

ÉTUDE DU PEUPELEMENT DES *FORMICIDAE* DES ARRIÈRES-DUNES LITTORALES DU SITE DE CAMPO DELL'ORO (AJACCIO, CORSE) ET DE LA COMPÉTITION ENTRE DEUX TAXONS À CARACTÈRE ENVAHISSANT : *LINEPITHEMA HUMILE* (MAYR, 1868) ET *TAPINOMA NIGERRIMUM* (NYLANDER, 1856).

Cyril BERQUIER^{1*}, Claude LEBAS² & Marie-Cécile ANDREI-RUIZ¹

¹ Conservatoire des Insectes de Corse de l'Office de l'Environnement de la Corse (OEC-OCIC) – 14 Avenue Jean Nicoli, F-20250 Corte.

² Association AntArea – 2 Impasse del ribas, F-66680 Canohes Anohes.

* Auteur correspondant. E-mail: berquier@oec.fr

SUMMARY.— *A study of the Formicidae community of littoral backdunes at Campo dell'Oro (Ajaccio, Corsica) and of the competition between two invasive taxa: Linepithema humile (Mayr, 1868) and Tapinoma nigerrimum (Nylander, 1856).*— The Corsican Formicidae community suffers today from important changes affecting coastal backdunes environments. These changes are linked to the recent expansion of two invasive species: the alien species *Linepithema humile* (Mayr, 1868) and *Tapinoma nigerrimum* (Nylander, 1856), considered as a native species. This study explores for the first time the organization of Formicidae community in a typical site of coastal backdunes in Corsica (Campo dell'Oro at Ajaccio), as well as the effects of the combined presence of *L. humile* and *T. nigerrimum* on the local myrmecofauna. In this context, different sampling techniques have been used (e.g. nest recording, workers trapping) in order to analyse several parameters that may affect Formicidae communities: species diversity, taxa distribution, habitats and nests and workers densities. These analyses highlight the important effects of several biotic and abiotic factors (e.g. vegetation type, organic matter, humidity) on the distribution and organization of ants from Corsican beaches. The data also show a clear spatial exclusion between *L. humile* and *T. nigerrimum* due to competition between the two species. Finally, unlike the native species, *L. humile* seems unable to coexist with high diversity of species in the coastal backdunes.

RÉSUMÉ.— Le peuplement de *Formicidae* de Corse subit aujourd'hui d'importantes transformations touchant notamment les milieux d'arrières-dunes littorales. Ces évolutions sont liées en particulier à l'arrivée récente de deux taxons à caractère envahissant : *Linepithema humile* (Mayr, 1868), d'origine exogène et *Tapinoma nigerrimum* (Nylander, 1856), considérée comme une espèce locale. Les présents travaux ont pour objectifs d'étudier pour la première fois l'organisation du peuplement de *Formicidae* sur un site représentatif des milieux d'arrières-dunes littorales de Corse (Campo dell'Oro à Ajaccio) ainsi que les effets sur la myrmécofaune locale de l'implantation sur une même localité de *L. humile* et *T. nigerrimum*. Dans ce cadre, différentes techniques d'échantillonnage ont été employées (e.g. recherches de nids, piégeages d'individus) afin d'analyser plusieurs paramètres pouvant influencer sur les peuplements de *Formicidae* : diversité spécifique, répartition des espèces, habitats, densités de nids et d'ouvrières. Les analyses mettent en évidence les effets marqués de plusieurs facteurs biotiques et abiotiques (e.g. type de végétation, matière organique, humidité) sur la distribution et l'organisation des fourmis. De plus, les observations montrent un phénomène d'exclusion spatiale entre *L. humile* et *T. nigerrimum* lié à la compétition entre ces deux taxons. Contrairement aux espèces considérées comme locales, *L. humile* ne semble pouvoir coexister qu'avec une très faible diversité d'espèces dans les arrières-dunes littorales.

On constate actuellement une diversification et une amplification des menaces sur la biodiversité. Parmi celles-ci, l'introduction de taxons exotiques et invasifs est aujourd'hui considérée comme la deuxième cause de disparition d'espèces à l'échelle de la planète (Vitousek *et al.*, 1996 ; Mack *et al.*, 2000). Cette menace touche particulièrement les milieux insulaires et littoraux qui abritent généralement des écosystèmes originaux composés de nombreuses espèces spécialisées, souvent adaptées à survivre à des conditions écologiques et de compétition singulières (McArthur & Wilson, 1969 ; Blondel, 1995 ; Chaloner & Whittaker, 1998). La Corse et ses côtes abritent un taux d'endémisme parmi les plus élevés d'Europe et de Méditerranée (Pietri *et al.*, 2006 ;

Berquier, 2016). L'île est d'ailleurs située au cœur d'un des 34 « hotspots » de biodiversité actuellement identifiés (Myers *et al.*, 2000 ; Mittermeier *et al.*, 2011). Parmi les nombreux groupes taxinomiques représentés sur ce territoire, le peuplement de *Formicidae* apparaît particulièrement remarquable par sa grande diversité dans un contexte insulaire (Casevitz-Weulersse, 1990a & b ; Antarea, 2016). Il est étudié depuis le milieu du XIX^{ème} siècle (Kosiorowicz, 1877 ; Casevitz-Weulersse, 1989) et est aujourd'hui composé de plus de 80 taxons (Blatrix *et al.*, 2013 ; Antarea, 2016 ; Lebas *et al.*, 2016). De nouvelles découvertes d'espèces viennent encore aujourd'hui enrichir régulièrement la faune de l'île (Casevitz-Weulersse & Brun, 1999 ; Casevitz-Weulersse, 2014 ; Antarea, 2016). Les travaux portant sur les *Formicidae* de Corse se sont multipliés au cours de ces dernières décennies (Blight *et al.*, 2009, 2010 ; Casevitz-Weulersse, 2014 ; Antarea, 2016) et mettent en évidence les importantes transformations qui touchent actuellement ce groupe. Ces évolutions récentes sont notamment liées à l'expansion de plusieurs taxons à caractère invasif tel que *Linepithema humile* et envahissant comme *Tapinoma nigerrimum*. Ces deux espèces polygynes et thermophiles ont une biologie et une écologie proches (Lebas *et al.*, 2016). Suivies sur l'île depuis les années 60 (Casevitz-Weulersse, 1989 ; Casevitz-Weulersse & Brun, 1999), elles ont bénéficié d'un développement particulièrement important de leurs populations régionales. Ces progressions ont été favorisées par différents phénomènes comme l'augmentation des échanges et transports (notamment de végétaux), l'urbanisation du littoral et peut-être encore les premiers effets des changements climatiques (Casevitz-Weulersse & Brun, 1999 ; Blight, 2010). Actuellement la répartition altitudinale et géographique de *Linepithema humile* est beaucoup plus restreinte que celle de *Tapinoma nigerrimum* (Blight, 2010 ; Antarea, 2016). Ce taxon ne semble se maintenir durablement qu'à proximité du littoral, essentiellement au niveau de certains milieux d'arrière plage ou encore en bordure de zones humides (Blight, 2010 ; Antarea, 2016). À l'inverse, *Tapinoma nigerrimum* est très largement réparti dans une large diversité de milieux aussi bien littoraux que montagnards (1800m) et son expansion est constatée sur l'ensemble de l'île (Antarea, 2016). Malgré les nombreux problèmes que pose le développement récent de ses populations, *Tapinoma nigerrimum* reste encore aujourd'hui considéré comme un taxon local car implanté sur l'île depuis plus d'un siècle (Casevitz-Weulersse, 1989 ; Blatrix *et al.*, 2013 ; Lebas *et al.*, 2016). En effet, les citations les plus anciennes de cette espèce probablement d'origine nord-africaine, ne recensaient que de petites populations localisées au niveau de la plaine orientale de l'île (Casevitz-Weulersse, 1989). Les travaux menés par Blight (2010), notamment sur le cordon dunaire de l'étang de Biguglia semblent montrer que l'expansion de *Linepithema humile* pourrait aujourd'hui être limitée par *Tapinoma nigerrimum*. Ces observations restent aujourd'hui à confirmer et à étudier plus en détail en Corse. *Linepithema humile* et *Tapinoma nigerrimum* sont aujourd'hui implantés durablement sur de nombreux sites. Parmi ceux-ci, la plage du Ricanto, localisée sur la côte occidentale, présente la particularité d'abriter les deux espèces. Ce site périurbain est intégré au réseau Natura 2000 et abrite une grande diversité de milieux naturels et anthropiques (Conservatoire du littoral, 2010). Ceux-ci ont notamment connu au cours de ces dernières décennies des évolutions qui peuvent être considérées comme représentatives de celles observées à l'échelle de l'île (DREAL de Corse, 2012). Le site du Ricanto fait actuellement l'objet de suivis étroits et bénéficie notamment d'importantes mesures de conservation (Paradis & Piazza, 2003 ; Torre, 2005). Par ses caractéristiques et sa facilité d'accès, il apparaît particulièrement propice à la mise en œuvre d'études sur l'écologie et l'organisation spatiale du peuplement de *Formicidae* des arrières-plages de Corse. Il représente également un territoire idéal pour l'étude des interactions entre *Linepithema humile* et *Tapinoma nigerrimum*. Les présents travaux se sont donc attachés à : (1) analyser l'organisation spatiale et l'écologie des *Formicidae* des arrières-dunes littorales ; (2) décrire les relations entre *Linepithema humile*, *Tapinoma nigerrimum* et les autres taxons non invasifs présents sur le site.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

SITUATION GÉNÉRALE DE LA ZONE D'ÉTUDE

Le site d'étude est situé dans la région ajaccienne, sur les terrasses d'origine fluvio-marines localisées en arrière de la plage du Ricanto (Fig. 1). Il fait partie de la Zone Spéciale de Conservation « FR9400619 » Campo dell'Oro classée au titre de la directive européenne « Habitats-Faune-Flore » (DHFF) 92/43/CEE. Il s'étend sur 39 ha et 3,5 km de long, du lieu-dit « Ricanto » à l'embouchure de la Gravona. Ce site inclut l'ensemble des milieux d'arrière-dunes littorales localisés directement derrière la mer. Les terrains constituant ce territoire appartiennent au Conservatoire du littoral et sont actuellement gérés par le Conseil départemental de la Corse du Sud (Conservatoire du littoral, 2010). Une partie d'entre eux (environ 30 %) font actuellement l'objet de travaux de réhabilitation. Ces derniers ont longtemps servi de terrain vague et de parking (Conservatoire du littoral, 2010).

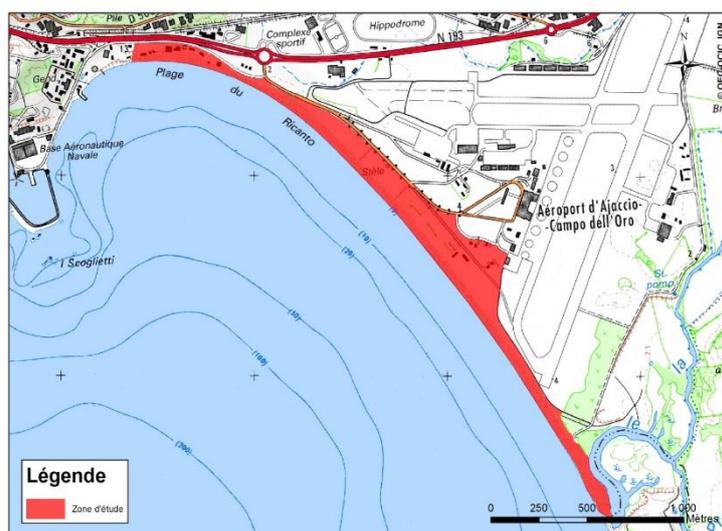


Figure 1.— Carte de situation générale du site.

TABLEAU I

Principaux paramètres biotiques et abiotiques confrontés à la cartographie des principaux taxons dominants sur le site d'étude

Paramètres évalués	Origine des données
Végétation (nature, densité et hauteur)	Interprétation par le Conservatoire Botanique National de Corse (Delage, obs pers) des relevés de végétation issus de la cartographie d'habitats du site (Symbiosa, 2009) complétée par des observations de terrain.
Taux d'humidité	Interprétation de la cartographie aérienne en infrarouge couleur « BD Ortho IRC » (IGN®, 2015) complétée par l'estimation d'un indice simple évalué sur le terrain (1 : très faible, 2 : faible, 3 : moyen, 4 : important, 5 : très important).
Nature du sol	Interprétation de la carte géologique au 1/25 000ième de la région ajaccienne (BRGM®, 2011) complétée par des observations de terrain.
Compactage du sol	Estimation à partir d'un indice simple évalué sur le terrain (1 : très faible, 2 : faible, 3 : moyen, 4 : important, 5 : très important) prenant notamment en compte la nature et la granulométrie du sol (sableux, caillouteux, argileux, sablo-argileux, etc.).
Taux de matière organique contenu dans le sol	Estimation à partir d'un indice simple évalué sur le terrain (1 : très faible, 2 : faible, 3 : moyen, 4 : important, 5 : très important) prenant notamment en compte la végétation et les caractéristiques du sol (couleur, nature, etc.).

CARTOGRAPHIE GÉNÉRALES DES ESPÈCES DOMINANTES

Une première série de recherches et de relevés de coordonnées géographiques de fourmilières a été effectuée à l'aide d'un GPS « Trimble 3b » sur l'ensemble du site d'étude afin de réaliser une cartographie très générale des principaux taxons dominants. Cette dernière a été dessinée à l'aide du Système d'Information Géographique (SIG) « Arc Gis 9 ».

Dans un second temps, cette cartographie a été confrontée à plusieurs paramètres biotiques et abiotiques estimés à partir d'observations de terrain et/ou d'interprétation de documents de référence déjà existants (Tab. I).

ÉTUDE DE LA DIVERSITÉ DU PEUPLEMENT MYRMÉCOLOGIQUE

Sur la base de la cartographie générale réalisée précédemment, une sous-zone d'étude de 1000 m² a été sélectionnée dans chaque grand ensemble géographique dominé par un ou plusieurs taxons. Au sein de chacune de ces sous-zones, 15 pièges « Pitfall » remplis d'un mélange d'eau et de Teepol ont été disposés aléatoirement, puis relevés à 5 jours d'intervalle au cours du mois d'avril lorsque les conditions météorologiques (température, pluie et nébulosité) étaient suffisamment favorables à l'activité des fourmis (Blatrix *et al.*, 2013 ; Lebas *et al.*, 2016). Les individus capturés par ces pièges ont ensuite été identifiés et dénombrés. Les échantillons collectés sont conservés dans la collection de référence de l'OCIC.

ÉVALUATION PRÉCISE DES DENSITÉS DE FOURMILIÈRES

Au sein des sous-zones d'étude sélectionnées précédemment, trois quadrats de 100m² ont été positionnés aléatoirement. Dans chacun de ces quadrats une seconde série de recherches et relevés de coordonnées géographiques (précision inframétrique) de fourmilières a été réalisée afin d'effectuer des calculs de densités. Compte tenu des moyens humains limités disponibles, il paraissait en effet difficilement envisageable de mettre en œuvre des relevés suffisamment nombreux et précis à l'échelle de l'ensemble du site d'étude. Les nids ont été identifiés à partir des trous d'entrée ou réseaux de trous d'entrée. Dans le cas d'observation de réseaux de trous d'entrée, ils ont été comptabilisés comme un seul et même nid lorsqu'ils semblaient suffisamment isolés de trous d'entrées ou de réseaux de trous d'entrées proches (ex : isolement de 1 à 2 m concernant *Linepithema humile* et *Tapinoma nigerrimum*).

RÉSULTATS

CARTOGRAPHIE GÉNÉRALE DES ESPÈCES DOMINANTES

Les relevés réalisés ont permis d'identifier trois grandes zones dominées par les taxons épigés suivants : *Linepithema humile*, *Tapinoma nigerrimum* et *Aphaenogaster spinosa* (Fig. 2). À ces entités vient s'ajouter une zone dans laquelle aucune espèce de *Formicidae* n'a pu être détectée. *Linepithema humile* et *Tapinoma nigerrimum* ne coexistent dans aucune des grandes zones identifiées. *Aphaenogaster spinosa* est la seule espèce que l'on retrouve aussi en dehors de sa zone de dominance, notamment au sein de celle dominée par *Tapinoma nigerrimum*. Ce taxon se développe également à proximité immédiate des terrains colonisés par *Linepithema humile*.



Figure 2.— Cartographie thermique de la zone d'étude et des taxons dominants.

La zone dominée par *Linepitema humile* est assez restreinte en superficie. Elle est divisée en 2 parties localisées en bordure du site d'étude : au Nord, au niveau des zones bétonnées ou tassées situées à proximité des restaurants de plage et au Sud, sur un remblai sablo-limoneux jouxtant directement l'embouchure de la rivière la Gravona. La végétation de ces 2 localités est essentiellement constituée de pelouses et prairies rudérales hygrophiles à mésophiles (Figure 3a). Elle se développe sur des sols assez compactés (indice 4) et riches en matière organique (indices 3 à 4). La cartographie infrarouge montre que ces terrains sont soumis à un taux d'humidité important (indice 4).



Figure 3.— Photographies des zones dominées par *Linepitema humile* (a, en haut à gauche), *Tapinoma nigerrimum* (b, en haut en droite), *Aphaenogaster spinosa* (c, en bas à gauche) et sans *Formicidae* (d, en bas à droite).

La zone dominée par *Tapinoma nigerrimum* est située dans la partie centrale du site d'étude, sur des terrains colonisés par une végétation de landes d'arrières-dunes dominées notamment par le Genêt de Salzman (*Genista salzmanni*) et la Scrofulaire rameuse (*Scrophularia canina* ssp. *ramosissima*). On observe une strate arbustive et une strate herbacée bien développées (Fig. 3b). Les sols sableux sont enrichis en matière organique (indice 3) et assez peu compacts (indices 2 à 3). Ils présentent un taux d'humidité globalement faible (indices 2 à 3).

La zone dominée par *Aphaenogaster spinosa* est située en bordure de l'aéroport d'Ajaccio. La végétation de landes d'arrières-dunes est moins évoluée que précédemment mais dominée par les mêmes espèces (Fig. 3c). La strate arbustive présente également une hauteur et une densité plus réduite. La strate herbacée est très réduite voire quasi absente. Les terrains sableux et pauvres en matière organique (indices 1 à 2) composant cette zone sont marqués par un faible taux d'humidité (indices 2 à 3).

La zone sans *Formicidae* est également située en bordure de l'aéroport d'Ajaccio. Elle correspond à des terrains ayant fait très récemment l'objet d'important travaux de terrassement dans

le cadre de la réhabilitation et de l'aménagement du site Natura 2000. La recolonisation de la végétation y est encore très limitée. Les rares plantes représentées sur cette zone sont encore de très petite taille (Fig. 3d). Ces dernières se développent sur des sols sableux très pauvres en matière organique (indices 1 à 2) globalement aérés mais parfois encore assez compactés par endroits suite aux travaux de réhabilitation du site. Ces terrains présentent un très faible taux d'humidité (indices 1 à 2).

ABONDANCE ET DIVERSITÉ DU PEUPLEMENT MYRMÉCOLOGIQUE

Au niveau des zones dominées par *Linepitema humile*, *Tapinoma nigerrimum* et *Aphaenogaster spinosa*, 45 pièges « pitfall » et 9 quadrats d'étude ont été positionnés (Figs 4 & 5). Au total, 7 taxons (*Aphaenogaster subterranea*, *Aphaenogaster spinosa*, *Camponotus lateralis*, *Messor minor*, *Linepitema humile*, *Plagiolepis pygmaea* et *Tapinoma nigerrimum*), 60 nids ainsi que 1179 ouvrières ont été recensés dans les zones d'échantillonnage.

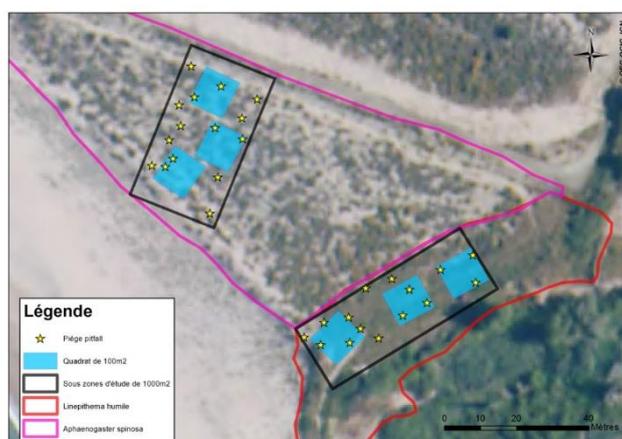


Figure 4.— Carte des échantillonnages réalisés sur les zones dominées par *Linepithema humile* et *Aphaenogaster spinosa*.



Figure 5.— Carte des échantillonnages réalisés sur la zone dominée par *Tapinoma nigerrimum*.

Les relevés effectués dans la zone dominée par *Linepitema humile* mettent en évidence une faible densité de nids (en moyenne : 3 nids/100m²). Notamment si on compare aux densités de nids de *Tapinoma nigerrimum* (en moyenne : 4,2 nids/100m²) et de *Aphaenogaster spinosa* (en moyenne : 5,7 nids/100m²) mesurées sur leur zone de dominance respective (Fig. 6). Sur la zone

dominée par *Linepitema humile* on constate cependant la présence d'un nombre important d'ouvrières (388 individus) de ce taxon dans les pièges « pitfall » (Fig. 7). En dehors de *Linepitema humile*, seules deux autres espèces épigées ont été détectées en très faible effectif (trois ouvrières pour *Plagiolepis pygmaea* et deux pour *Aphaenogaster subterranea*) dans cette zone de dominance.

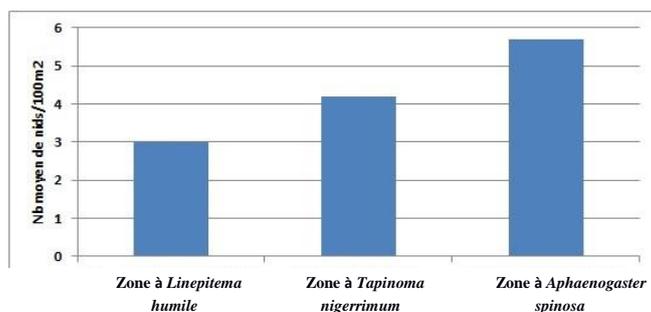


Figure 6.—Densité moyenne de nids recensés dans les zones d'échantillonnage.

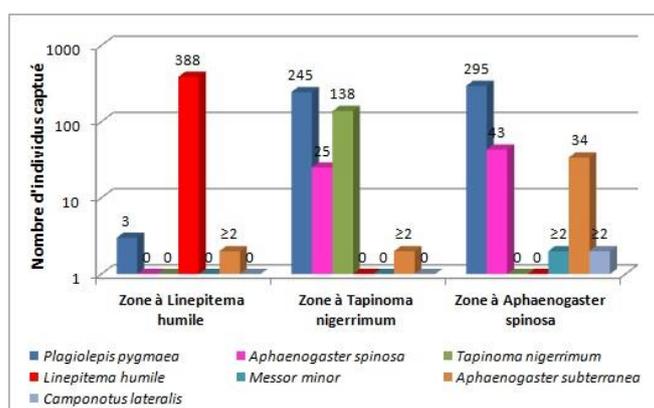


Figure 7.— Diversité et densité des populations de *Formicidae* relevées dans les zones d'échantillonnage.

La densité de nids de *Tapinoma nigerrimum* relevée dans la zone de dominance de ce taxon apparaît assez importante comparativement à la densité de nids de *Linepitema humile* dans sa propre zone de dominance (en moyenne : 4,2 nids contre 3 nids/100m²). A l'inverse, elle paraît faible par rapport à la densité de nids de *Aphaenogaster spinosa* relevés dans sa propre zone de dominance (en moyenne : 4,2 nids contre 5,7 nids/100m²). L'espèce a été capturée dans les pièges « pitfall » avec trois autres taxons dont deux assez bien représentés : *Plagiolepis pygmaea* (245 individus) et *Aphaenogaster spinosa* (25 individus). Dans sa zone de dominance, *Tapinoma nigerrimum* apparaît environ deux fois moins abondante (138 individus) que *Linepitema humile* dans la sienne (388 individus). *Plagiolepis pygmaea* est l'espèce la plus abondante dans les pièges placés dans la zone de dominance de *Tapinoma nigerrimum*.

Aphaenogaster spinosa est l'espèce qui présente les densités de nids les plus importantes dans sa zone de dominance (en moyenne : 5,7 nids/100m²). On remarque par contre que relativement peu d'individus ont été capturés par les pièges « pitfall » (34 individus). Ce taxon coexiste avec quatre autres espèces : *Plagiolepis pygmaea* (295 individus), *Messor minor* (2 individus), *Aphaenogaster subterranea* (2 individus) et *Camponotus lateralis* (1 individu). Comme dans le cas précédent, on remarquera que l'espèce la plus abondante dans la zone de dominance de *Aphaenogaster spinosa* est *Plagiolepis pygmaea*.

DISCUSSION

RÉPARTITION DES ESPÈCES

Les analyses cartographiques mettent en évidence une répartition non aléatoire des espèces sur la zone d'étude. Cette organisation spatiale peut s'expliquer en grande partie par les caractéristiques biotiques et abiotiques des différents milieux représentés sur le site tels que : la végétation, la nature et le compactage des sols ainsi que le taux d'humidité. Ces facteurs ont une influence majeure sur la disponibilité en micro-habitats propices au développement des différents taxons de *Formicidae* (Way *et al.*, 1997 ; Holway, 1998 ; Silverman & Brightwell, 2008).

Concernant la distribution des espèces, on observe une nette séparation spatiale entre les populations de *Linepithema humile* et *Tapinoma nigerrimum*. Sur le site d'étude, ces deux taxons semblent clairement s'exclure. Ce phénomène avait déjà été observé dans le cadre des travaux menés par Blight (2010) dans le nord de l'île, à proximité de l'embouchure de l'étang de Biguglia. Blight proposait l'hypothèse que lorsque *Tapinoma nigerrimum* était déjà présent sur un territoire, il était très difficile à de nouvelles colonies de *Linepithema humile* de s'y implanter. Nos observations vont donc dans le sens de ces constatations. La biologie et l'écologie proches ainsi que la compétition interspécifique importante entre *Linepithema humile* et *Tapinoma nigerrimum* seraient donc la principale explication de la distribution et de l'exclusion que l'on observe.

Le développement de *Linepithema humile* sur la zone d'étude apparaît très étroitement corrélé à plusieurs paramètres : un taux d'humidité important, des sols compacts et des milieux très anthropisés. Ces facteurs sont déjà connus à l'échelle de l'aire d'occurrence mondiale de l'espèce pour favoriser son développement et notamment sur les territoires où elle est considérée comme envahissante (Holway 1998 ; Suarez *et al.* 1998, 2001 ; Holway *et al.* 2002). On remarque d'ailleurs que *Linepithema humile* est totalement absent des milieux les plus secs et naturels du site. Il est cependant intéressant de comparer la situation observée sur la zone d'étude aux relevés réalisés au cours de rapides prospections menées à la même période sur un site voisin aux caractéristiques proches (habitats, anthropisation, évolutions, etc.) mais où cette fois *Tapinoma nigerrimum* est totalement absent : l'anse de Minaccia (Commune de Villanova). Au niveau de cette autre localité, *Linepithema humile* occupe tout l'espace disponible et se développe dans une plus grande variété de milieux. On retrouve notamment l'espèce sur des terrains aussi bien anthropisés que totalement naturels, humides que secs, sur des terrains au sol compacté ou non, sableux, sablo-limoneux ou encore même recouverts de terre granitique graveleuse. Comme précédemment, la compétition spatiale entre les deux taxons concurrents sur le site d'étude semble donc expliquer l'absence de *Linepithema humile* dans des habitats pourtant favorables à l'espèce. *Tapinoma nigerrimum* arrivée le premier empêcherait donc *Linepithema humile* de s'étendre. L'espèce apparaît de ce fait cantonnée aux habitats dans lesquels elle est la plus compétitive.

Les zones dominées par *Tapinoma nigerrimum*, *Aphaenogaster spinosa* et sans *Formicidae* présentent des caractéristiques proches en termes de végétation (landes d'arrière-dunes), de sol (sableux faiblement compacté) et d'humidité (faible). Les habitats propices au développement de *Tapinoma nigerrimum* semblent toutefois plus évolués que ceux favorables à *Aphaenogaster spinosa* ou sans *Formicidae* comme le prouvent les différences de hauteur et de densités des strates arbustives et herbacées ainsi que la quantité de matière organique dans le sol. Ces trois zones de dominance apparaissent donc essentiellement illustrer des changements de cortèges correspondants à l'évolution naturelle des habitats caractéristiques des landes d'arrière-dunes au sein du site (Jeanmonod & Gamisans, 2007 ; Paradis *et al.*, 2010).

ABONDANCE ET DIVERSITÉ DU PEUPEMENT MYRMÉCOLOGIQUE

Les échantillonnages réalisés ont permis de récolter une importante quantité de données sur la zone d'étude et représentent aujourd'hui la principale source d'informations sur le peuplement de

Formicidae associé à ce site. Ils viennent compléter les données issues des inventaires réalisés en 1985 (Casevitz-Weulersse, 1989).

Les analyses effectuées sur les secteurs dominés par *Linepithema humile* mettent en évidence une faible densité de nids. Ces derniers abritent cependant un très grand nombre d'ouvrières. Ces caractéristiques, et notamment le caractère populeux des nids de *Linepithema humile*, avaient déjà été observées sur d'autres territoires européens colonisés par l'espèce (Oliveras *et al.*, 2005 ; Lebas *et al.*, 2016) ainsi qu'en Corse (travaux de Blight, 2010).

Sur sa zone de dominance, *Linepithema humile* semble ne pouvoir coexister qu'avec une très faible diversité de taxons de *Formicidae*. Ce constat avait déjà été effectué dans d'autres zones géographiques par de nombreux autres travaux portant sur cette espèce invasive (Passera, 1977 ; Tillberg *et al.*, 2007 ; Oliveras *et al.*, 2005 ; Glenn & Holway, 2008). Il peut s'expliquer dans notre cas d'étude par deux grands phénomènes : (1) le cantonnement de *Linepithema humile* à des milieux anthropisés (Suarez *et al.*, 1998) globalement peu favorables à l'implantation d'autres *Formicidae* et notamment d'espèces épigées. Ils rassemblent notamment une faible diversité et quantités de micro-habitats (pierres, branches, etc.). En sus, à proximité de la rivière la Gravona, le talus dans lequel *Linepithema humile* a été observé doit régulièrement supporter d'importantes inondations ; (2) la forte agressivité et compétitivité interspécifique de ce taxon d'origine exotique pour l'exploitation des ressources (Human & Gordon, 1999 ; Holway & Case, 2001 ; Carpintero & Reyes-Lopez, 2008). Il est intéressant de relever le cas de *Aphaenogaster spinosa* qui n'est pas présent au sein de cette zone dominée par *Linepithema humile*. En effet, cette espèce est très commune en Corse, et au vu des connaissances aujourd'hui disponibles sur sa répartition et son écologie dans l'île (Casevitz-Weulersse, 2010 ; Antarea, 2016), elle semble tout à fait en mesure de coloniser la plupart des milieux représentés au sein de ces terrains.

À l'inverse, *Tapinoma nigerrimum* et *Aphaenogaster spinosa* apparaissent coexister avec différents taxons de *Formicidae*. Comparativement au cas de *Linepithema humile*, ce constat tend à démontrer une meilleure intégration de ces espèces au sein des écosystèmes d'arrière-dunes littorales corses et de la myrmécofaune locale. L'analyse du contenu des pièges « pitfall » montre d'ailleurs que ces deux taxons sont moins abondants que *Plagiolepis pygmaea* au sein de leur zone de dominance. Cette observation s'explique en grande partie par le sous-échantillonnage évident de cette très petite fourmi plus difficile à détecter au sein de la végétation et notamment de la strate arbustive dense qui représente un de ses principaux habitats sur le site (Blatrix *et al.*, 2013 ; Lebas *et al.*, 2016). Le faible nombre d'ouvrières d'*Aphaenogaster spinosa* retrouvées dans les pièges « pitfall » peut également trouver son explication par le comportement plus individualiste des ouvrières pour les recherches de ressources énergétiques (Lebas, obs. pers.). Cette fourmi dont les nids sont connus pour être populeux (Lebas *et al.*, 2016) est donc naturellement plus difficile à intercepter par piégeage.

CONCLUSION - PERSPECTIVES

Les présents travaux ont permis de faire progresser les connaissances sur le peuplement de *Formicidae* des arrière-dunes de Corse. Ils s'inscrivent dans la continuité des travaux déjà menés sur l'île à l'occasion de différentes campagnes d'échantillonnage et d'inventaire. Ils ont permis de mettre en évidence les effets de plusieurs facteurs biotiques et abiotiques importants pour comprendre la distribution et l'organisation du peuplement des *Formicidae* des plages de Corse. Les analyses écologiques et spatiales menées montrent notamment une évolution progressive du peuplement de *Formicidae* avec la maturité des landes d'arrière-dune. Ces travaux permettent également de mettre une nouvelle fois en évidence un cas d'exclusion spatiale entre *Linepithema humile* et *Tapinoma nigerrimum* lorsque ces deux espèces sont présentes sur un même site. Ce constat confirme et appuie les observations déjà réalisées sur le cordon dunaire de Biguglia en 2010.

Le cantonnement de *Linepithema humile* aux habitats qui lui sont les plus favorables a également pu être démontré grâce à la comparaison de la situation relevée sur le site d'étude par rapport à celle d'un autre site aux caractéristiques proches mais où *Tapinoma nigerrimum* est absente. Ces travaux pourront être poursuivis et étendus à d'autres territoires pour appuyer les observations réalisées. Les données récoltées mettent en évidence une nouvelle fois la faible diversité d'espèces avec lesquelles *Linepithema humile* semble susceptible de coexister au sein des habitats colonisés. Comparativement à ce taxon, les espèces d'origine locale semblent beaucoup mieux s'intégrer au sein des écosystèmes naturels d'arrières-dunes littorales corses. Ce phénomène pourrait être notamment lié à la très forte compétitivité interspécifique de ce taxon envahissant qui laisse peu de place aux espèces locales, notamment *Aphaenogaster spinosa*. Cette hypothèse devra néanmoins être appuyée à l'avenir par des relevés de données plus complets et étendus à d'autres sites pour être clairement prouvée.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier ici notre stagiaire Marc Levaray pour son important travail et ses efforts sur le terrain, qui ont largement contribué aux données recueillies dans le cadre de cette étude. Nous remercions Laetitia Hugot et Alain Delage, du Conservatoire Botanique National de Corse (CBNC) pour leur aide à l'analyse de la végétation du site, et Adrien Perrard (MNHN) qui a bien voulu contribuer à la relecture du résumé en anglais. Il nous est agréable de remercier également nos reviewers pour leurs remarques constructives et le temps consacré à cet article. Enfin, nos remerciements vont aussi au Conseil Départemental de Corse du Sud et à ses agents, pour nous avoir accompagnés sur le terrain et permis de travailler sur ce site d'étude remarquable, dont ils sont gestionnaires pour le compte du Conservatoire du littoral.

RÉFÉRENCES

- ANTAREA (2016).— *Contribution à la connaissance des fourmis de Corse*. Rapport intermédiaire n°3. Antarea., Office de l'Environnement de la Corse.
- BERQUIER, C. (2016).— *Étude écologique et patrimoniale du peuplement des odonates de Corse appliquée à la conservation des espèces et des zones humides à enjeux*. Thèse de Doctorat. Office de l'Environnement de la Corse. Université de Corse, Corte.
- BLATRIX, R., GALKOWSKI C., LEBAS, C. & WEGNEZ, P. (2013).— *Fourmis de France*. Delachaux & Niestlé, Lausanne.
- BLIGHT, O. (2010).— *Ampleur et conséquences écologiques de l'envahissement du littoral corse par la fourmi d'argentine (Linepithema humile, mayr)*. Thèse de Doctorat. Aix-Marseille 3.
- BLIGHT, O., ORGEAS, J., RENUCCI, M., TIRARD, A. & PROVOST, E. (2009).— Where and how the Argentine ant spreads (*Linepithema humile*) in Corsica?. *CR Biologies*, 332: 747-751.
- BLIGHT, O., PROVOST, E., RENUCCI, M., TIRARD, A. & ORGEAS, J. (2010).— A native ant armed to limit the spread of the Argentine ant. *Biol. Invasions*, 12: 3785-3793.
- BLONDEL, J. (1995).— *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Masson, Paris.
- CARPINTERO, S. & REYES-LOPEZ, J. (2008).— The role of competitive dominance in the invasive ability of the Argentine ant (*Linepithema humile*). *Biol. Invasions*, 10: 25-35.
- CASEVITZ-WEULERSSE, J. (1989).— *Contribution à la connaissance des fourmis de la Corse (Insecta, Hymenoptera: Formicidae)*. Thèse de Doctorat. Paris 6 & MNHN.
- CASEVITZ-WEULERSSE, J. (1990a).— Étude systématique de la myrmécofaune corse (Hymenoptera, Formicidae). Première partie. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 12: 135-163.
- CASEVITZ-WEULERSSE, J. (1990b).— Étude systématique de la myrmécofaune corse (Hymenoptera, Formicidae). Deuxième partie. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 12: 415-442.
- CASEVITZ-WEULERSSE, J. (2010).— À propos des fourmis de la Corse : *Aphaenogaster corsica* n. sp. (Hymenoptera : Formicidae : Myrmicinae). *Le bulletin d'Arthropoda*, 43: 4-8.
- CASEVITZ-WEULERSSE, J. (2014).— À propos des fourmis de la Corse: *Plagiolepis delaugerrei* n. sp., parasite de *Plagiolepis taurica* Santschi, 1920 (Insecta: Hymenoptera: Formicidae: Formicinae). *Le bulletin d'Arthropoda*, 47(1).
- CASEVITZ-WEULERSSE, J. & BRUN, P. (1999).— Présence en Corse de la fourmi d'Argentine, *Linepithema humile* (Mayr) (Formicidae Dolichoderinae). *Bull. Soc. Sci. Histor. et Nat. de la Corse*, 151-162.
- CHALONER, B. & WHITTAKER, R.J. (1998).— Island biogeography: Ecology, evolution and conservation. *J. Ecol.*, 88: 179-180.

- CONSERVATOIRE DU LITTORAL. (2010).— *Document d'objectifs du site Natura 2000 " Campo dell'Oro " (FR 9400619). Plan de gestion du site du Conservatoire du littoral " Ricanto "*. Conservatoire du littoral, Corse.
- DREAL DE CORSE. (2012).— *Profil environnemental régional de la Corse*. Edition DREAL de Corse, Ajaccio.
- GLEN, S. & HOLWAY, D.A. (2008).— Consumption of introduced prey by native predators: Argentine ants and pit-building ant lions. *Biol. Invasions*, 10: 273-280.
- HOLWAY, D.A. (1998).— Factors governing rate of invasion: a natural experiment using Argentine ants. *Oecologia*, 115: 206-212.
- HOLWAY, D.A. & CASE, T.J. (2001).— Effects of colony-level variation on competitive ability in the invasive Argentine ant. *Anim. Behav.*, 61: 1181-1192.
- HOLWAY, D.A., SUAREZ, A.V. & CASE, T.J. (2002).— Role of abiotic factors in governing susceptibility to invasion: A test with Argentine ants. *Ecology*, 83: 1610-1619.
- HUMAN, K.G. & GORDON, D.M. (1999).— Behavioral interactions of the invasive Argentine ant with native ant species. *Insectes Sociaux*, 46: 159-163.
- JEANMONOD, D. & GAMISANS, J. (2007).— *Flora corsica*. Edisud.
- KOSIOROWICZ (1877).— Remarques sur divers insectes de Corse. *Bull. Soc. Entomol. France*, 147-148
- LEBAS, C., GALKOWSKI, C., BLATRIX, R. & WEGNEZ, P. (2013).— *Fourmis d'Europe occidentale*. Delachaux & Niestlé, Lausanne.
- MACK, R.N., SIMBERLOFF, D., LONDSALE, W.M., EVANS, H., CLOUT, M. & BAZZAZ, F.A. (2000).— Biotic invasions: causes epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Applic.*, 10: 689-788.
- MCARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1969).— *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- MITTERMEIER, R.A., TURNER, W.R., LARSEN, F.W., BROOKS, T.M. & GASCON, C. (2011).— Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. *Biodiversity hotspots*, 3-22.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., DA FONSECA, G.A. & KENT, J. (2000).— Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772): 853-858.
- OLIVERAS, J., BAS, J.M., CASELLAS, D. & GOMEZ, C. (2005).— Numerical dominance of the Argentine Ant vs native ants and consequences on soil resource searching in Mediterranean Cork Oak forests (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 45: 643-658.
- PARADIS, G., MAURIN, A. & PIAZZA, C. (2010).— Étude phytosociologique et cartographie de la végétation du site Natura 2000 Ricanto/Campo dell'Oro. *Soc. Bot. Centre-Ouest*, 41: 139-231.
- PARADIS, G. & PIAZZA, C. (2003).— Effectifs de l'endémique rare et protégée *Linaria flava* (Poiret) Desf. Subsp. Sardoia (Sommier) A. Terracc. dans ses stations de la Corse-du-Sud en 2002 et 2003. *Bull. Soc. Bot. France*, 23: 43-55.
- PASSERA, L. (1977).— Peuplement myrmécologique du cordon littoral du Languedoc-Roussillon : modifications anthropiques. *Vie et Milieu*, 27: 249-265.
- PIÉTRI, C., CASTELLI, M.L., ANDREI-RUIZ, M.C. & BOISAUBERT, B. (2006).— La faune sauvage endémique: une priorité pour les ORGFH de Corse. *Faune sauvage*, 270: 78-80.
- SILVERMAN, J. & BRIGHTWELL, R.J. (2008).— The Argentine Ant: Challenges in managing an invasive unicolonial pest. *Ann. Rev. Entomol.*, 53: 231-252.
- SUAREZ, A.V., BOLGER, D.T. & CASE, T.J. (1998).— Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. *Ecology*, 76: 2041-2456.
- 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. *PNAS US*, 98: 1095-1100.
- SYMBIOSA (2009).— *Inventaire phytosociologique et cartographie de la végétation du site Natura 2000 n°FR9400619 Campo dell'oro*. DREAL de Corse.
- TILLBERG, C., HOLWAY, D., LEBRUN, E. & SUAREZ, A. (2007).— Trophic ecology of invasive Argentine ants in their native and introduced ranges. *PNAS US*, 104: 20856-20861.
- TORRE, A. (2005).— *Évaluation de la mise en œuvre des Documents d'Objectifs Natura 2000 sur le site du Ricanto (commune d'Ajaccio, n° FR 9400619)*. Mémoire de stage. Université de Corse, France.
- VITOUSEK, P.M., D'ANTONIO, C.M., LOOPE, L.L. & WESTBROOKS, R. (1996).— Biological invasions as global environmental change. *Amer. Scient.*, 84: 468-478.
- WAY, M.J., CAMMELL, M.E., PAIVA, M.R. & COLLINGWOOD, C.A. (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: 415-433.