

# Biologie des invasions de fourmis dans un contexte de changement climatique

Résumé français

---

Cleo Bertelsmeier

**THÈSE SOUTENUE LE 18/12/2013**

Devant le Jury composé de Jérôme CASAS, Franck COURCHAMP, Nuria ROURA-PASCUAL, Daniel SIMBERLOFF et Christophe THEBAUD

## Introduction

La biodiversité mondiale fait actuellement face à une crise qui a été qualifiée de 6<sup>ième</sup> extinction de masse dans l'histoire de la Terre. L'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) estime qu'à l'heure actuelle un tiers de toutes les espèces d'amphibiens, un quart de tous les mammifères et plus d'une espèce d'oiseau sur dix va vers l'extinction. Mais les chiffres réels pourraient être beaucoup plus élevés parce que les experts n'ont évalué le statut de seulement 43% de vertébrés, 4% de plantes et moins de 0.5% d'invertébrés.

La crise de la biodiversité actuelle a des causes multiples, liées à des activités humaines. Cinq menaces principales ont été identifiées. Dans des écosystèmes terrestres, les changements d'utilisation de sol ont été la plus importante cause d'extinctions au cours du siècle dernier, suivi par les invasions biologiques, la pollution, la surexploitation et le changement climatique. Cependant, ces différentes menaces n'agissent pas de manière isolée et on craint que la plus grande menace pourrait être la synergie entre différents facteurs.

Dans cette thèse, je me suis intéressée à l'interaction entre le changement climatique et les invasions biologiques qui pourraient agir de manière synergique sur la perte de la biodiversité car de nombreuses espèces envahissantes sont actuellement limitées par des barrières climatiques (températures trop basses) et le changement climatique pourrait favoriser leur établissement à des latitudes plus élevés. L'idée selon laquelle le changement climatique exacerbera les invasions est devenu un dogme très répandu dans le domaine de la biologie des changements globaux. Des cadres théoriques ont été développés pour expliquer *comment* le changement climatique pourrait renforcer les invasions et il y a eu beaucoup de discussions dans la littérature sur les conséquences des invasions aidées par le changement climatique. Il est donc surprenant, en vue de l'importance du sujet, que ce dogme n'a pas été testé. Le sujet de ma thèse a été de prédire le futur des invasions suite au changement climatique en prenant les fourmis (*Formicidae*) comme modèle biologique.

### Les fourmis comme système modèle

Les fourmis sont un modèle idéal pour l'écologie et l'évolution. Il y a plus de 12 500 espèces décrites de fourmis présentes sur tous les continents sauf l'Antarctique. Elles ont colonisées presque tous les habitats terrestres, allant des forêts tropicales aux déserts, la toundra, les savanes, les villes et des paysages agricoles. Les fourmis ont une diversité importante de modes de vie, de types de nids (par ex. arboricole, souterrain, nomades) ou de régime alimentaire (par ex. prédateur, charognard, granivores, cultivateur de champignons, omnivores). La taille des colonies peut aller de 10 individus jusqu'à des millions d'ouvrières. Globalement, les fourmis sont des membres dominants de nombreux écosystèmes et influencent beaucoup de fonctions écosystémiques telles que la dispersion de graines ou la chimie du sol. Il a été estimé que leur biomasse excède celle de tous les autres mammifères ensemble et pourrait représenter jusqu'à 25% de la biomasse terrestre.

Les fourmis sont transportées facilement par les humains en raison de leur petite taille et leurs types de nid. Beaucoup d'espèces construisent leur nid dans des sites superficiels ou éphémères comme des nodules de racines, la litière ou des branches d'arbres. Des fourmis exotiques interceptées aux ports d'entrée sont fréquemment détectées sur des plantes. Au total, plus de 200 espèces ont des populations établies en dehors de leur zone native et plus de 600 ont déjà été introduites en dehors de leur zone native. Un petit sous-échantillon est devenue « envahissant », c'est à dire que l'établissement a été suivie par une phase de prolifération et expansion, menant à une explosion de la population qui a causé des impacts sur la biodiversité native, l'économie et/ou la santé humaine. Actuellement, le groupe d'experts d'espèces envahissante de l'UICN liste 19 espèces de fourmis comme étant fortement problématique et cinq espèces sont même sur la liste des « 100 espèces envahissantes parmi les pires » : la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*), la fourmi folle jaune (*Anoplolepis gracilipes*), la fourmi électrique (*Wasmannia auropunctata*), la fourmi de feu importée (*Solenopsis invicta*) et la fourmi à grosse tête (*Pheidole megacephala*). Les fourmis sont parmi les espèces envahissantes les plus néfastes car leur impact sur la biodiversité peut être énorme. Elles réduisent la diversité de fourmis natives, déplacent de nombreux arthropodes et ont des impacts sur les amphibiens, oiseaux et même certains mammifères, ce qui peut avoir des conséquences sur les processus écosystémiques. En plus, les fourmis envahissantes peuvent endommager l'équipement électrique, envahir des maisons, piquer et causer un choc anaphylactique dans certains cas qui peut mener à

la mort de la personne, transmettre des maladie et enfin elles peuvent être une nuisance importante dans des zones agricoles.

### Contexte de ma thèse

Etant donné que les fourmis sont extrêmement difficiles à contrôler une fois qu'elles ont envahie une zone de taille importante, il est préférable de prévenir des invasions ou d'éradiquer la population quand elle est encore petite. Dans ce contexte, il est important de prédire des invasions de fourmis parce que cela pourrait permettre de prioriser certaines espèces ou espaces.

Les travaux précédents se sont focalisés sur deux espèces seulement : *L. humile* et *S. invicta* en dépit des impacts écologiques et économiques énormes engendrés par toutes les fourmis envahissantes. L'objectif de cette thèse a été de développer un cadre prédictif d'invasions de fourmis en général, et particulièrement dans le contexte du changement climatique et de tester le dogme de la synergie entre changement climatique et invasions biologiques.

La première partie de ma thèse comprend deux revues de la littérature, la première sur l'impact du changement sur la biodiversité et les outils utilisé pour prédire cet impact et la deuxième sur les causes et conséquences des invasions de fourmis. Ces deux revues m'ont permis de choisir trois approches complémentaires pour étudier les invasions futures : la modélisation de distributions (SDM, ou « modèles de niche »), l'expérimentation en laboratoire et l'analyse d'une base de données de traits écologiques.

Ces trois approches correspondent aux trois grandes catégories de facteurs déterminant le succès invasif d'une espèce de fourmis.

D'abord, il y a des conditions abiotiques qui déterminent si une zone est potentiellement favorable pour l'espèce. L'approche de modélisation (SDM) permet de prédire la distribution potentielle d'une espèce de fourmis en se basant sur des conditions climatiques. J'ai modélisé la distribution potentielle actuelle et future (en 2020, 2050 et 2080) pour 16 espèces de fourmis envahissantes à différentes échelles spatiales (région, continent, hotspots de biodiversité, global).

Ensuite, les interactions biotiques déterminent si une espèce de fourmis invasive peut localement s'établir et parmi les différents types d'interactions biotiques, la compétition interspécifique avec les fourmis native semble être le facteur clef pour déterminer l'invasion d'une espèce de fourmi envahissant. C'est pour cela que j'ai effectué des expériences de compétition dyadique entre 7 espèces envahissantes, également à différentes échelles (individu, groupe, colonie).

Dernièrement, les traits écologiques d'une espèce influencent son succès invasif et connaissant le 'profil' d'une fourmis invasive pourrait permettre de futures envahisseuses potentielles. C'est pour cela que j'ai construit une base de données (Antprofiler) qui contient >2000 espèces et des informations sur 24 traits écologiques. Une analyse préliminaire de cette base a permis d'identifier des traits potentiellement liées au caractère invasif chez les fourmis.

Nous allons brièvement présenter les trois approches et les résultats les plus importants obtenus lors de cette thèse.

## **Modélisation de distribution (SDM)**

Les modèles de distribution deviennent un outil de plus en plus répandu pour prédire le futur de la biodiversité (chapitre 2 de ma thèse). L'un des plus grands avantages de cette méthode est qu'elle n'a besoin que de points d'occurrence comme input et peut donner des approximations utiles des conditions environnementales favorables d'une espèce. L'hypothèse sous-jacente est que la distribution actuelle de l'espèce reflète ses conditions climatiques idéales. D'abord chaque point d'occurrence est représenté dans l'espace géographique et ensuite tous les points d'occurrence sont liés à un ensemble de variables climatiques (par ex. température annuelle moyenne, la pluviométrie du mois le plus humide etc). Ensuite, un algorithme est choisi pour décrire la relation entre la distribution actuelle d'une espèce et les données climatiques. Cette relation (modèle) peut être projetée sur des cartes de climats actuels ou futurs afin d'identifier des régions présentant des conditions climatiques favorables. Cependant, une projection d'un certain modèle pour le futur dépend du choix de l'algorithme et des données de climat futur. Des scénarios climatiques futurs sont produits par des centres de modélisation climatiques sous forme de modèles globaux de circulation (GCM). Il y a environ 20 GCMs

différents qui sont tous basés sur des hypothèses géophysiques différentes. Des données de développement humain (d'émission de CO<sub>2</sub>) sont ensuite « injectées » dans chaque GCM pour produire un scénario de climat futur. Selon le choix de l'algorithme, du GCM et du scénario d'émission de CO<sub>2</sub>, le résultat du modèle va différer. Afin de contourner ce problème, j'ai utilisé plusieurs algorithmes, GCMs et scénarios d'émission de CO<sub>2</sub> et je les ai combiné dans un modèle consensuel.

Utilisant cette approche, j'ai effectué plusieurs études (chapitres 5-10) dont je résumerai les résultats clefs ci-dessous.

### **Le potentiel invasif d'une espèce peut augmenter suite au changement climatique**

Cette étude s'est intéressée au potentiel invasif de la fourmi asiatique *Pachycondyla chinensis*, récemment introduite de l'Asie aux Etats-Unis où elle semble causer des dégâts écologiques importants. Les modèles suggèrent que l'espèce a une distribution potentielle beaucoup plus grande que sa zone exotique actuelle, comprenant des régions de taille importante dans le Nord-est des Etats-Unis, d'Asie de Sud-est et l'Amérique du Sud. Dans le futur, le changement climatique pourrait exacerber le risque d'invasion par *P. chinensis* en augmentant la taille de la distribution potentielle de 64.9% au niveau global, avec des augmentations importantes en Europe (+210%), en Océanie (+75%), en Amérique du Nord (+75%) et en Asie (+63%). Les résultats de cette étude suggèrent que *P. chinensis* mérite une attention particulière, spécialement à la lumière du changement climatique.

### **La distribution potentielle peut augmenter de manière quantitative et qualitative**

Dans cette étude nous recommandons l'évaluation systématique de la qualité de l'habitat en plus d'une classification binaire classique. Nous avons mis au point une méthode pour évaluer la probabilité d'occurrence par un indice de qualité. Cette évaluation relative du risque contourne la sélection arbitraire d'un seuil de classification. Nous avons illustré notre méthode avec deux cas d'étude de fourmis envahissantes. Nous avons estimé le potentiel invasif de la fourmi destructrice (*Monomorium destructor*) et de la fourmi de feu européenne (*Myrmica rubra*) à une échelle globale, dans des conditions climatiques actuelles et suite au changement climatique en 2080. Nous avons trouvé que 21.1% de la Terre présente des conditions favorables pour *M. destructor* et

16% pour *M. rubra*. Les deux espèces pourraient bénéficier du changement climatique mais pas de la même manière. La taille la distribution potentielle a augmenté de 35.8% pour *M. destructor*. L'aire totale reste constante pour *M. rubra*. Cependant celle-ci bénéficiait d'une amélioration qualitative des conditions climatiques à l'intérieur de cette aire. Ces résultats montrent que les espèces envahissantes peuvent potentiellement profiter du changement climatique soit parce que plus de régions deviennent favorable à leur établissement, soit parce que les zones dans leur distribution potentielle présentent une meilleure qualité d'habitat. Des études prenant en compte uniquement une classification binaire de l'habitat en 'favorable' ou 'pas favorable' peuvent complètement manquer cette prédiction et aboutir à une conclusion erronée.

### 3. Toutes les espèces envahissantes ne profiteront pas du changement climatique

Dans cet article, nous avons étudié la distribution potentielle de a fourmi à grosse tête *Pheidole megacephala* qui fait partie de « Cent espèces parmi les pires » listées par l'UICN. Actuellement, presque un cinquième de la terre (18.5%) présentent des conditions climatiques favorable pour *P. megacephala*. Mais suite au changement climatique cette espèce souffre de grandes pertes d'habitat potentiel. Les projections indiquent une diminution de la distribution potentielle déjà en 2020 qui devient plus importante en 2080 pour atteindre une perte globale de 19.4% d'aires favorables. Cette diminution a été observée dans les 6 grandes régions étudiées, avec la diminution la plus grande en Océanie et la plus faible en Europe.

### Le dogme de la synergie systématique entre le changement climatique est les invasions biologiques n'est pas justifiée

Dans cette étude, nous avons testé le dogme selon lequel la distribution des espèces envahissantes augmenterait de manière générale avec le changement climatique. Sur 15 espèces de fourmis étudiées, seulement 5 augmentait suite au changement climatique et la plupart montrait une diminution de la taille de leur distribution potentielle, allant jusqu'à 63.3%. Les « points chauds » d'invasions potentielles se trouvaient surtout dans des régions tropicales et subtropicales d'Amérique du Sud, d'Afrique, d'Asie et d'iles océaniques, et particulièrement dans les « Hotspots de la biodiversité ». Contrairement aux idées reçues, le changement climatique et les invasions biologiques n'agiront pas de

manière synergique systématiquement. Cependant, les invasions de fourmis resteront un problème global, particulièrement dans les zones où les concentrations d'invasions potentielles et les hotspots de biodiversité se superposent.

### **Il faut prioriser les espaces et les espèces en tenant compte de leur niche climatique**

Les fourmis envahissantes sont extrêmement difficiles à contrôler. Il est donc important de détecter une invasion le plus vite possible, particulièrement aux ports d'entrées. Ici, nous avons prédit la distribution potentielle de 14 espèces de fourmis parmi les pires sous des conditions climatiques actuelles et futures en France. Les projections montrent que la France présente des conditions favorables pour 10/14 espèces, y compris 4 qui sont parmi les « Cent espèces parmi les pires ». Sur ces 10 espèces, 8 augmentent leur taille de distribution potentielle suite au changement climatique. Les zones avec la plus grande concentration d'envahisseurs potentiels étaient situées le long des côtes, particulièrement dans le Sud-Ouest de la France. Mais tous les départements semblent avoir des conditions favorables pour au moins deux espèces. Nous avons classé les 17 grands aéroports et les 14 ports maritimes de France selon la probabilité d'établissement basé sur les niches climatiques des espèces de fourmis. Les ports d'entrée avec les plus grandes risques d'invasion sont localisés à Biarritz, Toulon et Nice et les espèces avec le plus grand potentiel invasif sont *Lasius neglectus* et *Linepithema humile*, suivi par *Solenopsis richteri*, *Pheidole megacephala* et *Wasmannia auropunctata*.

### **L'impact du changement climatique peut changer au cours du temps**

Les études utilisant des modèles de distribution pour évaluer l'impact du changement climatique sur la biodiversité comparent généralement la taille d'une distribution potentielle actuellement avec la taille de cette distribution potentielle à une date dans le futur (par exemple 2050). Ici, nous montrons que le choix de cette date peut qualitativement influencer la prédiction pour le futur d'une espèce donnée. Nous illustrons cette idée avec une évaluation de la distribution potentielle de 15 espèces de fourmis envahissantes à trois dates dans le futur (2020, 2050, 2080) à une échelle globale. Les résultats indiquent que pour 6 des 15 espèces la tendance de l'impact du changement climatique (donc une diminution ou une augmentation de l'habitat potentiel) change au cours du temps, suite au changement climatique. Pour 4 des ces espèces, le signe de la prédiction est même inversé, c'est à dire que l'on prédit au lieu d'une diminution plutôt une augmentation de l'aire favorable, ou inversement, selon la date



pour laquelle la prédiction est faite. Dans certains cas, ces changements étaient importants (par exemple pour une espèce on a passé d'une augmentation de 36.5% prédite pour 2050 à une diminution de 64.3% prédite pour 2080). Ces résultats soulignent l'importance d'utiliser des projections à plusieurs dates pour éviter des décisions de gestion erronées.

## Expérimentation

Les études de distribution potentielles sont utiles pour prédire les endroits où se trouvent des conditions climatiques favorables pour une espèce donnée. Mais elles ne renseignent pas sur les interactions avec d'autres espèces qui pourraient faciliter ou, au contraire, rendre impossible l'établissement d'une espèce. Pour les fourmis, la compétition avec d'autres espèces de fourmis est un facteur très important qui peut déterminer si elle arrive à s'établir. Étant donné que les fourmis natives résistent généralement très peu aux fourmis envahissantes, nous avons exploré un scénario de multiples invasions dans une même zone. Ce scénario est fort probable étant donné les prédictions obtenues au préalable qui montrent d'importantes zones de recouvrement entre les distributions potentielles de différentes espèces.

J'ai donc exploré les interactions de compétitions entre 7 espèces de fourmis très problématiques qui présentent des recouvrements de niches climatiques.

Je résume les résultats de ces études :

### **Il existe différentes stratégies comportementales chez les fourmis envahissantes**

Nous avons effectué des confrontations dyadiques entre ouvrières ou groupes d'ouvrières composés de 10 individus parmi 7 espèces de fourmis (*Anoplolepis gracilipes*, *Linepithema humile*, *Lasius neglectus*, *Pheidole megacephala*, *Wasmannia auropunctata*, *Myrmica rubra* et *Paratrechina longicornis*). Nous avons effectué 10 réplicats pour chaque interaction, filmé pendant 5 minutes et nous avons observé 8 comportements différents (attaques physiques, attaques chimiques, ouverture de mandibules, antennation, feindre la mort, indifférence, fuite et être mordu) et l'issue de l'interaction (mort, blessé, vivant). Nous avons découvert deux stratégies comportementales différentes chez les fourmis envahissantes. Le premier groupe (A.

*gracilipes*, *P. longicornis*, *M. rubra*) s'est comporté de manière évasive, fuyant ou ignorant l'adversaire. En revanche, le deuxième groupe (*L. humile*, *L. neglectus*, *P. megacephala* et *W. auropunctata*) a montré un comportement généralement très agressif lors des confrontations. Nous avons pu établir une hiérarchie entre les espèces agressives car ce sont les seules à interagir véritablement : *W. auropunctata* > *L. neglectus* > *L. humile* > *W. auropunctata*.

### La compétition de colonies entières montre des issues de confrontations moins prédictibles

Dans cette étude, nous avons mise au point un design expérimental qui permet d'étudier l'interaction entre colonies entières. Les deux nids étaient connectés chacun à une aire de fourragement et les deux aires de fourragement étaient connectées par un pont qui permet aux individus d'envahir le territoire de l'autre colonie. Nous avons observé des interactions dyadique de colonies entre 4 espèces (les 4 espèces agressives, *W. auropunctata*, *L. humile*, *L. neglectus* et *P. megacephala*), donc au total 6 couples d'espèces avec des colonies de 300 ouvrières et une reine. Pour chaque couple de colonie nous avons réalisé 5 réplicats et nous avons suivi l'effectif de chaque colonie quotidiennement pendant 6 semaines. Nous avons modélisé la dynamique de chaque colonie avec un modèle gaussien non-linéaire et nous avons estimé les paramètres de ce modèle pour chaque colonie que nous avons ensuite représenté dans l'espace des paramètres. Cette représentation nous a permis d'identifier des comportements communs à certains groupes de colonies – qui ne correspondent pas nécessairement aux espèces différentes. Les résultats sont plus riches et permettent d'étudier les processus de compétition plus en détail que les interactions au niveau individuel. Par exemple, parmi les colonies qui s'éteignent avant la fin de l'expérience en peu distinguer deux groupe. Un premier groupe qui résiste bien au départ et qui s'effondre de manière assez continue (c'est le cas de *P. megacephala*) et un deuxième groupe qui s'effondre tout de suite après la mise en contact avec la colonie compétitrice et qui survit ensuite avec un effectif très réduit avant de s'éteindre plus ou moins tôt. Ceci a été observé dans plusieurs colonies de *L. humile* et de *L. neglectus*. En dépit d'une grande variation entre couples de colonies, les résultats suivent globalement quand même la hiérarchie de dominance *W. auropunctata*/*L. neglectus* > *L. humile* > *P. megacephala*.

## Il existe un trade-off entre la capacité à dominer les ressources et la capacité à les découvrir chez les fourmis envahissantes

La capacité d'explorer un espace et d'exploiter les ressources alimentaires est un aspect important dans la compétition entre espèces de fourmis. Nous avons réalisé deux expériences pour étudier ces capacités chez 4 espèces agressives de fourmis envahissantes : *W. auropunctata*, *L. neglectus*, *L. humile* et *P. megacephala*. Dans la première expérience, trois ressources alimentaires sont placées à une distance très courte de 10 cm devant un nid contenant une reine et 300 ouvrières et le temps jusqu'à la découverte, le temps jusqu'au recrutement (présence de 5 ouvrières simultanée sur un appât) et le nombre total d'ouvrière recrutées au cours de 2h d'observation est mesuré. La deuxième expérience vise à tester la capacité d'exploration d'un espace. Le nid de la colonie est connecté à un labyrinthe en 3D que les fourmis doivent explorer avant de trouver l'appât. L'appât est filmé pendant 48h et le temps jusqu'à la découverte et jusqu'au recrutement de 5 ouvrières est mesurés. Les résultats montrent une hiérarchie entre les 4 espèces : *P.megacephala* / *L. humile* > *L. neglectus* > *W. auropunctata*. Cette hiérarchie est exactement l'opposé de la hiérarchie établie lors des confrontations dyadiques. Il existe donc un trade-off entre les capacités à explorer un espace ou exploiter les ressources et la capacité à dominer par interférence. Ce résultat contredit une hypothèse répandue selon laquelle toutes les fourmis envahissantes seraient à la fois dominantes dans des interactions interspécifiques à cause d'un comportement agressif et très bonnes exploratrices.

## Analyse de traits écologiques

Dans cette étude, nous avons essayé d'identifier des traits écologiques liés au caractère invasif chez les fourmis. A cette fin, nous avons construit une base de données contenant 2193 espèces (des 12,500 espèces décrites) et des informations sur 23 traits écologiques que l'on peut séparer en trois types de variables : quantitatives, qualitatives et à choix multiples. Les traits quantitatifs incluent la taille minimale et maximale du corps et la taille des colonies. Les traits qualitatifs comprennent des données sur la polygynie, la structure des colonies, le type de fondation de colonie, la densité des colonies, la stérilité

des ouvrières, la présence d'un dard, le niveau d'agressivité interspécifique, l'étendue de l'activité journalière (jour/nuit), les symbioses, le parasitisme, les raids de nids, l'esclavagisme, l'association avec des habitats perturbés et le statut invasif. Les variables à choix multiples contiennent des données sur le régime alimentaire, le fourragement, le type d'habitat, le type de nid et les écozones. Nous avons effectué des analyses multivariées pour distinguer les trois groupes de fourmis invasives, exotiques et natives grâce à leurs traits écologiques. Dans un premier temps, nous avons fait trois analyses séparées à cause de la structure des données en trois classes de variables. Nous avons fait un ACP avec les traits quantitatifs. Les données qualitatives ont été analysées avec une ACM. Les données à choix multiples ont été transformées en plusieurs variables binaires qui représentent les différentes modalités d'une variable. Ensuite, nous avons combiné les trois analyses en gardant la valeur des coordonnées du premier axe de l'ACP de données à choix multiple, les coordonnées du premier axe de l'ACM, ainsi que les coordonnées des deux premiers axes de l'ACP des variables quantitatives. Cette ACP globale montre des résultats encourageants : Les espèces natives et les espèces invasives sont clairement séparées en deux clusters, avec les fourmis exotiques formant un groupe intermédiaire, avec certaines espèces associées plutôt au groupe des espèces invasives et d'autres qui se trouvent au milieu du groupe invasif. Cette première analyse préliminaire (car le remplissage de la base de données est toujours en cours) montre qu'il est possible d'identifier des fourmis potentiellement envahissantes grâce à leurs traits écologiques. La prochaine étape sera la construction d'un modèle prédictif de la probabilité qu'une espèce a de devenir envahissante dans le futur, en se basant sur ces traits écologiques.