pas significativement plus large que par le fait du hasard, ce qui va à l'encontre de notre hypothèse concernant la tolérance des espèces invasives. Toutefois, alors que les préférences environnementales de *L. neglectus* et *P. pallidula* apparaissent similaires, cette dernière est moins tolérante que *L. neglectus*; ce qui suggère que *L. neglectus* possède tout de même une niche plus large que des espèces présentant des préférences écologiques proches.

Si certains facteurs affectent la persistance de *L. neglectus*, nos analyses montrent cependant qu'une grande quantité de variabilité, au minimum 74%, reste inexpliquée pour *L. neglectus* et pour les taxons natifs (Tableau 2). Le même phénomène est observé dans l'étude de Korsu et al. (2011) sur l'invasion du saumon de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) en Finlande mais les auteurs ne discutent pas ce point. Cette grande quantité de variance résiduelle peut provenir de l'absence, dans notre analyse, de facteurs importants dans la définition des niches écologiques des fourmis. L'utilisation d'information liées à la communauté végétale, telle que la présence d'espèces productrices de nectar ou suceptibles de porter des pucerons (qui constituent des sources alimentaires très importantes pour *L. neglectus*) apparait pertinente dans l'étude de la niche écologique des espèces natives et de *L. neglectus* (Paris 2005). La nature du sol est également un facteur important pour le succès invasif, Way et al. (1997) montrent ainsi qu'il affecte la propagation de *L. humile* de manière directe, bien qu'inexpliquée, et indirecte, en interaction avec la végétation et les espèces natives compétitrices, *Pheidole pallidula* et *Crematogaster scutellaris*.

Dispersion et structure génétique

Le patron de différenciation spatiale des populations échantillonnées par l'analyse de regroupement bayesien de STRUCTURE décrit trois groupes génétiquement homogènes. Bien que cette analyse ne fasse aucun *a priori* spatial, deux de ces groupes apparaissent structurés géographiquement (Figure 8: vert au nord et bleu au sud) et le troisième est présent

dans toute la région échantillonnée. Toutefois, la moitié des populations présente des individus assignés à différents groupes, ce qui empêche d'associer ces populations à un groupe précis. Par ailleurs, l'ACP spatialisée révèle également une structuration génétique opposant un groupe nord et un groupe sud (figure 9 a), ainsi que des structures locales (figure 9 b), dénotant la proximité géographique de populations génétiquement éloignées. Bien que faiblement significatif, un signal d'isolement par la distance a été détecté, témoignant d'un gradient de différenciation génétique le long de la zone envahie. Cette corrélation est d'ailleurs précisée par l'autocorrélogramme qui révèle une plus forte similarité génétique entre les populations distantes de 5 à 10 km plutôt qu'au sein des autres classes de distance. Ces informations permettent d'envisager deux hypothèses pour le déroulement de l'invasion de *L. neglectus* à échelle régionale.

Une première hypothèse est que deux ou trois populations ont été introduites dans la zone étudiée et se sont chacune propagées à partir de leur foyer d'introduction. Les mélanges génétiques inférés par l'analyse bayésienne seraient alors le résultat de flux de gènes entre ces populations, au niveau de zones de rencontre des fronts d'invasion, qui seraient dans notre cas, au niveau de la commune de Chasse, ce qui correspond aux populations 3, 10, 13, 14, 15 et 21. Ces populations présentent en effet des profils variés en termes de proportions d'appartenance aux trois groupes inférés par Structure. Dans ce type de situation avec introductions multiples, Shoemaker et al. (2006) expliquent la faiblesse du signal d'isolement par la distance qu'ils détectent chez *Solenopsis invicta* par des évènements différents d'introduction proches permettant des flux de gènes entre populations génétiquement différentes.

Une deuxième hypothèse est qu'une seule introduction ait eut lieu, suivi d'une propagation secondaire conduisant *L. neglectus* à envahir toute la zone. Ce scénario serait également corrélé à l'observation d'isolement par la distance et la faiblesse du signal pourrait être expliquée par un brassage dû à des distances de dispersion très variables et multidirectionelles. Plus simplement, l'explication pourrait provenir d'une relation non linéaire entre la distance géographique euclidienne et la distance génétique, comme le suggèrent les résultats de l'autocorrélogramme. L'observation de groupes génétiquement différenciés pourrait être le résultat de phénomènes aléatoires de goulots d'étranglements successifs lors d'événements de dispersion, entraînant à la fois des pertes de diversité génétique et des changements de fréquences alléliques (Dlugosh & Parker, 2008).

Nos résultats ne nous permettent pas trancher entre ces deux hypothèses, mais les connaissances actuelles sur l'écologie et l'histoire invasive de *L. neglectus* privilégient le

second scénario. Tout d'abord parce que, *L. neglectus* n'effectuant pas de vols nuptiaux (Espadaler & Rey 2001, Schultz & Seifert 2005), l'hypothèse de flux de gènes entre populations est difficile à défendre, même s'il reste la possibilité d'une dispersion par les mâles, qui ont conservé la capacité de voler. De surcroit, Ugelvig et al. (2008) soulignent que les populations européennes de *L. neglectus* sont vraisemblablement issues d'un très faible nombre d'introductions indépendantes. La probabilité d'avoir deux ou trois événements d'introduction dans une petite zone géographique semble par conséquent assez faible, mais pas complètement impossible.

Enfin, nos résultats suggèrent que la dispersion de *L. neglectus* au sein de la zone d'étude s'effectue par sauts à une distance moyenne de l'ordre de 5 à 10 km, ce qui correspond assez précisément aux travaux de Espadaler et al. (2007) qui estiment, en utilisant la méthode de Suarez et al. (2001), qui tient compte de l'âge des populations et des distances entre elles, la distance de dispersion par saut majoritairement entre 1 et 10 km. En plus de renforcer l'hypothèse de sa dispersion quasi exclusive par les activités humaines, ce résultat rend réaliste la colonisation de toute la zone à partir d'un seul foyer d'introduction. Ward (2005) tire des conclusions similaires sur la dispersion d'origine humaine de la fourmi d'Argentine en Nouvelle Zélande et estime la distance de dispersion minimale moyenne de cette espèce à environ 10 km.

Ce type de dispersion saltatoire d'origine humaine s'effectue vraissemblablement par des transports de sol, de matériaux ou de végétaux le long d'axes routiers. Nous ne sommes toutefois pas parvenus à démontrer un rôle direct de ces éléments paysagers dans la structuration génétique des populations de *L. neglectus*, ce qui sous entend que les dynamiques de dispersion le long de ce type d'axes sont complexes et peuvent dépendre de facteurs non mesurés. King et al. (2009) montrent ainsi que *Solenopsis invicta* est dispersée par des transports de terre issus de remaniements de la chaussée mais que cette dispersion s'effectue plutôt à partir d'un foyer central constitué par une zone de dépôt provisoire de terre plutôt que de manière linéaire. Cette étude est également particulièrement intéressante car elle offre un deuxième regard sur l'importance des bords routiers, et par conséquent des talus, dans la dispersion de *L. neglectus*. Ces structures sont en effet régulièrement entretenues et sujettent au déplacement de terre. Elle pourraient alors jouer un double rôle dans la propagation de *L. neglectus* en augmentant à la fois sa probabilité de dispersion et de persistance. De plus, si les observations de ces auteurs ne s'avèrent pas seulement anecdotiques, la centralisation et la réutilisation de terre contaminée pourraient multiplier exponentiellement la vitesse de propagation des populations invasives à l'échelle locale.

Il faut encore ajouter à ceci, les nombreuses observations faisant état du transport avec des végétaux en pots de différentes espèces de fourmis invasives dont *L. humile* (Newel & Barber 1913), *Pheidole anastasii* et *Pheidole punctatissima* (Birkemoe & Aak 2008) ou encore *Wasmannia auropunctata* (Kirschenbaum & Grace 2007). Plus anecdotiquement, à l'occasion d'échantillonage en 2012 sur la population numéro 13, nous avons pu assister à l'enlèvement de grandes quantités de terre, contenant des nids entiers de *L. neglectus*, par une entreprise de terrassement implantée dans le département de la Loire.

Les résultats obtenus laissent encore beaucoup de questions ouvertes, tant pour la persistance que pour la dispersion de *L. neglectus*. L'utilisation de données sur les communautés végétales, récoltées sur le terrain lors des deux campagnes de 2011 et 2012, mais non encore dépouillées, permettrait de mieux caractériser les ressources disponibles pour *L. neglectus*. La combinaison de ces données floristiques avec de l'imagerie satellite multibande à très haute résolution permettrait de mieux caractériser l'urbanisation et le degré d'artificialisation des habitats, par rapport à nos mesures assez rudimentaires sur la densité de bati et de routes. Pour la dispersion, échantillonner davantage de populations, avec davantage d'individus génotypés, avec des marqueurs plus nombreux ou plus polymorphes augmenterait la précision des analyses bayésiennes comme des analyses spatiales (Prunier et al., soumis) et permettrait aussi de préciser le nombre d'introductions dans la région. Pour ce dernier point, une approche comportementale, par l'analyse des patrons d'aggresion entre ouvrières provenant de colonies différentes est en cours et devrait permettre de vérifier l'éventualité de deux introductions dans la région, à l'image encore des résultats obtenus sur la fourmi d'Argentine (Giraud et al. 2002).

La propagation secondaire est une série de processus complexes et non linéaires, qui résistent à des explications trop simples. Notre travail n'est cependant qu'un premier pas et la combinaison d'une approche SDM niche-centrée de la persistance et d'une approche de la dispersion par l'outil de la génétique du paysage promettent cependant, avec les moyens adéquats, de révéler dans le détail les mécanismes des processus invasifs.

REFERENCES

Alpert, P., Bone, E., & Holzapfel, C. (2000). Invasiveness , invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 3(1996), 52–66.

Ascunce M.S., Yang, C-C., Oakey, J., Calcaterra, L., Wu, W-J., Shih, C-J., Goudet, J., Ross, K.G., Shoemaker, D. (2011). Global invasion history of the fire ant Solenopsis invicta. Science 331:1066–1068

Basille, M., Herfindal, I., Santin-Janin, H., Linnell, J. D. C., Odden, J., Andersen, R., Arild Høgda, K., et al. (2009). What shapes Eurasian lynx distribution in human dominated landscapes: selecting prey or avoiding people? Ecography, 32(4), 683–691. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05712.x

Berthouly, C., Do Ngoc, D., Thévenon, S., Bouchel, D., Van, T. N., Danes, C., Grosbois, V., et al. (2009). How does farmer connectivity influence livestock genetic structure? A case-study in a Vietnamese goat population. Molecular ecology, 18(19), 3980–91. doi:10.1111/j.1365-294X.2009.04342.x

Bertolino, S., Ingegno, B., and Girardello, M. (2010). Modelling the habitat requirements of invasive Eastern Cottontail (Sylvilagus floridanus) introduced to Italy. European Journal of Wildlife Research, 57(2), 267–274. doi:10.1007/s10344-010-0422-9

Birkemoe,T. and Aak, A. (2008). Indoor infestations of two imported ant species (Pheidole anastasii Mayr, 1870 and Pheidole punctatissima Emery, 1896) (Hymenoptera, Formicidae) in Norway. Norw. J. Entomol. 55, 45–47.

Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U., et al. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. Trends in ecology and evolution, 26(7), 333–9. doi:10.1016/j.tree.2011.03.023

Brightwell, R. J., and Silverman, J. (2011). The Argentine ant persists through unfavorable winters via a mutualism facilitated by a native tree. Environmental entomology, 40(5), 1019–26. doi:10.1603/EN11038

Calenge, C. (2006). The package "adehabitat" for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. Ecological Modelling, 197(3-4), 516–519. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017

Callaway, R. M., and Maron, J. L. (2006). What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years? Trends in ecology and evolution, 21(7), 369–74. doi:10.1016/j.tree.2006.04.008

Casquet, J., Thebaud, C., and Gillespie, R. G. (2012). Chelex without boiling, a rapid and easy technique to obtain stable amplifiable DNA from small amounts of ethanol-stored spiders. Molecular ecology resources, 12(1), 136–41. doi:10.1111/j.1755-0998.2011.03073.x

Cheptou, P.O., Carrue, O., Rouifed, S., Cantarel, A. (2008). Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed Crepis sancta. Proceedings of the National Academy of Sci- ences USA 105: 3796–3799. doi:10.1073/pnas.0708446105.

Chessel, D., Dufour, A. and Thioulouse, J. (2004) The ade4 package. R news.

Condit, R., Chisholm, R. A., Hubbell, S. P. (2012) Thirty Years of Forest Census at Barro Colorado and the Importance of Immigration in Maintaining Diversity. PLoS ONE 7(11): e49826. doi:10.1371/journal.pone.0049826

Cooper Jr, W. E., and Pérez-Mellado, V. (2012). Historical influence of predation pressure on escape by Podarcis lizards in the Balearic Islands. Biological Journal of the Linnean Society, 107(2), 254–268. doi:10.1111/j.1095-8312.2012.01933.x

Cremer, S., Ugelvig, L. V, Drijfhout, F. P., Schlick-steiner, B. C., Florian, M., Seifert, B., Hughes, D. P., et al. (2008). The Evolution of Invasiveness in Garden Ants. PLoS ONE, 3(12). doi:10.1371/journal.pone.0003838

Crespo-Pérez, V., Rebaudo, F., Silvain, J.-F., and Dangles, O. (2011). Modeling invasive species spread in complex landscapes: the case of potato moth in Ecuador. Landscape Ecology, 26(10), 1447–1461. doi:10.1007/s10980-011-9649-4

Davis, M.A. (2009). Invasion Biology. Oxford Univ Press, Oxford, 244 p.

DeMers, M. N. (1993). Roadside ditches as corridors for range expansion of the western harvester ant (*Pogonomyrmex occidentalis* Cresson). Landscape Ecology, 8(2), 93–102. doi:10.1007/BF00141589

Dlugosch, K. M., Parker, I. M. (2007). Molecular and quantitative trait variation across the native range of the invasive species Hypericum canariense: evidence for ancient patterns of colonization via pre-adaptation? Molecular Ecology, 16(20):4269-4283.

Doledec, S., D. Chessel, and C. Gimaret-Carpentier. (2000). Niche separation in community analysis: a new method. Ecology 81:2914–2927.

Dray, S. and Dufour, A.B. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. Journal of Statistical Software, 22, 1–20

Earl, D.A., vonHoldt, B.M. (2012). STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. Conservation Genetics Resources, 4:359-361.

Elith, J., and Leathwick, J. R. (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 40(1), 677–697. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159

Elton, C. (1958). The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London, United Kingdom.

Espadaler, X. and S. Rey (2001). Biological constraints and colony founding in the polygynous invasive ant Lasius neglectus(Hymenoptera, Formicidae). Insectes soc. 48: 159-164

Espadaler X, Tartally A, Schultz R, Seifert B, Nagy C (2007) Regional trends and preliminary results on the local expansion rate in the invasive garden ant, Lasius neglectus (Hymenop- tera, Formicidae) Insectes Sociaux 54: 293–301

Evanno G., Regnaut S., Goudet J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. Molecular Ecology, 14:2611-2620.

Ficetola, G. F., Thuiller, W., & Miaud, C. (2007). Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species - the American bullfrog. Diversity and Distributions, 13(4), 476–485. doi:10.1111/j.1472-4642.2007.00377.x

Fitzgerald, K., Heller, N., & Gordon, D. M. (2012). Modeling the spread of the Argentine ant into natural areas: Habitat suitability and spread from neighboring sites. Ecological Modelling, 247, 262–272. doi:10.1016/j.ecolmodel.2012.07.036

Freckleton, R. P., Dowling, P. M., Dulvy, N. K. (2006). Stochasticity, nonlinearity and instability in biological invasions. In Cadotte M. W., McMahon S. M. & Fukami T. (eds.), Conceptual ecology and invasions biology: reciprocal approaches to nature. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 125–146.

Giraud, T; Pedersen, JS; Keller, L (2002) Evolution of supercolonies: The Argentine ants of southern Europe, PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE UNITED STATES OF AMERICA , 99 (9) 6075-6079

Greene, S. L. (2013). A ROADMAP FOR RIPARIAN INVASION RESEARCH. River research and applications. doi:10.1002/rra

Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling, 135(2-3), 147–186. doi:10.1016/S0304-3800(00)00354-9.

Heisler, G. M., Brazel, A. J. (2010). The urban physical environment: temperature and urban heat islands. Chapter 2. In: Aitkenhead-Peterson, Jacqueline; Volder, Astrid, eds. Urban Ecosystem Ecology. Agronomy Monograph 55. Madison, WI: American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America: 29-56.

Higgins, S. I., Richardson, D. M., Cowling, R. M., Trinder-Smith, T. H. (1999). Predicting the Landscape-Scale Distribution of Alien Plants and Their Threat to Plant Diversity. Conservation Biology, 13(2), 303–313. doi:10.1046/j.1523-1739.1999.013002303.x

Hijmans, Cameron, Parra, Jones, Jarvis (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology 25: 1965-1978. http://www.worldclim.org

Hirzel, A.H., Hausser, J., Chessel, D., Perrin, N.(2002). Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat suitability maps without absence data? Ecology 83, 2027–2036.

Hooten, M.B.,Wikle, C.K., Dorazio, R.M., Royle, J.A. (2007). Hierarchical spatiotemporal matrix models for char- acterizing invasions. Biometrics 63:558–67.

Hulme, P. E., Bacher, S., Kenis, M., Klotz, S., Kühn, I., Minchin, D., Nentwig, W., et al. (2008). Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. Journal of Applied Ecology, 45(2), 403–414. doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01442.x

Iverson, L.R., Prasad, A.M., Bossenbroek, J., Sydnor, D., Schwartz, M.W. (2009). Modeling potential movements of an ash threat: the emerald ash borer. In Advances in Threat Assessment and Their Application to Forest and Rangeland Management. http://www.threats.forestencyclopedia.net, ed. J Pye,MRaucher

Johnson, L.E., Bossenbroek, J.M., Kraft, C.E.(2006). Patterns and pathways of the post-establishment spread of non-indigenous aquatic species across multiple spatial and temporal extents: the slowing invasion of inland lakes by the zebra mussel. Biological Invasions 8: 475-489.

Johnson, L.E., Brawley, S.H., Adey, W.H. (2012). Secondary spread of invasive species: historic patterns and underlying mechanisms of the continuing invasion of the European rockweed Fucus serratus in eastern North America. Biological Invasions 14:79-97.

Jombart T. (2008). adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. Bioinformatics, 24:1403-1405.

Kalinowski, S.T. (2005) HP-Rare: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic diversity. Molecular Ecology Notes 5:187-189.

King, J. R., Tschinkel, W. R., and Ross, K. G. (2008). A case study of human exacerbation of the invasive species problem: transport and establishment of polygyne fire ants in Tallahassee, Florida, USA. Biological Invasions, 11(2), 373–377. doi:10.1007/s10530-008-9254-x

Kirschenbaum, R., & Grace, J. K. (2007). Agonistic Interactions of Four Ant Species Occurring in Hawaii with Coptotermes formosanus (Isoptera : Rhinotermitidae). Sociobiology, 50(2), 643–651.

Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: predicting invaders. Trends in ecology & evolution, 16(4), 199–204.

Kowarik, I., & von der Lippe, M. (2011). Secondary wind dispersal enhances long-distance dispersal of an invasive species in urban road corridors. NeoBiota, 9, 49. doi:10.3897/neobiota.9.1469

Krushelnycky, P.D., L.L. Loope and S.M. Joe. 2004. Limiting spread of a unicolonial invasive insect and characterization of seasonal patterns of range expansion. Biological Invasions 6: 47-57.

Krushelnycky, P.D., L.L. Loope and N.J. Reimer. 2005. The ecology, policy and management of ants in Hawaii. Proceedings of the Hawaiian Entomological Society 37: 1-25.

Lambdon, P.W., Pyšek, P., Basnou, C. et al. (2008) Alien flora of Europe: species diversity, geographical pattern and research needs.Preslia, 80, 101–149.

Leung, B., & Mandrak, N. E. (2007). The risk of establishment of aquatic invasive species: joining invasibility and propagule pressure. Proceedings. Biological sciences / The Royal Society, 274(1625), 2603–9. doi:10.1098/rspb.2007.0841

Levine, J. & D'Antonio, C.M. (1999) Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. Oikos, 87, 15–26.

Lockwood J. L., Cassey P. & Blackburn T. (2005): The role of propagule pressure in explaining species invasions. – Trends Ecol. Evolut. 20: 223–228.

Lockwood, J.L., Hoopes, M.F. and Marchetti, M.P. (2013), Invasion Ecology, Wiley-Blackwell, Chichester, 444 pages

Lombaert, E., Guillemaud, T., Cornuet, J.M., Malausa, T., Facon, B. & Estoup, A. (2010). Bridgehead effect in the worldwide invasion of the biocontrol harlequin ladybird. PLoS ONE, 5, e9743.

Loo, S. E., Mac Nally, R., O'Dowd, D. J., Thomson, J. R., & Lake, P. S. (2008). Multiple scale analysis of factors influencing the distribution of an invasive aquatic grass. Biological Invasions, 11(8), 1903–1912. doi:10.1007/s10530-008-9368-1

Loope, L.L. & Mueller-Dombois, D. (1989) Character- istics of invaded islands, with special reference to Hawaii. Biological invasions: a global perspective. (eds. J.A. Drake, H.A. Mooney, F. DiCastri pp. 257–280. Wiley, Chichester.

Lowe, S., Browne, M. & Boudjelas, S. (2000) 100 of the world's worst invasive alien species. Aliens, 12, S1–S12.

Lyons, D.A. and Scheibling, R.E. (2009) Range expansion by invasive marine algae: rates and patterns of spread at a regional scale. Diversity and Distributions, 15, 762–775.

Mackey, B.G. and Lindenmayer, D.B. (2001). Towards a hierarchical framework for modelling the spatial distribution of animals. Journal of Biogeography 28: 1147-1166.

Mantel N. (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. Cancer Research, 27, 209– 220.

Nagy, C., Tartally, A., Vilisics, F., Merkl, O., Szita, É., Szél, G., Podlussány, A., Rédei, D., Csösz, S., Pozsgai, G., Szövény, G., Markó, V. (2009). Effects of the invasive garden ant, Lasius neglectus Van Loon, Boomsma et Andrásfalvy, 1990 (Hymenoptera, Formicidae) on arthropod assemblages: pattern analyses in the type supercolony. Myrmecological News 12: 171-181.

Nei, M., Tajima, F., & Tateno, Y. (1983). Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. Journal of Molecular Evolution, 19(2), 153–170. doi:10.1007/BF02300753

Newell, W., Barber, T.C. (1913). The Argentine ant. Bur. Entomol. Bull. 122:1–98

Oskarsson, M. C. R., Klütsch, C. F. C., Boonyaprakob, U., Wilton, A., Tanabe, Y., & Savolainen, P. (2012). Mitochondrial DNA data indicate an introduction through Mainland Southeast Asia for Australian dingoes and Polynesian domestic dogs. Proceedings. Biological sciences / The Royal Society, 279(1730), 967–74. doi:10.1098/rspb.2011.1395

Paris, C.I. and Espadaler, X. (2009). Honeydew collection by the invasive garden ant *Lasius neglectus* versus the native ant *L. grandis.* Arthropod-Plant Interactions 3: 75-85

Paris, C. (2005). Mutualismo de la hormiga invasora *Lasius neglectus* (Hymenoptera: Formicidae) y el áfido *Lachnus roboris*(Homoptera: Lachnidae) en un encinar urbano. Ms Thesis UAB (in spanish)

Passera, L. (1994) Characteristics of tramp species. In: Williams DF, ed. Exotic Ants: Biology, Impact, and Control of Introduced Species. Boulder, Colorado: Westview Press. pp 23–43.

Pauchard, A., Shea, K. (2006) Integrating the study of non-native plant invasions across spatial scales. Biol Invasions 8:399–413. doi:10.1007/s10530-005-6419-8

Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C.C., Alexander, J., Edwards, P.J., Arévalo, J.R., Cavieres, L., Guisan, A., Haider, S., Jakobs, G., McDougall, K., Millar, C.I., Naylor, B.J., Parks, C.G., Rew, L.J., & Seipel, T. 2009. Ain't no mountain high enough: Plant invasions reaching high elevations. Frontiers in Ecology and the Environment 7:479-486.

Peakall, R. and Smouse, P.E. (2006) GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6, 288-295.

Pearson, R.G., Dawson, T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? Glob Ecol Biogeogr 12:361–371. doi:10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x

Phillips, B. L., Brown, G. P., Webb, J. K., and Shine, R. (2006). Invasion and the evolution of speed in toads. Nature, 439(7078), 803. doi:10.1038/439803a

Pimentel, D., Zuniga, R., Morrison, D. (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. Ecol Econ 52:273–288

Porter, S., & Tschinkel, W. (1993). Fire ant thermal preferences: behavioral control of growth and metabolism. Behavioral Ecology and Sociobiology, 32(5), 321–329. doi:10.1007/BF00183787

Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnely, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics, 155:945-959.

Prunier, J., Kaufmann, B., Fenet, S., Picard, D., Pompanon, F., Joly, P., Lena, J.P. (submitted) Optimizing the trade-off between spatial and genetic sampling efforts in patchy populations: towards a better assessment of functional connectivity using an individual-based sampling scheme.

Pyšek, P., Jarošík, V., Müllerová, J., Pergl, J., Wild, J. (2008). Comparing the rate of invasion by Heracleum mantegazzianum at continental, regional, and local scales. – Diversity & Distributions 14: 355-363.

R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rabitsch, W. (2011). The hitchhiker's guide to alien ant invasions. BioControl. 56:551–572. doi:10.1007/s10526-011-9370-x

Rey, S., Espadaler, X. (2004). Area-wide management of the invasive garden ant Lasius neglectus (Hymenoptera : Formicidae) in northeast Spain. Journal of agricultural and urban entomology. 21, 2, 99-112.

Richardson D. M. & Pyšek P. (2006): Plant invasions: Merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. – Progress in Physical Geography 30: 409–431.

Richardson, D.M., PyÍek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D. & West, C.J. (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Diversity and Distributions, 6, 93–107.

Roces, F., Núñez, J.A. (1995). Thermal sensitivity during brood care in workers of two Camponotus ant species: circadian variation and its ecological correlates. Journal of Insect Physiology 41:659-669.

Roura-Pascual, N., Brotons, L., Peterson, A.T. (2009) Consensual predictions of potential distributional areas for invasive species: a case study of Argentine ants in the Iberian Peninsula. Biol Invasions 11:1017–1031.

Roura-Pascual (2007) PhD – Predicting Argentine ant distribution across spatial scales via ecological niche models, Universitat de Girona.

Roura-Pascual, N., Suarez, A., Gómez, C., Pons, P., Touyama, Y., Wild, A.L., Peterson, A.T. (2004) Geographic potential of Argentine ants (Linepithema humile Mayr) in the face of global climate change. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 271(1557): 2527-2534

Ruiz, G.M. and Carlton, J.T. (2003c). Invasion vectors: a conceptual framework for management. In: Invasive Species: Vectors and Management Strategies, GM Ruiz and JT Carlton (editors), pp. 459-504. Island Press, Washington.

Schultz, R. & B. Seifert. (2005). *Lasius neglectus* (Hymenoptera: Formicidae) -a widely distributed tramp species in Central Asia.Myrmecologische Nachrichten 7: 47-50.

Seifert B (2000). Rapid range expansion in *Lasius neglectus* (Hymenoptera, Formicidae)- an Asian invader swamps in Europe. Deut Entomol Z 47: 173-179.

Seifert (2007). Die Ameisen mittelund Nordeuropas. 104-105

Semmens, B.X., Buhle, E.R., Salomon, A.K., Pattengill-Semmens, C.V. (2004). A hotspot of non-native marine fishes: evidence for the aquarium trade as an invasion pathway. Marine Ecology Progress Series 266: 239-244, doi:10.3354/meps266239

Shoemaker, D. D., DeHeer, C. J., Krieger, M. J. B., Ross, K. G. (2006) Population genetics of the invasive fire ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) in the UnitedStates. Ann. Entomol. Soc. Am. 99, 1213–1233.

Simberloff, D., Farr J.A., Cox J. and Mehlman D.W. 1992. Movement corridors: conservation bargains or poor investments? Conserv. Biol. 6: 493–504.

Smouse, P.E., Peakall, R. (1999). Spatial autocorrelation analysis of individual multiallele and multilocus genetic structure. Heredity 82, 561-573.

Sorensen, A. E. 1986. Seed dispersal by adhesion. Annual Review of Ecol- ogy and Systematics 17: 443–463.

Steiner, F. M., Schlick-Steiner, B. C., Moder, K., Stauffer, C., Arthofer, W., Buschinger, A., Espadaler, X., Christian, E., Einfinger, K., Lorbeer, E., Schafellner, C., Ayasse,M., Crozier, R. (2007). Abandoning aggression but maintaining self-nonself discrimination as a first stage in ant supercolony formation. Current biology : CB, 17(21), 1903–7. doi:10.1016/j.cub.2007.09.061

Suarez, A.V., Holway, D.A., Case, T.J. (2001). Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: insights from Argentine ants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98:1095–100.

Tartally, A. (2006). Long term expansion of a supercolony of the invasive garden ant *Lasius neglectus* (Hymenoptera: Formicidae). Myrmecologische Nachrichten 9: 21-25

Tartally, A., E. Hornung & X. Espadaler, (2004). The joint introduction of *Platyarthrus schoblii* (Isopoda: Oniscidea) and *Lasius neglectus* (Hymenoptera: Formicidae) into Hungary. Myrmecologische Nachrichten 6: 61-66.

Thioulouse, J., Chessel, D., Champely, S. (1995) Multivariate analysis of spatial patterns: a unified approach to local and global structures. Environmental and Ecological Statistics, 2, 1– 14.

Thuiller, W., Albert, CH., Dubuis, A., Randin, C. & Guisan, A. (2010) Variation in habitat suitability models do not always relate to variation in species' plant functional traits. Biology Letters, 6, 120:123

Tilman, D. (1997) Community invisibility, recruitment limi- tation, and grassland biodiversity. Ecology, 78, 81–92.

Ugelvig, L.V., Drijfhout, F. P., Kronauer,D. J. C., Boomsma, J. J., Pedersen, J. S. & Cremer, S. (2008) The introduction history of invasive garden ants in Europe: integrating genetic, chemical and behavioural approaches. BMC Biol. 6, 11. (doi:10.1186/1741-7007-6-11)

Van Loon, A.J., Boomsma, J.J., Andrasfalvy, A. (1990). A new polygynous Lasius species (Hymenoptera: Formicidae) from central- Europe. 1. Description and general biology. Insect Soc. 37:348–62.

Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. The Quarterly review of biology, 85(2), 183–206.

Ward, D. F., and R. J. Harris. (2005). Invasibility of native habitats by Argentine ants, Linepithema humile, inNewZealand.NewZealand Journal of Ecology 29:215–219.

Way, M. J., Cammell, M. E., Paiva, M. R., & Collingwood, C. (1997). Distribution and dynamics of the Argentine ant Linepithema (Iridomyrmex) humile (Mayr) in relation to vegetation, soil conditions, topography and native competitor ants in Portugal. Insectes Sociaux, 44(4), 415–433. doi:10.1007/s000400050062

Westcott, D.A., Setter, M., Bradford, M.G., McKeown, A. & Setter, S. (2008) Cassowary dispersal of the invasive pond apple in a tropical rainforest: the contribution of subordinate dispersal modes in invasion. Diversity and Distributions, 14, 432–439.

Wetterer, J. K. (2009). Worldwide spread of the ghost ant , Tapinoma melanocephalum (Hymenoptera : For- micidae). Myrmecological News, 12, 23–33.

Williamson, M. (1996). Biological invasions. Chapman & Hall, London.

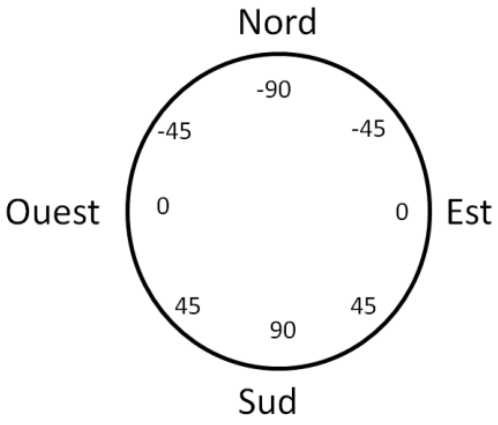
Wilson, J.R.U., Dormontt, E.E., Prentis, P.J., Lowe, A.J. & Richardson, D.M. (2009) Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. Trends in Ecology & Evolution, 24, 136–144.

Wilson, E. E., Mullen, L. M., & Holway, D. a. (2009). Life history plasticity magnifies the ecological effects of a social wasp invasion. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106(31), 12809–13. doi:10.1073/pnas.0902979106

Wright S (1943) Isolation by distance. Genetics 28: 114–138.

ANNEXES

Annexe 1 : Méthode de calcul de l'exposition sous l'hypothèse qu'une orientation au nord est négative pour les fourmis tandis qu'une exposition au sud est bénéfique.



Annexe 2 : Traits biologiques des taxons échantillonnés. « Code » = code utilisé dans le tableau XXX. « Taxon »: nom complet du genre ou de l'espèce ; « Nombre d'espèces » : nombre d'espèce du taxon ; « thermophilie : préférences thermiques pour l'établissement des nid, en 5 classes, (classe 1 la plus chaude, classe 5 la plus froide) ; « N reines » : nombre de reines présentes dans les colonies (M = 1 reine, P = plusieurs reines, PP = de très nombreuses reines) ; « taille des colonies » en ordre de grandeur du nombre d'ouvrières ; « taille des ouvrières » : taille minimale et maximale, en mm. Données tirées de Seifert 2007.

Code	Taxon	Nombre d'espèces	Thermophilie	N. reines	Taille des colonies	Taille des ouvrières
cre_scu	*Crematogaster scutellaris*	1	1	M	10^4	4
for_xxx	*Formica sp.*	2	4	P	10^3	4-7
las_ali	*Lasius alienus*	1	4	M	10^4	4
las_ema	*Lasius emarginatus*	1	4	M	10^4	4-5
las_neg	*Lasius neglectus*	**1**	**3?**	**PP**	**-**	**3-4**
las_nig	*Lasius niger*	1	5	M	10^4	4-5
las_par	*Lasius paralienus*	1	3	M	10^4	4-5
mes_str	*Messor structor*	1	2	P	10^4-10^5	2-8
phe_pal	*Pheidole pallidula*	1	1	M-P	10^4-10^5	2-4
pla_xxx	*Plagiolepis sp.*	2	2	P	10^4	2
tap_xxx	*Tapinoma sp.*	2	3	P	103-10^4	2-4
tet_xxx	*Tetramorium sp.*	3	2	M	10^4-10^5	2-4

Annexe 3 : Caractéristiques des marqueurs utilisés, dans l'ordre des colonnes : nom (*Microsatellite*), origine des amorces (*Référence*), *Fluorochrome* associé à l'amorce, *Mix* d'amplification, Tailles minimales et maximales des allèles détectés en paires de bases (*Taille (en bp)*), *Nombre d'allèles détectés* sur l'ensemble des 26 populations échantillonnées.

Microsatellite	**Référence**	**Fluorochrome**	**Mix**	**Taille (en bp)**	**Nombre d'allèles détectés**
Lng-1	Ugelvig et al. 2008	HEX (Sigma)	2	200-216	6
Lng-3	Ugelvig et al. 2008	PET (Applied Biosystems)	1	105-117	2
L1-5	Fjerdingstad et al. 2003	6-FAM (Sigma)	3	276-296	9
L10-174	Fjerdingstad et al. 2003	PET (Applied Biosystems)	4	220-286	15
La32f	Steiner et al. 2007	HEX (Sigma)	1	337-353	4
La33b	Steiner et al. 2007	NED (Applied Biosystems)	1	213-221	3
La35h	Steiner et al. 2007	6-FAM (Sigma)	1	209	1
La36d	Steiner et al. 2007	NED (Applied Biosystems)	2	138-140	2

Annexe 4: Valeurs de rugosité de chaque élément paysager pour chaque scénario. Seule la rugosité de la route est modifiée entre les scénarios 1 (routes corridors) et 2 (routes barrières).

Eléments paysagers	**Scénario 1: routes corridors**	**Scénario 2: routes barrières**
Indéterminé	12	12
Surface eau	1000	1000
Zones arborées	18	18
Haies	10	10
Autres agricultures	16	16
Agriculture céréalière	20	20
Arboriculture	8	8
Prairies	14	14
Bati	1000	1000
Routes	**1**	**30**
Talus	5	5

Annexe 5: Liste des 26 colonies utilisées pour les analyses génétiques, et les communes auxquelles elles appartiennent. Le code est un identifiant unique donné à chaque point de prélèvement. Les coordonnées géographiques de chaque population sont indiquées en degré décimaux. N : nombre d'individus utilisés ; Na = nombre d'allèles moyen par locus ; Ne = nombre d'allèles efficaces moyen par locus, c'est-à-dire l'équivalent en nombre d'allèles de même fréquence ; Ar : nombre d'allèles moyen par locus obtenu par raréfaction ; Ho = Hétérozygotie observée ; He = hétérozygotie attendue ; HWE : loci présentant un déficit d'hétérozygotes ; ns = aucun locus en déficit d'hétérozygotes, * : $p < 0.05$, ** $p<0.01$.

Numéro	Commune	Code	Latitude	Longitude	N	Na	Ne	Ar (N=14)	Ho	He	HWE
1	Auberives	C11_04	45.4291	4.8173	12	1.8 ± 0.3	1.4 ± 0.2	1.7	0.229 ± 0.077	0.232 ± 0.081	ns
2	Cheyssieu	C14_13	45.4107	4.8366	12	2.3 ± 0.5	1.7 ± 0.3	2.0	0.271 ± 0.093	0.309 ± 0.105	ns
3	Chasse / Rhône	T36_05	45.5873	4.7962	24	1.9 ± 0.2	1.6 ± 0.2	1.8	0.302 ± 0.093	0.305 ± 0.087	ns
4	Villeurbanne	P06_17	45.7810	4.8664	24	2.8 ± 0.6	2.4 ± 0.5	2.6	0.436 ± 0.108	0.445 ± 0.11	ns
5	Villeurbanne	DouaBohr	45.7850	4.8700	24	1.6 ± 0.2	1.4 ± 0.2	1.5	0.198 ± 0.073	0.219 ± 0.082	ns
6	Villeurbanne	P03_21	45.7879	4.8766	22	2.9 ± 0.6	1.9 ± 0.2	2.3	0.435 ± 0.104	0.397 ± 0.093	ns
7	Lyon07	P04_19	45.7272	4.8209	12	2.3 ± 0.4	1.8 ± 0.2	2.1	0.344 ± 0.106	0.352 ± 0.105	ns
8	St Fons	T41_02	45.6834	4.8463	24	3.0 ± 0.7	2.0 ± 0.3	2.5	0.365 ± 0.101	0.396 ± 0.102	ns
9	Roussillon	T34_14	45.3692	4.8112	24	1.9 ± 0.3	1.6 ± 0.2	1.8	0.307 ± 0.091	0.306 ± 0.093	ns
10	St Symphorien	T22_10	45.6264	4.8569	24	2.1 ± 0.6	1.7 ± 0.3	1.9	0.234 ± 0.092	0.28 ± 0.111	L10-174**
11	Clonas	T05_09	45.4146	4.7705	24	3.3 ± 0.8	2.2 ± 0.4	2.7	0.417 ± 0.093	0.442 ± 0.106	L10-174*
12	St Alban	T05_10	45.4164	4.7629	23	2.0 ± 0.4	1.7 ± 0.2	1.9	0.337 ± 0.107	0.322 ± 0.099	ns
13	St Symphorien	T22_07	45.6317	4.8475	24	2.1 ± 0.4	1.7 ± 0.3	2.0	0.365 ± 0.116	0.321 ± 0.1	ns
14	Communay	T16_01	45.6099	4.8321	12	2.0 ± 0.3	1.6 ± 0.2	1.9	0.313 ± 0.086	0.344 ± 0.081	ns
15	Chasse / Rhône	T16_17	45.5754	4.8074	12	2.3 ± 0.4	1.8 ± 0.2	2.2	0.365 ± 0.09	0.38 ± 0.095	ns
16	St Pierre de Chandieu	T19_04	45.6636	4.9952	12	1.9 ± 0.2	1.7 ± 0.2	1.9	0.375 ± 0.108	0.366 ± 0.086	ns
17	Sablons	T35_19	45.3395	4.7812	12	1.9 ± 0.4	1.5 ± 0.2	1.8	0.26 ± 0.099	0.247 ± 0.096	ns
18	St Prim	T39_06	45.4453	4.7841	12	1.8 ± 0.3	1.6 ± 0.2	1.7	0.302 ± 0.118	0.281 ± 0.107	ns
19	Reventin-Vaugris	T39_15	45.4727	4.8296	12	1.8 ± 0.3	1.6 ± 0.2	1.7	0.281 ± 0.085	0.311 ± 0.095	ns
20	Corbas	T40_14	45.6689	4.9081	12	2.8 ± 0.6	2.1 ± 0.6	2.6	0.365 ± 0.107	0.364 ± 0.111	ns
21	Ternay	T16_08	45.6092	4.8082	24	2.3 ± 0.5	1.7 ± 0.2	2.0	0.283 ± 0.089	0.343 ± 0.099	L1-5*
22	Villeurbanne	V04_10	45.7626	4.8780	12	1.9 ± 0.3	1.6 ± 0.2	1.8	0.25 ± 0.085	0.297 ± 0.095	ns
23	Meyzieu	V10_08	45.7764	5.0197	9	3.0 ± 0.8	2.4 ± 0.5	2.8	0.431 ± 0.106	0.477 ± 0.111	ns
24	Vienne	V11_02	45.5203	4.8711	12	1.8 ± 0.3	1.6 ± 0.2	1.7	0.323 ± 0.11	0.316 ± 0.098	ns
25	Lyon03	V14_01	45.7600	4.8576	10	1.8 ± 0.3	1.5 ± 0.2	1.7	0.216 ± 0.079	0.253 ± 0.094	ns
26	Decines	V21_13	45.7777	4.9720	12	3.1 ± 0.7	2.3 ± 0.4	2.9	0.427 ± 0.098	0.448 ± 0.111	ns