

UNIVERSITÉ FRANÇOIS – RABELAIS DE TOURS

ÉCOLE DOCTORALE SSBCV

Institut de Recherche sur la Biologie de l’Insecte – Mairie de Paris

THÈSE

présentée par :

Guillaume BAUDOUIN

soutenue le : 12 décembre 2017

pour obtenir le grade de : **Docteur de l’université François – Rabelais de Tours**

Discipline / Spécialité : Science de la Vie

MODE DE COLONISATION ET DYNAMIQUE DE PROPAGATION D’UN TERMITE AMERICAIN A PARIS

THÈSE dirigée par :

M^{me} Anne-Geneviève BAGNERES
M. Franck DEDEINE

Directrice de Recherche, CNRS, Tours
Maître de Conférences, Université François-Rabelais, Tours

RAPPORTEURS :

M^{me} DOUMS Claudie
M. MONNIN Thibaud

Directrice d’Etude, EPHE, Paris
Directeur de Recherche, CNRS, Paris

JURY :

M. BOULAY Raphaël
M^{me} ROY Virginie
M. BECH Nicolas
M^{me} BANKHEAD-DRONNET Stéphanie
M. DEDEINE Franck
M^{me} BAGNERES Anne-Geneviève

Professeur, Université François-Rabelais, Tours
Maître de Conférences, Université Paris-Est, Créteil
Maître de Conférences, Université de Poitiers
Maître de Conférences, Université d’Orléans
Maître de Conférences, Université François-Rabelais, Tours
Directrice de Recherche, CNRS, Tours

INVITÉ :

M. COGET François

Architecte, DLH Mairie de Paris

Remerciements

Je ne suis pas très doué et souvent maladroit pour exprimer les choses à l'écrit mais je vais essayer de me prêter à l'exercice, donc pardonnez-moi si je me loupe mais mes intentions sont bienveillantes.

Tout d'abord, je tiens à remercier les membres de mon jury d'avoir pris de leur temps et accepté d'évaluer ce travail de thèse : Thibaud Monnin et Claudie Doums pour l'évaluation de ce manuscrit et associé à Virginie Roy, Nicolas Bech et Stéphanie Dronnet-Bankhead pour la soutenance orale.

Ensuite, merci à mes deux directeurs de thèse de m'avoir fait confiance pour mener à bien ce projet de 4 ans. Même si les choix que nous avons faits au cours de la thèse ont pas mal changé l'orientation initiale du projet, nous en avons fait quelque chose de bien. Merci à Anne-Geneviève Bagnères de m'avoir permis d'être relativement autonome dans mon travail et de m'avoir soutenu et aiguillé dans les choix que j'ai faits tout au long de ma thèse. Franck Dedeine, merci pour le dynamisme et l'enrichissement intellectuel que tu m'as apporté tout au long de ces 4 années. Même si je sais que ça n'a pas toujours été simple de se suivre, on a pu faire de belles choses.

Merci à Jean-Paul Monge et après lui à David Giron pour m'avoir accueilli et permis de travailler dans de bonnes conditions à l'IRBI. Merci Christelle Suppo pour ton écoute et pour m'avoir suivi et accompagné dans ma thèse, pour ta participation à mon comité de pilotage et pour toutes les discussions très intéressantes, en modélisation notamment.

Merci à Pascal Martin de m'avoir accueilli et fait une petite place au sein du STH ! François Coget, ta bonne humeur et ta bienveillance sont très communicatives, merci pour ces moments ! Claude Marès et Sylvain Genty les spécialistes termites à la Mairie de Paris : merci de m'avoir suivi dans mes péripéties parisiennes et nos discussions diverses et variées autour du café. La chasse a été bonne finalement et dès les premières sorties, merci à Jeannine pour le premier point!

Mention particulière à Simon Dupont qui, fort de son expérience, m'a appris tout ce qu'il y avait à savoir sur la chasse, l'élevage, le sexage et l'écrabouillage des termites, personne ne t'arrive à la cheville pour repérer ces petites bêtes. Merci aussi pour ta grande patience et ta disponibilité.

Elfie Perdereau, c'est un peu (beaucoup) grâce à toi si je me suis retrouvé là aujourd'hui : d'abord en stage tu m'as pris sous ton aile et m'a montré ce qu'était vraiment la recherche et les termites puis après, lors de la thèse, tu m'as suivi et accompagné, même de loin, on a pu faire de belles collaborations et partager pas mal de bons moments. Un grand merci à toi !

Fanny, que dire sinon merci ! Tu as été une formidable collègue, ta bienveillance et ton soutien m'ont aidé à avancer. On a eu de belles discussions passionnantes et finalement « les termites à Paris » étaient un bon prétexte pour travailler ensemble.

Nicolas Bech, merci à toi de m'avoir montré la voie de la génétique du paysage et des SIG, d'abord comme enseignant (continue comme ça tous tes élèves t'adore !), puis lors de notre collaboration. Merci de m'avoir accueilli chez vous avec Sophie, on a passé de très bons moments, sympas et enrichissants.

Merci Dominique Andrieu pour tes précieux conseils en cartographie et les passionnantes discussions sur les termites.

Merci aux membres de l'équipe ECEIS, Christophe, Marie, Jérémy, Jean-Philippe, Éric, Joël et Ali, pour leurs conseils et leur bonne humeur notamment lors des réunions d'équipe. Merci également aux membres du STH, Chantal, Nora, Séverine, Jean-Christophe, Marie-Chantal et Nadine de m'avoir super bien intégré à leur petit groupe. Merci à Pauline pour son enthousiasme et son dynamisme lors de son stage.

Un grand merci à la ribambelle de jeunes chercheurs de l'IRBI sans qui les journées n'auraient pas été si animées. En particulier merci à mes copines de bureau : Marlène, Alicia, Marie-Anne et Lou. Merci aux autres doctorants pour leur soutien dans l'adversité et pour tous les bons moments qu'on a passés ensemble Christelle et Diane, Marta, Caroline, Anthony, Matthieu, Mourad, Thomas, Antoine, Lucille, Jérémy ; puis celles et ceux des bureaux d'à côté Virginie, Mariú, Kévin, Sabrine, Denis, Samuel, Verónica et Rémy. Je n'oublie pas bien sûr les stagiaires Zoé, Marianne, Quentin, Thibault, Vincent, Solène, Clémence, Sophie et tous les autres pour leur enthousiasme et leur soif de savoir.

Il y a également d'autres membres de l'IRBI que je tiens à remercier tout particulièrement. Tout d'abord Marjorie pour toute l'aide et la bonne humeur que tu m'as apporté pendant ces 4 ans. Je pense que tu auras autant apprécié que moi ces petits moments d'espiègleries. Et bien sûr pour tous les moments complices que l'on a pu avoir avec Géraldine, Karine, Ingrid, Thomas, Faustine, Dominique, Thibault et tous les autres. Oui je sais, ce n'est pas pour faire genre mais afin d'être sûr de n'oublier personne et parce que j'ai forcément passé un bon

moment avec chacun des membres de l'IRBI de près ou de loin, je tiens à tous vous dire merci pour ces 4 années.

Au cours de cette thèse, somme toute particulière, j'ai pu rencontrer des gens passionnés et passionnant qui m'ont, de bonne grâce, aidé et soutenu dans mon travail sur le terrain. Je tiens à remercier chaleureusement Toni Dié, Matthieu Vachon et Jean-Michel Chambon de l'entreprise Pharmaboïs ainsi que Nicolas Alexandre de l'entreprise Hygiène Office qui m'ont permis d'obtenir un certain nombre d'échantillons de termites ayant largement contribué à l'avancement de notre projet ainsi que pour les nombreux moments de partage que nous avons eu sur le sujet. Je voudrais souligner l'aide et les conseils que m'ont apportés Emmanuel Herbin de la DEVE (Direction des Espace Verts et de l'Environnement) ainsi que les employés des directions Nord, Est et Ouest et pour m'avoir éclairé et aiguillé sur le fonctionnement et la gestion des espaces verts urbains et en particulier des arbres d'alignement. Et un grand merci à Sophie Zuber qui travaille à la DDEEES (c'est vraiment imprononçable !) en charge des doctorants CIFRE à la Mairie de Paris.

Maintenant je passe aux remerciements plus personnels parce que il y a la thèse mais pas que...

Pour citer un chanteur que j'aime bien :

*« Si on reconnaît quelqu'un à ses copains
J'espère que les miens sont très, très bien
J'espère surtout qu'ils savent où on va
Parce que moi vraiment les gars j'sais pas »*

Une chose est sûr, eux sont très très bien : Yamm et Cam (et Elie), Tibo, Mat, Romaing et Maryse (et Jojo), Romain et Manon (et Judith), Coco, Barbie, Rachel, Charlotte et Anne-Gaëlle (et Lucas), et puis Céline aussi. Merci les copains, grâce à vous, je sais où je vais!
Let's boo boo !!

À ceux que j'ai découvert en cour de route, merci à vous Momo et Lolo, Charly, Emilie et Manel, Thomas, Sylvie et Michel.

Merci à ma famille, à mes grands-parents. Maman, Papa, Nicolas, Anaïs et Alexis je sais que même si parfois je vous saoule avec les animaux et surtout parce que je parle trop, vous m'avez toujours soutenu et encouragé. Promis j'arrête (ou du moins j'essaie) de vous saouler avec tout ça !

Et la meilleure pour la fin, je remercie ma maîtresse, ma chérie, mon amoureuse, Vanessa de m'avoir aidé, supporté et soutenu surtout sur la fin. Merci d'être là à mes côtés pour m'aider à affronter les doutes et les épreuves de la vie, et il faut dire que la raclette ça aide bien ! Mais surtout merci pour ce nouvel élan que tu apportes à ma vie.

Résumé

L'écologie urbaine vise à comprendre les relations entre l'homme, la nature et la ville. Elle permet d'identifier et d'apporter des solutions aux problèmes environnementaux et sociétaux auxquels les villes sont confrontés. L'accroissement de l'urbanisation et la globalisation des échanges au cours du siècle dernier ont fortement contribué à l'homogénéisation des communautés d'organismes vivant dans les villes et ont favorisé l'apparition et la prolifération d'espèces exotiques envahissantes (aussi dites invasives).

L'objectif principal de cette thèse est d'identifier les facteurs urbains et les caractéristiques biologiques de *Reticulitermes flavipes* qui ont permis à cette espèce invasive de coloniser et de persister en milieu urbain. Plus précisément, les études développées ont visé à mieux comprendre l'origine des colonies introduites à Paris, de déterminer comment celles-ci étaient arrivées en ville et, comment, malgré les moyens de lutte mis en œuvre au cours de ces dernières décennies elles ont persisté dans le paysage parisien.

Une première étude nous a permis de voir que les colonies présentes à Paris sont capables de persister et de réinfester des zones qui ont été précédemment traitées. Ces réinfestations sont possibles grâce aux modes de reproduction (néoténie) et de dispersion (par bouturage) de cette espèce qui lui permettent de survivre localement et de recoloniser des zones où les colonies avaient été partiellement éradiquées et ce, même après 15 ans. Dans une seconde étude, nous avons pu montrer deux facteurs majeurs pouvant expliquer la distribution et la propagation de *R. flavipes* à Paris : la structure complexe des colonies observées et la combinaison spécifique des variables de l'environnement parisien. Enfin, dans la troisième étude, nous avons décrit la dynamique d'expansion de cette espèce à des échelles nationales et régionales. Cette étude révèle des patterns de distribution variés, reflétant les caractéristiques propres des populations invasives de cette espèce en France.

Dans ce travail, nous avons discuté de l'implication des caractéristiques biologiques et paysagères sur le succès invasif de cette espèce. Au vue des données obtenues au cours de cette thèse, nous avons également précisé les scénarios concernant l'histoire de l'invasion de ce termitte en France, puis nous avons présenté quelques outils et préconisations qui pourraient permettre, selon nous, d'améliorer la lutte contre cet insecte nuisible en ville.

Mots-clés : écologie urbaine, invasions biologique, phylogéographie, génétique du paysage, dispersion par l'homme, délimitation coloniale, organisation sociale, néoténie, bouturage, microsatellites.

Abstract

Urban ecology aims to understand relationships between men, nature and the city. It allows to identify and find solutions to the environmental and societal issues that cities are facing. Last century's increase of urbanization and trade expansion have strongly contributed to the homogenization of organism communities in cities and have favored the arrival and the spread of invasive exotic species.

The main objective of this thesis is to identify the urban factors and biological characteristics of *Reticulitermes flavipes* which have allowed this invasive species to colonize and persist in urban habitat. More specifically, the developed studies aimed at better understanding the origin of introduced colonies in Paris as well as determining how they persisted in the Parisian landscape, despite implementing pest control during the last decades.

A first study allowed us to observe that Parisian colonies were able to persist and reinfest areas which were previously treated. These reinfestations are possible thanks to the mode of reproduction (neoteny) and the way of dispersal (by budding) of this species, which allows it to locally survive and recolonize areas where colonies had been partially eradicated, even fifteen years later. In a second study, we were able to highlight two main factors which could explain the distribution and propagation of *R. flavipes* in Paris: the observed complex colony structure and the specific combination of the Parisian environmental variables. Finally, in a third study, we were able to identify its dynamic of expansion at national and regional scales which showed varied distribution patterns, reflecting the peculiar characteristics of these invasive species populations in France.

In this piece of work, we analyzed the implications of the biological and landscape characteristics on the successful invasion of this species. In the view of the data obtained in this thesis, we also suggested some scenarios on the invasion history of this termite species in France and we provided tools and recommendations which, according to us, could allow the improvement of pest management of this insect in cities.

Keywords: urban ecology, biological invasions, phylogeography, landscape genetics, human-mediated dispersal, colony boundaries, social organization, neoteny, budding, microsatellites.

Table des matières

Remerciements	1
Résumé	6
Abstract	7
Table des matières	9
Liste des tableaux	12
Liste des encadrés	12
Liste des figures	12
Liste des annexes	13
Introduction générale	15
Première partie - Synthèse bibliographique -	23
A. Écologie urbaine	25
1. L'urbanisation	26
2. Caractéristiques générales du paysage urbain	29
3. Réponses des organismes à l'environnement urbain	32
4. La génétique du paysage	38
B. La biologie des termites	45
1. Généralité sur les termites	46
2. Les termites souterrains du genre <i>Reticulitermes</i>	49
- Distribution géographique et écologie du groupe	49
- Impacts économiques	51
- Description des espèces présentes en Europe	51
- Organisation sociale	53
- Dispersion et fondation des nouvelles colonies	54
- Systèmes de reproduction	55
3. <i>Reticulitermes flavipes</i>	61
- Distribution géographique de <i>R. flavipes</i>	61
- Variabilité des systèmes de reproduction	62
C. Les termites en ville	65
1. Problématique des termites en France	67
2. Cadre législatif des termites en France et à Paris	67

3. Moyens de lutte	70
Deuxième partie - Problématique et objectifs -	73
A. Problématique générale	75
B. Objectifs spécifiques	79
1 ^{er} objectif : Identifier les limites coloniales en milieu urbain et étudier leur persistance à travers le temps.....	79
2 ^{ème} objectif : Identifier les facteurs biotiques et abiotiques contribuant à expliquer la distribution des infestations de ce termite à Paris.	80
3 ^{ème} objectif : Déterminer les relations entre les populations françaises de termites pouvant expliquer la fondation de la population parisienne.	81
Troisième partie - Présentation des études -	83
Étude 1 : Un termite américain à Paris : dynamique temporelle des colonies.	85
Synthèse de l'article 1	86
Contexte et objectifs.....	86
Méthodes	87
Résultats / Discussion.....	87
Article 1 : An American termite in Paris : temporal colony dynamics	90
Étude 2 : Distribution spatiale et génétique d'un termite américain à Paris.	117
Synthèse de l'article 2	118
Contexte et objectifs.....	118
Méthodes	119
Résultats / Discussion.....	120
Article 2 : Spatial and genetic distribution of an American termite across the landscape of Paris.....	123
Étude 3 : Analyses génétiques des infestations d'une espèce invasive de termite à différentes échelles spatiales en France.....	149
Synthèse de l'article 3	150
Contexte et objectifs.....	150
Méthodes	151
Résultats / Discussion.....	153

Article 3 : Genetic analysis of termite pest infestations at different spatial scales in France.	156
Quatrième partie - Discussion -	191
A. Une organisation sociale urbaine	194
1. Structures reproductrices	194
2. Modes de dispersion	196
3. Délimitation coloniale	197
B. Structure urbaine particulière	200
1. Le bâti	200
2. Les espaces verts	203
3. Les réseaux de transport	204
C. Histoire de l'invasion	208
1. Liens entre les infestations	208
2. Scénarios possible de l'invasion	209
D. Prédiction et préconisations	211
1. Évolution des infestations	211
2. Prévention	212
3. Moyens de lutte	214
Conclusion	218
Bibliographie	221
Annexes	241

Liste des tableaux

Tableau 1 : Coefficient d'apparement et <i>F</i> -statistiques d'ouvriers de termite chez <i>Reticulitermes flavipes</i> , sous différents systèmes de reproduction simulés.	58
---	----

Liste des encadrés

Encadré 1 : Concept d'adaptation	33
Encadré 2 : La notion d'espèce invasive	36
Encadré 3 : Les marqueurs moléculaires.....	40

Liste des figures

Figure 1 : Photographies illustrant les travaux restructurant profondément dans Paris au cours des Grands travaux d'Hausmann.	28
Figure 2 : Profils de températures nocturnes montrant l'Îlot de chaleur urbain de Paris sur une section Ouest-Est mesurés au cours de l'été 2003.	30
Figure 3 : Illustrations des caractéristiques structurelles et fonctionnelles du paysage.	31
Figure 4 : Voies possibles de réponses des organismes suite à des changements de conditions environnementales associées au développement urbain ou à son évolution.	33
Figure 5 : Illustrations des caractéristiques paysagères influençant les processus écologiques et l'implication de la notion d'échelle dans ces processus.....	42
Figure 6 : Représentation schématique de l'arbre phylogénétique du groupe des Isoptères. ..	47
Figure 7 : Carte et chronogramme représentant la distribution et les évènements de divergences cladogénétiques de 32 espèces du genre <i>Reticulitermes</i>	48
Figure 8 : Carte illustrant la distribution schématique des espèces du genre <i>Reticulitermes</i> en France.	50
Figure 9 : Schéma du chemin développemental et des potentialités ontogéniques propres au genre <i>Reticulitermes</i>	52
Figure 10 : Photographies représentant les différentes castes observées chez les termites du genre <i>Reticulitermes</i>	54
Figure 11 : Schéma représentant les différents types familiaux et leur détection via l'utilisation le loci microsatellites chez les individus échantillonnés.	56

Figure 12 : Carte de la répartition de <i>Reticulitermes flavipes</i> dans son aire d'origine aux États Unis d'Amérique.	60
Figure 13 : Synthèse des systèmes de reproduction observés dans les populations natives et introduites de <i>R. flavipes</i>	63
Figure 14 : Carte illustrant la densité des dommages causés par les termites en France métropolitaine entre 1981 et 2013.	66
Figure 15 : Carte des quartiers de Paris concernés par des infestations de termites en 2000 et 2017, sur la base des déclarations faites à la Mairie de Paris.	68
Figure 16 : Photographies illustrant les modalités de détection de la présence de termites. ...	71
Figure 17 : Photographie d'une partie des 103 néoténiques brachyptères collectés une souche du parc E. Gouin dans le XVII ^{ème} arrondissement de Paris.	121
Figure 18 : Carte des échantillons de <i>Reticulitermes flavipes</i> collectés en France et dans les régions Centre-Val de Loire et Île-de-France.	152
Figure 19: Distribution du nombre de bâtiments dans Paris suivant leur période de construction.	201
Figure 20: Cartes montrant l'évolution du réseau de chemin de fer en France entre 1850 et 1860.	205
Figure 21: Extraits de la « Carte du risque termite à Paris ».	216

Liste des annexes

Annexe 1	
Glossaire.....	242
Annexe 2	
Curriculum vitae.....	246
Annexe 3	
Liste des communications scientifiques.....	249
Annexe 4	
Articles publiés.....	251

Introduction générale

L'écologie urbaine décrit l'étude de l'aménagement urbain au niveau politique et sociétal (Wu 2014). En sciences, en revanche, l'écologie urbaine fait plutôt référence à l'étude des relations entre les organismes vivant en ville et l'environnement urbain, ceci incluant l'espèce humaine (Wu 2014). On a longtemps pensé que les aires urbaines n'étaient pas concernées par le regard de l'écologie, en les considérant comme des zones où la vie animale et végétale n'avait pas sa place. Les premières études en écologie urbaine, au milieu du XX^{ème} siècle, ont révélé le fait que les activités de l'homme pouvaient créer de véritables habitats pour certaines espèces, suscitant un fort intérêt pour l'étude des milieux urbains en écologie. L'écologie urbaine est aujourd'hui abordée de façon multidisciplinaire et fait autant appel à l'écologie qu'à la sociologie, la géographie, l'architecture, l'économie, l'anthropologie, la climatologie et la santé publique (Sukopp 2008 ; Wu 2014). Un des principaux objectifs de l'écologie urbaine est d'étudier l'impact des pratiques de planification urbaine et des processus socioéconomiques influençant les patterns d'urbanisation sur la structure des écosystèmes urbains, leur fonctionnement et leur évolution (Wu 2014). L'écologie urbaine permet d'apporter des solutions aux problèmes environnementaux et sociétaux auxquels les villes sont confrontées, ou au moins de pouvoir clairement les identifier. Ceci a pour but d'améliorer le développement durable des villes pour l'homme, mais également pour l'ensemble des autres organismes vivant en milieu urbain.

L'environnement urbain est une mosaïque d'habitats contrastés et interconnectés, incluant des immeubles, des surfaces végétalisées et des surfaces bétonnées. Les conditions physiques sont considérablement altérées par rapport aux aires naturelles et sont affectées par les activités humaines. Ces effets sont particulièrement importants dans les très grandes villes où le climat y est plus chaud et sec que dans les habitats naturels environnants, le régime des vents y est très différent du fait de la structure des bâtiments qui modifient la circulation des courants et les surfaces imperméables y sont majoritaires (Sukopp 2008). La plupart des êtres vivants survivent difficilement dans un tel environnement et répondent généralement négativement à l'urbanisation en les désertant ou en n'y survivant pas (McKinney 2008). D'autres, cependant, possèdent des traits préadaptés¹, ou ont une plasticité phénotypique² qui leur permet de survivre dans des environnements fortement perturbés et anthropisés (McKinney 2006 ; McDonnell and Hahs 2015). Parmi les espèces particulièrement propices à

¹ Traits biologiques que possède une espèce qui arrive dans un nouvel environnement et qui lui permettent de survivre.

² Capacité pour un organisme d'exprimer différents phénotypes pour répondre à des changements environnementaux.

s'installer en milieu urbain figurent les espèces invasives³ et envahissantes⁴ (Voir encadré 2 p36). Celles-ci sont en effet particulièrement aptes à s'établir et à se répandre dans l'environnement urbain, et les hommes ont introduit un nombre important d'espèces dans des environnements fortement urbanisé (Williams *et al.* 2015).

Les insectes eusociaux (c.-à-d., les termites, les fourmis, certaines abeilles et guêpes) figurent parmi les espèces les plus invasives dans le monde. L'introduction et l'expansion de ces insectes ont souvent été favorisées par les conditions environnementales présentes dans les villes (Ascunce *et al.* 2011). De plus, leur succès a largement été attribué à leur organisation sociale, qui leur permet de réduire les coûts de la dispersion et d'augmenter la probabilité de succès d'installation dans un nouvel environnement (Moller 1996 ; Holway *et al.* 2002 ; Korb and Hartfelder 2008 ; Rust and Su 2012 ; Hanna *et al.* 2013). Parmi les insectes eusociaux, les termites sont de bons envahisseurs, en particulier sous nos climats (Evans *et al.* 2013). Dans les climats tempérés, **les termites souterrains** du genre *Coptotermes* et *Reticulitermes* (Rhinotermitidae) sont très communs et infestent fréquemment les structures humaines (Su and Scheffrahn 1990 ; Evans *et al.* 2013 ; Buczkowski and Bertelsmeier 2017). De nombreuses études se sont penchées sur la dynamique spatiale de fourragement et sur les patterns de reproduction coloniale des termites, récoltant des connaissances fondamentales sur les systèmes d'organisation sociale et les moyens pour améliorer les stratégies de lutte (DeHeer and Vargo 2004 ; Vargo and Carlson 2006 ; Aluko and Husseneder 2007 ; Nobre *et al.* 2008 ; Vargo and Husseneder 2009 ; Husseneder *et al.* 2012). Les résultats ont révélé l'existence de variabilités inter- et intra populations dans l'organisation sociale, les systèmes de reproduction et les modes de dispersion, des facteurs à la base de la complexité des colonies.

Les termites à Paris causent d'importants problèmes aux habitants et aux services de la ville depuis les années 50, période durant laquelle ces insectes sociaux ont été recensés pour la première fois dans la capitale. Depuis lors, le nombre de déclarations de cas d'infestation de bâtiments par des termites n'a cessé d'augmenter. Devant l'étendue du phénomène, les services municipaux de la ville ont décidé de réagir et ont établi plusieurs conventions avec le Laboratoire de Neurobiologie de Marseille puis avec l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte de Tours. Une première étude en 1994 sur des essais de piégeage et une seconde en

³ Espèce introduite hors de son aire de répartition naturelle présentant une expansion rapide et qui provoque des problèmes d'ordre sanitaire, socioéconomique ou entraîne une perte de biodiversité.

⁴ Espèce présentant une croissance et une multiplication rapide dans son aire de répartition naturelle.

1999 pour la thèse de Stéphanie Dronnet (2000-2004) dirigée par Anne-Geneviève Bagnères, portant sur « La structure reproductrice, distances génétiques et variations chimiques, inter- et intra-coloniales, chez le termite souterrain *Reticulitermes santonensis* », ont été développées. La problématique des termites en France n'étant pas restreinte à Paris, le gouvernement a pris conscience du phénomène et a agi en promulguant une loi en 1999 tendant à protéger les acquéreurs et propriétaires d'immeubles contre les termites. Parallèlement, le STH (Service Technique de l'Habitat), au sein de la DLH (Direction du Logement et de l'Habitat), a continué d'enregistrer un nombre croissant de déclarations d'infestation, et ce malgré les actions mises en place pour diagnostiquer et traiter les bâtiments et zones termités. Ce service a le pouvoir de coordonner les actions de lutte contre les termites et d'obliger le diagnostic et le traitement des parties termitées aux différents propriétaires et responsables.

Mon projet de thèse s'insère dans un contrat de collaboration entre l'IRBI et la DLH de la ville de Paris et arrive comme un troisième projet scientifique aidant à comprendre la dynamique d'infestation des termites dans Paris. Il s'est déroulé en 4 ans (3 ans de financement CIFRE⁵ et un an pris sur le contrat de collaboration). Il a pour objectif de mieux comprendre la dynamique d'invasion des termites dans Paris et en France, ce qui pourrait permettre à terme de mieux déterminer les facteurs contrôlant la distribution des termites en ville et de limiter les problèmes qu'ils y engendrent. Au début de cette thèse, une seule espèce de termite était connue à Paris. Il s'agit du termite souterrain originaire du sud-est des États-Unis, *Reticulitermes flavipes* (Perdereau *et al.* 2013a), anciennement nommé *R. santonensis* ou termite de Saintonge. Cette espèce exotique envahissante (appelée invasive) en France est majoritairement présente en milieu urbain et semble posséder d'excellentes capacités à s'adapter à cet environnement.

L'objectif principal de cette thèse a été d'identifier les facteurs urbains et les caractéristiques biologiques de *R. flavipes* qui ont permis à cette espèce invasive de coloniser et de persister en milieu urbain. Plus précisément, les études développées ont visé à mieux comprendre l'origine des colonies introduites à Paris, de déterminer comment celles-ci sont arrivées en ville et comment, malgré les moyens de lutte mis en œuvre au cours de ces dernières décennies, elles ont persisté dans le paysage parisien. C'est à l'aide des outils d'écologie urbaine, de génétique du paysage et de génétique des

⁵ Conventions Industrielles de Formation par la Recherche dirigé par l'Association National Recherche Technologie (ANRT) mandaté par le Ministère de l'enseignement supérieur, de la Recherche et de l'innovation.

populations que nous avons caractérisé les infestations de termites à Paris et que nous les avons comparées avec d'autres régions de France.

Ce manuscrit de thèse s'organisera en quatre parties :

1. La première partie est une synthèse bibliographique. Celle-ci mettra en avant les différentes notions et connaissances qui seront abordées lors des études présentées dans la partie 3. Tout d'abord, nous reviendrons sur le phénomène d'urbanisation afin de mieux comprendre son origine et son développement. Nous présenterons également les grandes caractéristiques propres au paysage urbain et comment les êtres vivants répondent à l'urbanisation et aux changements environnementaux liés à ce phénomène. Comme énoncé précédemment, nous utiliserons les outils de la génétique du paysage pour caractériser les infestations de termites à Paris. C'est l'une des premières fois que ces outils sont utilisés chez les termites dans un contexte d'invasion. Nous ferons donc une brève présentation de la génétique du paysage, une discipline à l'interface entre l'écologie du paysage et la génétique des populations. La biologie des termites sera ensuite exposée. Nous développerons, en particulier les spécificités de l'organisation sociale, des systèmes de reproduction et des différents modes de dispersion existant chez les termites souterrains (famille des Rhinotermitidae) du genre *Reticulitermes*, pour ensuite présenter l'espèce qui a envahi le territoire parisien : *Reticulitermes flavipes*. Enfin, nous exposerons les moyens de lutte et les dispositions législatives mis en place en France pour protéger les propriétaires et limiter les dégâts causés par les *Reticulitermes* sur le patrimoine immobilier parisien et français.

2. La seconde partie exposera de manière plus précise la problématique de cette thèse ainsi que les différents objectifs associés. Nous présenterons les connaissances déjà acquises sur les particularités de *R. flavipes* dans son aire invasive, ainsi que les problèmes que pose cette espèce sur les activités humaines. Le premier objectif est d'identifier, à l'aide d'outils innovants, les limites coloniales en milieu urbain et d'étudier la persistance des colonies au cours du temps. Le second objectif vise à identifier les facteurs biologiques et environnementaux qui contribuent à expliquer la distribution des infestations de termites à Paris. Enfin, le troisième objectif est de déterminer les relations existantes entre les populations françaises de *R. flavipes* afin notamment de mieux comprendre la manière dont a été fondé la population parisienne de ce termite.

3. La troisième partie exposera les études qui ont été réalisées au cours de cette thèse en relation avec les trois objectifs décrits ci-dessus. La première étude a fait l'objet d'une publication dans le journal *Genetica* et a pour titre « *An American termite in Paris: temporal colony dynamics* ». La seconde étude est actuellement soumise dans le journal *Urban Ecosystems* et a pour titre « *Spatial and genetic distribution of an American termite across the landscape of Paris* ». La troisième étude fait l'objet d'un travail en préparation qui sera soumis dans le journal *Biological Invasions* et qui a pour titre provisoire « *Genetic analysis of termite pest infestations at different spatial scales in France* ».

4. La quatrième et dernière partie, discutera de manière plus détaillée l'ensemble des résultats obtenus, et qui soulignent notamment l'implication des traits biologiques et des conditions environnementales dans la dynamique d'invasion de *R. flavipes* en milieu urbain. Afin de mieux comprendre les bases de la prolifération de *R. flavipes* en milieu urbain, nous avons tenté de mettre en relation les rôles respectifs de l'organisation sociale, des modes de dispersion et de la structure des colonies dans la dynamique d'infestation de *R. flavipes*, d'une part, et des particularités du paysage parisien et plus généralement des variables de l'environnement urbain, d'autre part. Sur la base de nos résultats et discussions, nous avons également tenté de retracer l'histoire de l'invasion de cette espèce en France et, dans le cadre de cette thèse CIFRE en collaboration avec l'IRBI et la Mairie de Paris, nous avons discuté de l'implication de nos avancées dans la mise en place d'outils de prévention et de lutte contre cet insecte à Paris.

Première partie
- Synthèse bibliographique -

A. Écologie urbaine



L'écologie urbaine est un pan interdisciplinaire de l'écologie qui a pour but de comprendre la relation entre les hommes, les paysages urbanisés et les processus écologiques associés. Le terme « d'écologie urbaine » est souvent utilisé pour décrire l'étude écologique des Hommes en ville, de la Nature⁶ et notamment des relations entre Hommes et Nature en zones urbaines. Cette discipline place la ville comme unité d'étude de l'écosystème urbain et permet ainsi d'étudier les interactions des organismes vivants avec les variables qui le composent. Même si l'environnement urbain s'est développé durant le XX^{ème} siècle, les écologistes ont souvent ignoré les aires urbaines dans l'étude des écosystèmes (Wu 2014 ; Forman 2016), ce qui pourtant semble aujourd'hui primordial pour la gestion, la structuration et l'évolution des plans d'urbanisme et de conservation. **Dans cette thèse nous nous intéresserons plus particulièrement aux interactions et processus écologiques qui se produisent entre les organismes vivants et la ville. Nous verrons dans cette partie les principales notions concernant l'écologie urbaine et la génétique du paysage. Les concepts abordés permettront de mieux comprendre les problématiques liées aux espèces colonisant le milieu urbain.**

1. L'urbanisation

L'urbanisation est un phénomène mondial croissant depuis le XVIII^{ème} siècle, qui s'est particulièrement intensifié et accéléré depuis les années 1950. À la fin du XIX^{ème} siècle, seules 16 villes dans le monde dépassaient le million d'habitants. Aujourd'hui, ce sont presque 400 villes qui le dépassent et il est attendu que près de 70% de la population mondiale résidera en ville d'ici à 2030 (Henderson and Wang 2007 ; Berry 2008 ; Seto *et al.* 2012). Ce phénomène résulte principalement des progrès techniques et de l'industrialisation des activités humaines ainsi que de la centralisation des activités humaines autour des centres urbains. La modernisation des moyens de transport et de communication a également permis de réduire les problèmes liés aux contraintes de dispersion géographique. Elle a également contribué à l'accélération de l'urbanisation et à l'expansion des villes en Europe et en Amérique du Nord, phénomène qui se sont ensuite étendus à d'autres pays du monde (Wu 2014).

La forte croissance démographique au cours ces derniers siècles dans le monde a donné naissance à de grandes villes qui, devenant toujours plus grandes, se sont agrégées en mégapoles. Ces villes formant alors de grandes unités urbaines laissent peu de place aux

⁶ Ici le terme de Nature fait référence à tout ce qui n'est pas d'origine anthropique, ni ayant subi des modifications ou faisant l'objet d'activités anthropiques.

espaces naturels et modifient considérablement les écosystèmes avoisinants. Les principales causes de cette croissance urbaine sont les longues vagues de révolutions industrielles qui se sont produites, associées à de fortes croissances économiques. En Amérique du Nord, en particulier, les nombreuses vagues d'émigration depuis l'Europe ont rapidement permis le développement de ces grandes villes sur la côte atlantique (Berry 2008).

Les progrès techniques ainsi que l'utilisation et le développement de nouveaux matériaux de construction apportés par les révolutions industrielles ont amélioré les conditions de vie en ville. Ces changements ont également créé de nombreux emplois, notamment dans l'industrie et les services, ce qui a contribué à étendre drastiquement les centres urbains au détriment de la ruralité, et ce partout dans le monde (Davis and Hertz Golden 1954). Les villes se sont structurées et organisées en grands centres urbains, à l'instar de Paris où de grands travaux de modernisation, entrepris par le baron Haussmann à la fin du XIX^{ème} siècle, ont profondément transformé la ville pour la rendre plus fonctionnelle et y accueillir un nombre toujours plus croissant d'habitants (Gandy 1999). Lors de ces travaux, qui n'ont duré qu'une vingtaine d'années, 75% des bâtiments existants ont été détruits pour faire place à des habitations évolutives (Figure 1A), des parcs et de grands boulevards, pour y faire circuler d'importants réseaux de transport tels que le train et le métro (Figure 1B), ainsi que le développement des égouts, et plus récemment les nombreux réseaux souterrains électriques, de téléphonie et de chauffage urbain (Jallon *et al.* 2017). Des changements similaires sur les infrastructures ont été observés dans d'autres métropoles comme Londres ou encore New-York (Pechoux 1975). Ces changements sont importants mais leur dynamique l'est également, les villes au cours des décennies, en plus de s'étendre géographiquement, se restructurent et se modernisent très régulièrement avec les progrès technologiques et sociétaux. En effet, les modes d'urbanisme, la croissance de la population urbaine et les besoins sociétaux évoluent avec le temps, nécessitant le renouvellement constant des infrastructures et entraînent l'expansion des zones urbaines.

Un des plus grands progrès technologiques qui a majoritairement contribué à la croissance urbaine fut le développement des réseaux de transport, un élément clé dans la structuration et la croissance des villes. C'est au cours du XIX^{ème} siècle, avec le développement du chemin de fer, que les transports, de biens dans un premier temps et de personnes ensuite, ont facilité les échanges entre les villes. Bien que les transports maritimes et fluviaux aient longtemps été au cœur des échanges, le réseau ferré a permis une accélération de ces échanges, tant sur les temps de transport que sur la fréquence des échanges. De plus l'extension des réseaux en



Figure 1 : Photographies illustrant les travaux restructurant profondément Paris au cours des Grands travaux d’Haussmann. A) *Démolition entre la rue de l’Echelle et la rue St Augustin* en 1877 par Charles Marville. B) *Mai 1899 Paris rue de Rivoli travaux du Métropolitain Hermagis* par Eugène Trutat et conservé au musée de Toulouse.

Europe et aux États-Unis a permis de relier un très grand nombre de villes qui ne l'étaient pas auparavant et a contribué à leur croissance (Davis and Hertz Golden 1954 ; Berry 2008).

Le développement concomitant entre villes et réseaux de transport est au cœur du développement urbain. La réduction des temps de transport permet au travailleur de résider en zone périurbaine et de travailler dans le centre des villes. Ces changements ont contribué fortement à l'expansion urbaine, créant ainsi un gradient d'urbanisation centré autour des grandes métropoles et mégalo-poles (Berry 2008). Il existe aujourd'hui une grande diversité de moyens de transports de biens et de personnes qui se sont ajoutés et ont complété les réseaux existants, transformant la structure et le fonctionnement des centres urbains vers une ouverture mondiale. Cette globalisation des échanges est au cœur de la croissance des villes et de leur extension. Il est prédit qu'entre 2000 et 2030 la surface de zone urbaine globale sera triplée, permettant d'accueillir une population urbaine toujours plus importante (Seto *et al.* 2012). Ainsi, caractériser le paysage urbain devient une activité nécessaire pour appréhender les facteurs qui le modèlent, tels que les processus écologiques ou socio-économiques, et pour mesurer l'impact écologique de l'urbanisation.

2. Caractéristiques générales du paysage urbain

L'occupation des sols est l'un des principaux éléments utilisés en écologie du paysage pour désigner de façon générique un habitat et le caractériser simplement. Le terme souvent utilisé pour désigner l'occupation du sol recouvert par la ville est « tissu urbain ». Ce tissu urbain possède des caractéristiques propres dont la structure et la fonctionnalité paysagères peuvent être très variables. Le changement d'occupation du sol avec l'urbanisation se traduit le plus souvent par le remplacement des sols naturels, du couvert végétal et des autres éléments des paysages naturels par de multiples surfaces urbaines imperméables, telles que le béton, la brique, le verre ou encore le métal au-dessus et en dessous du sol. Ces évolutions entraînent de nombreux changements : sur la nature de la réflexion et de la radiation des surfaces au sol, mais également sur les échanges de température au sol, les flux hydriques (écoulement et stockage des masses d'eau) et aérodynamiques (vitesse et orientation des vents), et ce, à des échelles locales et régionales (Gilbert 1991 ; Berry 2008).

Les matériaux utilisés par l'Homme pour façonner les villes sont de nature à les protéger des aléas environnementaux auxquels ils sont sensibles mais également pour améliorer son bien-être et faciliter ses activités. Au vu de la conductivité thermique, de la radiance et réflexion des matériaux utilisés, le sol et les bâtiments stockent de grandes quantités de

chaleur (Oke 1973 ; Jenerette *et al.* 2016). Durant la nuit, les réserves d'énergie stockées nourrissent ce que l'on appelle l'effet d'îlot de chaleur (UHI, *Urban Heat Island*) (Oke 1973), où la variabilité journalière des températures au sol et atmosphérique ont tendance à augmenter localement en milieu urbain (Figure 2) (Imhoff *et al.* 2010 ; De Munck *et al.* 2013). Cet effet de nature physique est également accentué par les activités humaines, notamment par les émissions de chaleur des véhicules et des systèmes de climatisation, entre autre (Taha 1997). De plus, le faible pourcentage de couvert végétal généralement observé dans les centres urbains ne permet pas de réduire les effets de l'UHI à l'échelle de la ville, même si localement, dans certaines villes comme Manchester (Royaume-Uni), les espaces végétalisés contribuent à réduire un peu la température de l'air au cours de la journée (Charalampopoulos and Chronopoulou-Sereli 2005 ; Skelhorn *et al.* 2016).

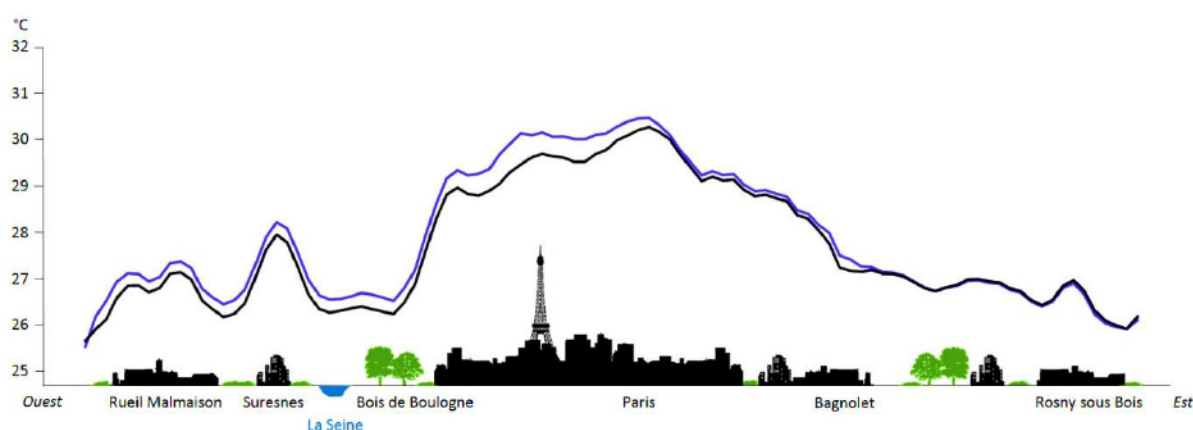


Figure 2 : Profils de températures nocturnes montrant l'Îlot de chaleur urbain de Paris sur une section Ouest-Est mesurés au cours de l'été 2003. Le profil noir est celui inhérent à Paris et en violet celui prenant en compte les systèmes de climatisation. Réalisé d'après De Munch *et al.* 2013.

Ce phénomène d'effet d'îlot de chaleur a été très étudié et est très bien connu aujourd'hui. Il a été montré, d'une part, qu'il jouait un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème urbain (Bolund and Hunhammar 1999 ; Weng *et al.* 2004 ; Parmesan 2006 ; Santamouris *et al.* 2007 ; Connors *et al.* 2013) et, d'autre part, qu'il aura tendance à s'intensifier avec les effets des changements climatiques globaux à venir (Luber and McGeehin 2008 ; Wilby 2008 ; Fallmann *et al.* 2016).

La réduction des surfaces végétales et l'apparition de nouvelles surfaces artificielles entraînent une fragmentation des habitats pour les organismes vivants au sein et autour des aires urbanisées. De plus, les réseaux routiers et ferroviaires qui alimentent et structurent l'activité des centres urbains contribuent à cette fragmentation. Machlis *et al.* (1997) ont

décrit le paysage urbain comme une mosaïque complexe de **patches biotiques*** et **abiotiques*** au sein d'une matrice d'infrastructure et d'organisation sociale humaine. Ces différents patches et les différentes relations fonctionnelles et structurelles qui les lient sont dépendants de leur **connectivité*** et de leur **fragmentation*** (Figure 3) (Bierwagen 2007). En ville, l'existence de nombreux habitats très divers (bâtiments, parcs, friches, jardins, caves ...) a pour conséquence de créer une forte **hétérogénéité spatiale*** à l'échelle du paysage urbain (Figure 3) (Connors *et al.* 2013).

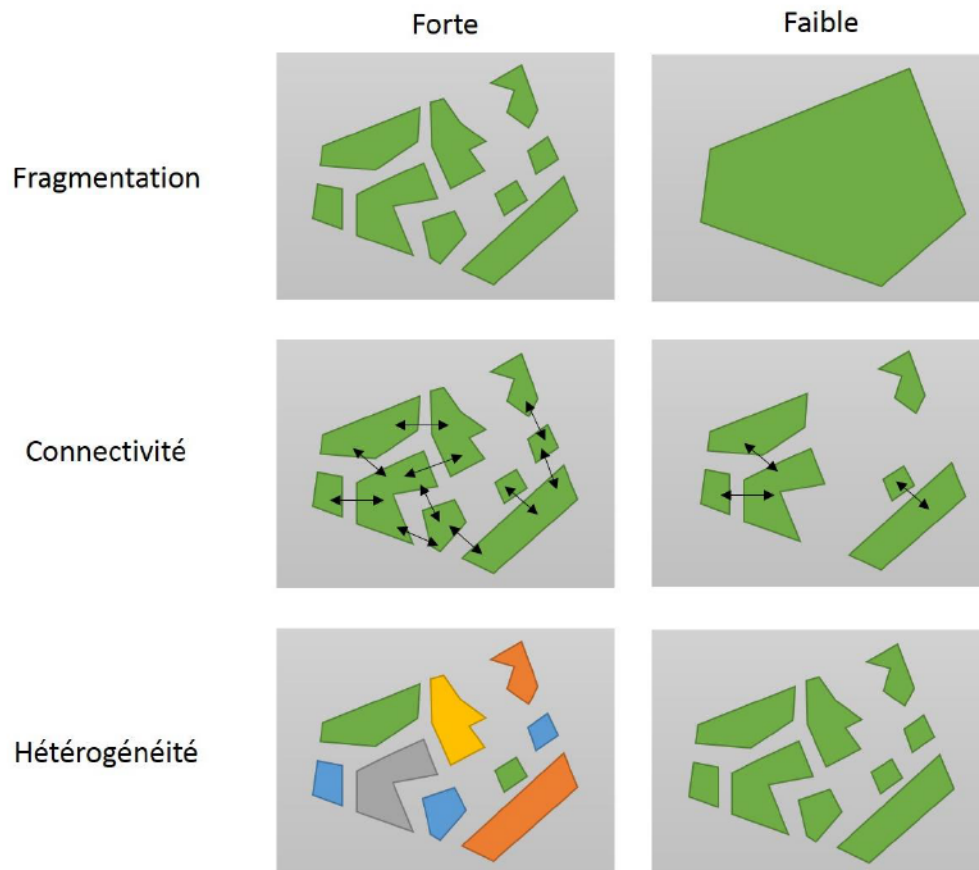


Figure 3 : Illustrations des caractéristiques structurelles et fonctionnelles du paysage. D'après Connors *et al.* 2013.

Au même titre que les paysages naturels, les paysages urbains changent et évoluent au cours du temps. Cependant, les régimes de perturbation générés par les activités humaines sont bien plus intenses et plus fréquents que dans les milieux naturels (Pickett and Rogers 1997 ; Niemelä *et al.* 2002). On peut classer ces perturbations selon leurs impacts dans le temps et l'espace. En ville, à une courte échelle de temps et d'espace, les perturbations générées par les activités humaines sont l'utilisation de moyens de transport (voitures, trains, avions...), la construction et la destruction d'infrastructures (habitations, routes, parcs...) (Madlener and Sunak 2011), mais aussi l'entretien de ces infrastructures tels que l'entretien

des espaces verts, les réparations des réseaux d'eau, d'égout ou de chauffage (Jim 2003 ; Brunzel *et al.* 2009). À des échelles de temps et d'espace plus larges, les perturbations dues aux activités humaines, dont la production de lumières nocturnes, de bruits, ou encore les pollutions des sols et de l'air, entraînent des perturbations chroniques propres aux aires urbaines (Kowarik 2011). Ces différents régimes de perturbations peuvent avoir des impacts variables sur la diversité et les communautés d'organismes vivant en ville (Blair and Launer 1997). Mais souvent, les espaces végétalisés urbains présentent un régime de perturbations moindre et peuvent ainsi servir de réservoir de biodiversité (Angold *et al.* 2006 ; Shochat *et al.* 2010).

Toutes ces caractéristiques sont communes aux différentes villes du monde ; en revanche l'agencement de la mosaïque des constructions et entités urbaines (espaces verts, routes...) et donc la nature et la structure du paysage urbain sont très variables entre villes, agglomérations, voire aussi entre zones urbaines de pays différents. Le paysage urbain est souvent régi par les grandes étapes historiques et architecturales et, plus récemment, par les plans d'urbanisme ciblés qui les ont façonnés.

3. Réponses des organismes à l'environnement urbain

La transformation et la fragmentation des habitats représentent les principales causes de perte de biodiversité à l'échelle mondiale et les effets de ces modifications dépassent largement les limites des espaces anthropisés (Vitousek *et al.* 2008). Les villes n'altèrent pas seulement la biodiversité, en réduisant la diversité et le nombre d'espèces comme cela a souvent été admis (McKinney 2008 ; Møller 2009 ; Aronson *et al.* 2014), mais jouent également un rôle sélectif (Crocì *et al.* 2008), induisant parfois chez certains organismes des changements adaptatifs rapides (Fierst 2011). Ces changements sélectifs ont pour origine les effets combinés des modifications de structure et de composition des paysages (ex : fragmentation et connectivité), ainsi que des interactions avec les autres organismes (ex : prédation). Les réponses des organismes à ces changements environnementaux peuvent être de différentes natures. Selon McDonnell et Hahs (2015), les organismes présents en zones devenues urbaines peuvent : migrer hors de la zone s'ils ont la possibilité de se déplacer, disparaître localement, développer des traits permettant de survivre aux conditions urbaines et se reproduire (adaptations), ou persister s'ils possèdent déjà des traits leur permettant de survivre en ville (préadaptation) (Figure 4) (Encadré 1).

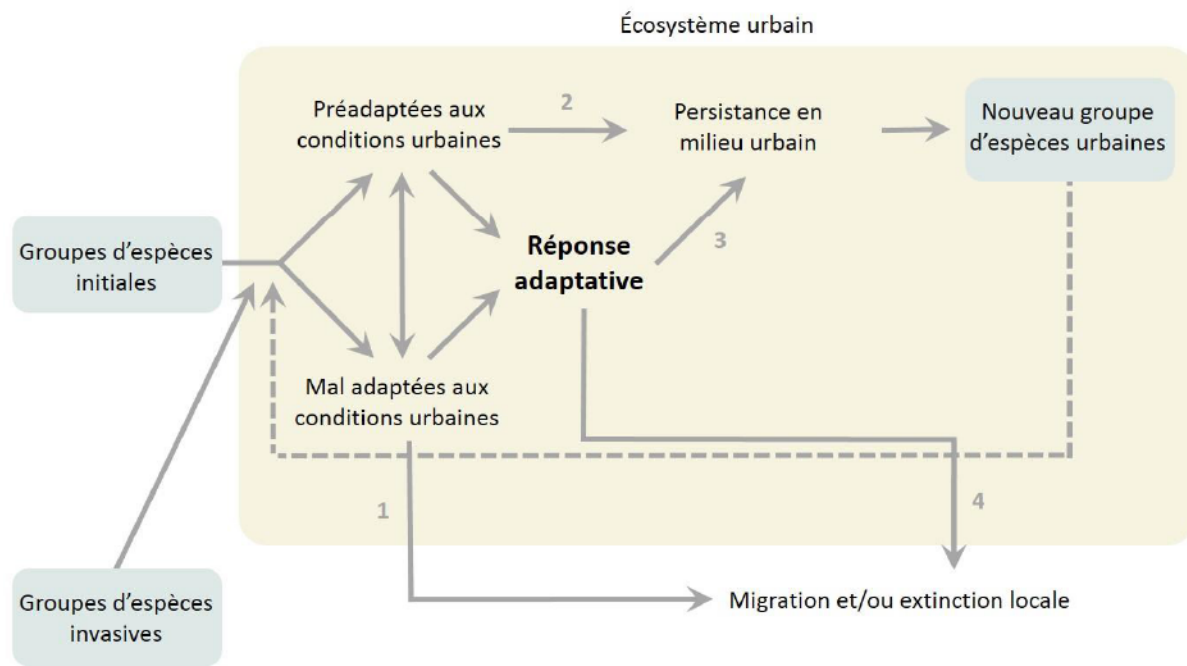


Figure 4 : Voies possibles de réponses des organismes suite à des changements de conditions environnementales associées au développement urbain ou à son évolution. Les chiffres font référence aux chemins potentiels pour les organismes qui 1) migrent et fuient le milieu urbain, 2) et 3) s'adaptent aux conditions urbaines, et 4) disparaissent localement. D'après McDonnell et Hahs 2015.

Encadré 1 : Concept d'adaptation

L'adaptation peut être définie comme une augmentation de **la valeur sélective*** (*fitness*) des individus d'une population en réponse à un changement de l'environnement (Gienapp *et al.* 2008). L'adaptation s'accompagne de changements **phénotypiques*** pour les **traits d'histoire de vie*** déterminants la valeur sélective dans un environnement donné, ainsi que tous les caractères qui y sont associés. Ces changements peuvent être plastiques ou génétiques. La plasticité phénotypique est la gamme de variations des phénotypes que peut prendre un **génotype*** donné sous les effets de l'environnement. Le phénotype concerné peut être d'ordre morphologique, physiologique, comportemental ou même relatif à un trait démographique (Dufty *et al.* 2002).

On parlera ici d'adaptation lorsque l'évolution phénotypique observée est le résultat d'une modification de la composition génétique de la population en réponse aux pressions de sélection du nouvel environnement.

On parlera également de préadaptation, ou traits préadaptés, lorsque les phénotypes observés ne résultent pas d'une modification de la composition génétique de la population dans un nouvel environnement. On ne peut cependant pas exclure que les phénotypes

observés résultent de modifications génétiques dans un environnement. Il est possible que les individus introduits dans une nouvelle aire de répartition partagent les mêmes facteurs sélectifs et donc que le nouvel environnement exerce les mêmes pressions de sélection que l'environnement dans lequel la population source provient.

La structure en patchs d'habitats, par exemple des espaces verts urbains, rend la dispersion difficile et risquée pour les taxons avec de faibles capacités de dispersion. La connectivité entre les patchs est un facteur important puisqu'elle peut influencer la présence et l'abondance des espèces dans le paysage urbain (Bierwagen 2007). En effet, si une espèce peut se déplacer plus ou moins facilement entre les patchs d'habitats qui lui sont favorables en ville, cela va fortement influencer son occurrence dans tous les patchs correspondants. À l'inverse, une faible connectivité entre patchs favorables, associée aux capacités de dispersion de l'espèce, vont réduire la probabilité d'occurrence de cette espèce dans tous les patchs présents en ville. Il peut alors, suivant le degré de connectivité des patchs d'habitats, se mettre en place une dynamique de migration des populations urbaines d'une espèce vers des habitats qui lui sont plus favorables. Cependant, l'amplitude, la durée et l'étendue des changements environnementaux dus à l'urbanisation sont telles que la grande majorité des espèces n'ont pas la capacité de migrer ou de s'adapter pour survivre à de tels changements (Grant *et al.* 2011). Les approches en métapopulations ont révélé que la dynamique de colonisation/extinction en milieu urbain, où la fragmentation des habitats est importante, est comparable à celle des modèles insulaires (Wilson and MacArthur 1967 ; Pickett and Rogers 1997 ; Clergeau *et al.* 2004). Chez les plantes, notamment, de nombreuses extinctions locales se produisent et ont pour conséquence une diminution de la diversité spécifique en ville (Bastin and Thomas 1999 ; Husté and Boulinier 2007 ; Duncan *et al.* 2011).

L'adaptation au milieu urbain peut s'avérer être complexe au vu de l'amplitude des changements environnementaux. En effet, l'adaptation génétique* (voir encadré 1) est souvent vue comme un processus suite auquel les organismes composant la population deviennent adaptés après de nombreuses générations. À l'inverse, des individus ayant des capacités d'adapter leur phénotype aux changements environnementaux ont a priori une plus grande probabilité de survie. Ces changements de traits phénotypiques sont dit plastiques (plasticité phénotypique). En revanche, il est possible que ces changements soient durables dans le temps et entraînent éventuellement des modifications génétiques (microévolution). De récentes études ont mis en évidence que les activités humaines induisent des changements

micro-évolutifs sur de plus courtes échelles de temps (en centaines d'années), en exerçant d'importantes pressions de sélection sur les populations urbaines (Alberti 2015 ; Donihue and Lambert 2015). Les différenciations phénotypiques et génotypiques observées entre populations urbaines et non-urbaines ne résultent pas forcément de réponses adaptatives, mais peuvent avoir été induites par des processus démographiques (effet de fondation, dérive génétique) (Donihue and Lambert 2015).

Certaines espèces venant d'environnements variés possèdent des traits phénotypiques leur permettant de survivre dans un environnement urbain. Les individus de ces espèces préadaptées* (voir encadré) à l'environnement urbain sont souvent capables de répondre à l'environnement par plasticité phénotypique. L'urbanisation génère de nouvelles **niches écologiques*** qui ne restent vacantes que peu de temps. De plus, l'augmentation de la disponibilité alimentaire issue des rejets humains (ex : ordures ménagères) ou de ses activités, et les infrastructures humaines qui confèrent des abris, permettent aux organismes de mieux résister aux aléas climatiques, de survivre et de croître rapidement en milieu urbain (Shochat *et al.* 2006). Par exemple, dans les villes européennes, le rat (*Rattus rattus* et *Rattus norvegicus*), de nature omnivore, est très opportuniste ; il peut se nourrir d'une grande variété d'aliments et, en ville, la production de nombreux déchets organiques lui est très favorable (Feng and Himsworth 2014). De même, le pigeon de biset (*Columba livia*), peu sélectif sur les sites de nidification, ayant une large gamme d'aliments et étant très tolérant aux perturbations humaines, a pu s'installer en ville très facilement (Sacchi *et al.* 2002). Le nombre de pigeon en ville a pu être corrélé au nombre de personnes y vivant. Plus une ville compte d'habitants plus le pigeon y est présent, notamment au cœur du centre urbain (Jokimäki and Suhonen 1998 ; Sacchi *et al.* 2002). Les caractères communs des différentes villes du monde permet également aux espèces exploitant le milieu urbain de s'étendre régionalement, voir même mondialement (McKinney 2006).

Encadré 2 : La notion d'espèce invasive

La notion d'espèce invasive a été introduite par Elton en 1958 (Meyerson and Simberloff 2017) définissant ce qu'était l'étude des invasions biologiques. Il existe une grande quantité de termes dans la littérature désignant ce qu'est une espèce invasive : aliène, exotique, non-indigène, introduite, non-native, naturalisée ... L'existence de tous ces termes traduit bien l'incertitude autour de la définition d'une espèce invasive (Valéry *et al.* 2008). Le plus souvent les définitions se basent sur deux critères : un critère géographique et un critère d'impact ; où l'intérêt est porté sur l'origine de l'espèce et sur l'impact négatif qu'elle peut avoir, tant sur des aspects de biodiversité, des aspects sanitaires ou encore économiques.

Afin d'éviter toute confusion dans l'utilisation de ces termes, nous nous référerons aux termes définis par la « Stratégie nationale française relative aux espèces invasives » (Muller *et al.* 2017). Il convient de définir dans un premier temps les espèces qui ne sont pas considérées comme invasives. Ces espèces ou populations sont nommées **natives** ou **indigènes** quand on les retrouve dans leurs aires de répartition naturelle. Vient ensuite la notion d'espèce qui a été introduite que l'on nommera **espèce exotique**, représentant toutes espèces ou population d'une espèce introduite en dehors de son aire de répartition naturelle. Le terme « *invasive* » en anglais peut être traduit par « invasif » ou « envahissant » en français, et contribue à la confusion sur la définition et l'utilisation de ce terme. Ici nous qualifierons une **espèce envahissante**, toute espèce ou population d'espèce native qui dans son aire de répartition naturelle croît de façon importante démographiquement et spatialement et ayant un impact négatif, d'ordre sanitaire, socioéconomique ou sur la biodiversité. Enfin, nous utiliserons le terme **d'espèce invasive** pour désigner les **espèces exotiques envahissantes**, espèces qui ont été introduites en dehors de leur aire de répartition naturelle et dont l'introduction et la propagation constituent une menace d'ordre sanitaire, socio-économique et/ou pour la biodiversité.

La globalisation des échanges et l'homogénéisation des habitats, et notamment du paysage urbain, facilitent l'introduction et l'expansion des espèces envahissantes et invasives (voir encadré 2 pour les définitions). La croissance des réseaux de transports maritimes et terrestres entre les villes permet le transport, l'introduction et l'expansion de nouvelles espèces (exotiques ou non) dans de nombreuses villes et qui, pour un grand nombre d'entre elles, sont capables d'exploiter les habitats urbains (McKinney 2006). Le nombre d'espèces végétales introduites en ville, par exemple, est l'une des principales conséquences de l'urbanisation et contribue à l'homogénéisation biotique des villes (Gilbert 1991 ; Weber 2017). En effet, la présence des mêmes essences végétales dominantes dans de nombreuses villes peut favoriser l'introduction et la prolifération d'autres espèces animales qui y sont associées. Souvent, les espèces qui persistent en milieu urbain ont une démographie importante, pouvant à terme provoquer la disparition d'espèces natives (par compétition ou prédation) ou poser d'importants problèmes économiques et sanitaires pour l'Homme (Pyšek and Richardson 2010 ; Shochat *et al.* 2010). Beaucoup des espèces les plus communes en ville sont invasives dans le monde (Shochat *et al.* 2006) comme le rat (*Rattus norvegicus*), la souris (*Mus musculus*) (Layne 1997), le pigeon (*Columba livia*) (Robbins 1995) ou encore la fourmi d'Argentine (*Linepithema humile*) (Suarez *et al.* 2001). Certaines d'entre elles possédaient, avant l'introduction, les traits biologiques leur permettant de s'installer et proliférer (Evans *et al.* 2009 ; Van Kleunen *et al.* 2011), d'autres ont développé des adaptations au milieu urbain malgré les contraintes associées (Parker *et al.* 2003 ; Dlugosch and Parker 2008 ; Ascunce *et al.* 2011). En effet, l'adaptation à un environnement présuppose une forte adaptabilité, laquelle est souvent associée à une forte diversité génétique. Pourtant, la plupart des populations introduites subissent une réduction de diversité génétique et démographique durant ou suite à l'introduction (Facon *et al.* 2006 ; Evans *et al.* 2009 ; Lawson Handley *et al.* 2011 ; Estoup *et al.* 2016).

Les traits communs aux espèces qui persistent en milieu urbain sont principalement associés à la nature du paysage urbain et à ces variations temporelles et spatiales décrites plus haut. En effet, la fragmentation des habitats, les forts régimes de perturbations et l'isolement des populations sont des facteurs sélectifs importants contraignant la vie en ville. Pour répondre à ces différentes pressions, les espèces présentes en milieu urbain possèdent généralement un temps de génération court (jours/mois), une bonne mobilité relative et possèdent une grande diversité génétique (McDonnell and Hahs 2015). Ces traits que l'on vient de présenter permettent une adéquation espèce-environnement nécessaire à la

persistance des organismes dans leur milieu. Cependant, on peut se demander comment cette adéquation s'opère en milieu urbain où les changements environnementaux sont fréquents, souvent d'amplitudes importantes et rapides.

4. La génétique du paysage

La génétique du paysage est une science récente dont les premières publications, provenant entre autre de Stéphanie Manel (Directrice d'Étude EPHE⁷ au CEF⁸ de Montpellier), datent d'une quinzaine d'années. **Cette discipline se situe à l'interface entre la génétique des populations, l'écologie du paysage et les techniques d'analyses spatiales.** S'appuyant à la fois sur les systèmes d'information géographique (SIG) et les nouveaux outils de la biologie moléculaire, la génétique du paysage propose de nouveaux moyens et modèles pour identifier et quantifier les effets de la structure des paysages sur les processus micro-évolutifs, tels que les flux de gènes, la dérive génétique et la sélection, en utilisant des données génétiques adaptatives ou neutres (Manel *et al.* 2003 ; Storfer *et al.* 2007). La génétique du paysage compte encore un nombre limité d'experts ayant des connaissances approfondies dans les trois disciplines auxquelles elle fait appel. Le plus souvent, les chercheurs qui utilisent la génétique du paysage possèdent des compétences en génétique des populations ou en écologie du paysage et/ou en statistique spatiale, mais rarement les trois à la fois (Wagner *et al.* 2012). L'utilisation de la génétique du paysage est généralement motivée par deux points de vue : le premier amène les scientifiques à s'intéresser aux caractéristiques du paysage qui affectent les processus évolutifs et est généralement adoptée par des chercheurs possédant de très bonnes connaissances en génétique des populations et en biologie évolutive ; le second est suivi par les écologistes qui ne s'intéressent pas spécialement à la génétique mais qui l'utilisent pour identifier les processus écologiques sous-jacents aux variations génétiques tels que la dispersion ou les effets de la modification des paysages (Wagner *et al.* 2006 ; Cushman and Lewis 2010).

Un des principaux objectifs de la génétique du paysage est d'identifier et de quantifier l'effet des facteurs paysagers et environnementaux sur la structure génétique et l'évolution des populations d'organismes à différentes échelles temporelles et spatiales. Elle permet notamment d'identifier des caractéristiques du paysage pouvant agir comme barrière ou au contraire facilitant les flux de gènes entre les populations, d'identifier

⁷ École Pratique de Hautes Études.

⁸ Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive.

également des changements de variations génétiques au cours du temps, mais aussi de savoir si ces caractéristiques agissent ou non sur la valeur sélective des individus ou des populations et sur la persistance dans le temps. Balkenhol *et al.* (2016) propose une **approche analytique en trois étapes interdépendantes afin d'appréhender les questions posées par la génétique du paysage** :

La première étape consiste à caractériser et mesurer les variations génétiques et ainsi identifier les processus micro-évolutifs qui nous intéressent. Pour cela, une approche préalable de génétique des populations est nécessaire afin d'identifier et de décrire la composition génétique des individus ou des populations échantillonnées dans la zone d'étude. Les variations génétiques d'une population ou d'une espèce sont influencées par quatre processus majeurs que sont les **mutations***, la **sélection***, les **flux de gènes*** et la **dérive génétique*** (Hedrick 2011 ; Allendorf *et al.* 2012). Deux composantes sont principalement étudiées en génétique du paysage lorsque l'on évalue les variations génétiques des populations. La première est la **diversité génétique**, qui est la part de variation génétique observée chez les individus, les populations, sur une aire géographique déterminée. La seconde est la **structure génétique** qui cherche à identifier la distribution de ces variations entre les individus, les populations ou sur une aire géographique précise. L'utilisation de **loci neutre*** ou **adaptatifs*** permet d'étudier de façon différente les effets qu'ont les paysages sur les variations génétiques des individus et des populations, effets qui sont en génétique du paysage les unités d'analyses principalement utilisées. Les loci adaptatifs affectent directement ou non le phénotype ou la fitness d'un organisme. De plus, le paysage ou les facteurs environnementaux dans lesquels se trouvent les organismes vont influencer les fréquences alléliques via la sélection (Dionne *et al.* 2008). Les fréquences alléliques de loci neutres sont en revanche principalement affectées par les flux de gènes et la dérive génétique (taille des populations). De même, les marqueurs génétiques utilisés influenceront différemment les résultats aux questions posées par leur diversité de transmission, de variabilité et de période d'inférence temporelle (Encadré 3).

Encadré 3 : Les marqueurs moléculaires

Il existe une multitude de marqueurs moléculaires que l'on peut regrouper en deux grands types : les codominants et les dominants. Avec les marqueurs codominants (i.e. microsatellites, SNP) il est possible de visualiser les deux **allèles*** à un locus particulier sous la forme d'un génotype (p.ex., AA versus AB). Les loci dominants eux (par exemple *Amplified Fragment Length Polymorphism*, AFLP), sont généralement enregistrés dans un format binaire présence/absence. L'ADN mitochondrial et chloroplastique sont généralement analysés en utilisant un séquençage ADN qui génèrent des données **haplotypiques***. Voici quelques exemples de marqueurs génétiques utilisés en génétique du paysage :

Marqueurs	Héritabilité	Variabilité	Echelle temporelle d'inférence
Microsatellites	Biparentale	Forte	Récente
Amplified fragment length polymorphism (AFLP)	Dominante*	Forte	Récente
Single Nucleotide polymorphism (SNP)	Biparentale	Moyenne	Intermédiaire
Séquence d'ADN mitochondrial	Uniparentale	faible à Moyenne	Ancienne
Séquence d'ADN chloroplastique	Uniparentale	Faible	Ancienne

*méthode donnant des données de type présence/absence d'un fragment d'ADN.

Au cours de cette thèse, nous avons utilisé des marqueurs microsatellites (ADN nucléaire) et un fragment de la séquence du gène mitochondrial du Cytochrome Oxydase II (COII).

Les microsatellites



Les marqueurs microsatellites ou STR (*Single Tandem Repeats*) sont des fragments d'ADN nucléaire de séquences répétées (ou motifs) de 2 à 6 paires de bases. Les motifs les plus utilisés sont ceux faisant intervenir de motifs di-, tri- et tétra-nucléotides. Pour illustrer ceci, voici un locus microsatellite avec un motif tri-nucléotide répété six fois (TAG)₆ : TAGTAGTAGTAGTAGTAG. L'apparition de ces répétitions est due à des erreurs de la polymérase lors de la réplication de l'ADN ; ces erreurs ajoutent ou suppriment des motifs microsatellites (Jarne and Lagoda 1996). Le nombre de motifs désignant ainsi les différents allèles d'un même locus microsatellite et leur taille associée permet de les distinguer et de les identifier après amplification par PCR (*Polymerase Chain Reaction*).

Ces marqueurs possèdent plusieurs avantages très utiles en génétique des populations. Ce sont des marqueurs neutres avec une forte variabilité due à un fort taux de mutation, et à transmission biparentale permettant d'identifier les individus **homozygotes*** et

hétérozygotes* chez les organismes diploïdes tels que les termites (Vargo 2000 ; Dronnet *et al.* 2004 ; Yamamoto and Matsuura 2012).

Le gène de la Cytochrome Oxydase II (COII)

L'ADN mitochondrial est propre à l'organelle de la mitochondrie où la quasi-totalité de son génome est codant. Il est hérité maternellement et possède un taux de mutation souvent plus élevé que les parties codantes du génome nucléaire et, contrairement à ce dernier, il ne se recombine pas. Chez les eucaryotes où il est présent, l'ADN mitochondrial est utilisé en génétique des populations pour retracer l'histoire évolutive des espèces et des populations.

Chez les termites du genre *Reticulitermes*, plusieurs de ces marqueurs ont été utilisés pour retracer l'histoire évolutive de ce groupe (COI, COII et NDI). Mais le marqueur qui semble être le plus approprié pour identifier les variations génétiques des populations de ce groupe est celui d'un fragment du gène de la Cytochrome oxydase II (COII) (Jenkins *et al.* 2001 ; Uva *et al.* 2004 ; Luchetti *et al.* 2005 ; Perdereau *et al.* 2013a ; Dedeine *et al.* 2016).

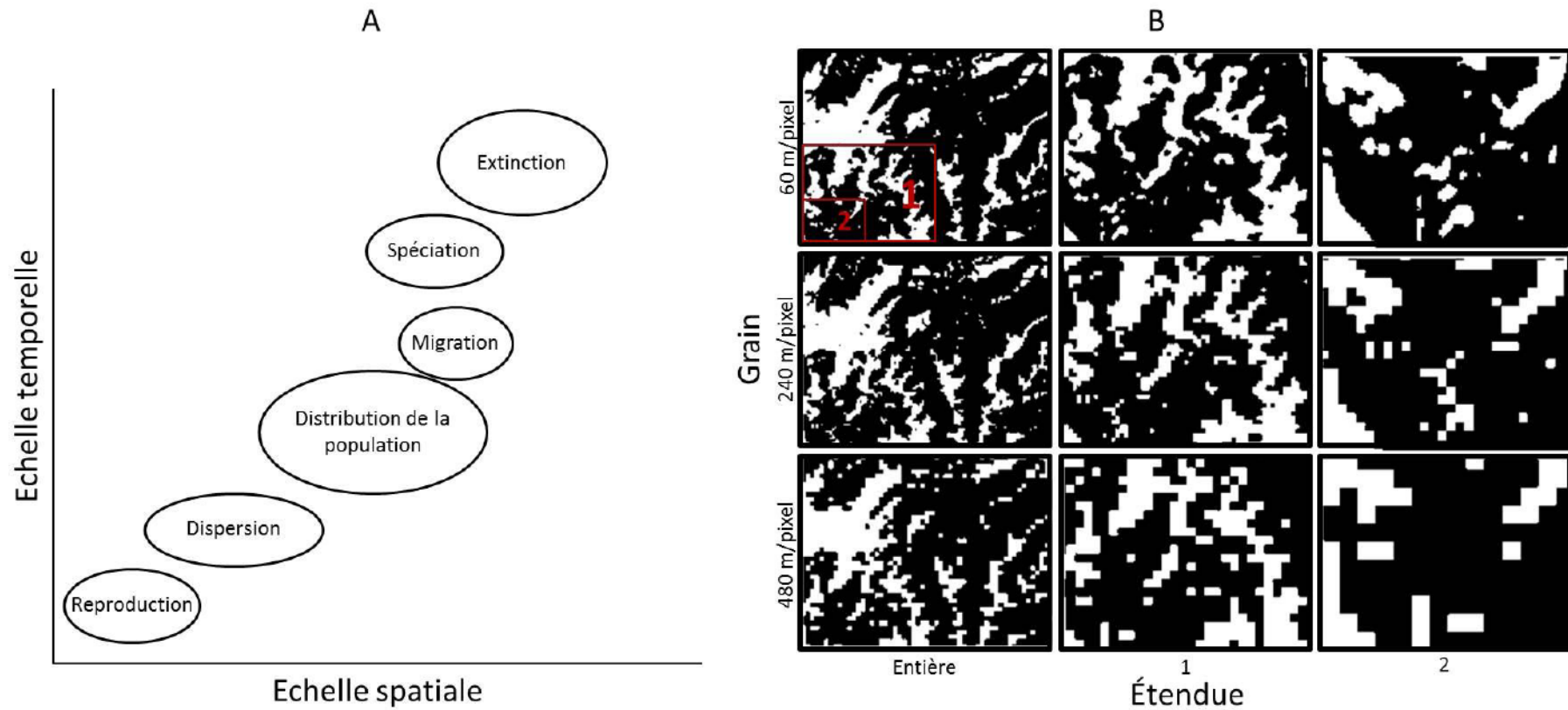


Figure 5 : Illustrations des caractéristiques paysagères influençant les processus écologiques et l'implication de la notion d'échelle dans ces processus. A : schéma montrant différents processus individuels et populationnels se produisant à différentes échelles spatiales et temporelles. Les processus de reproduction entre les individus d'une population se produisent à une échelle de temps et d'espace courte alors que les processus de spéciation se produisent typiquement sur de longues périodes de temps à de grandes échelles spatiales. B : illustration des effets de changement de grain et d'étendue sur la composition du paysage. On présente ici une mosaïque de deux types d'habitat : forestier (noir) et non forestier (blanc). Les effets de différents grains sont observés verticalement avec un grain ou la taille de pixel représenté varie de 60, 240 et 280 mètres. Les effets de l'étendue sont observés horizontalement où l'étendue entière de la zone est dans la colonne de gauche suivie par une première étendue restreinte de la zone d'étude (1) puis une seconde (2), les étendues de ces zones restreintes sont visibles (en rouge) dans la case du haut à gauche (d'après Cushman *et al.* 2016).

Dans la seconde étape, il est nécessaire de caractériser le paysage dans lequel ont été échantillonnés les individus ou les populations de notre étude, ceci afin de quantifier l'hétérogénéité spatiale du paysage et mesurer sa composition et sa configuration. Les principales questions que pose l'écologie du paysage sont de savoir d'où provient cette hétérogénéité spatiale, comment elle évolue au cours du temps et pourquoi elle est impliquée dans les processus écologiques. Les interactions entre les patterns spatiaux et les processus écologiques sont dépendants des caractéristiques des échelles de temps et d'espace qui les structurent et les composent (Figure 5A). En effet, **l'étendue*** et **le grain*** de la zone d'étude influencent fortement les réponses aux questions posées car, suivant l'échelle d'étude à laquelle on s'intéresse, les patterns spatiaux visés auront des structures et des compositions différentes (Johnson *et al.* 1992 ; Wiens *et al.* 1993) (Figure 5B). L'hétérogénéité du paysage est mesurable par l'identification de patterns spatiaux tels que la **diversité*** et la **dominance*** d'habitat, leur fragmentation en patch, leur connectivité et leur distribution aux échelles considérées (Turner 1989 ; Wiens 1992).

Enfin, **la troisième étape de cette approche analytique consiste à identifier les liens qui existent entre l'hétérogénéité du paysage et les variations génétiques** que l'on observe dans la zone d'étude. Un des principaux problèmes est d'identifier les relations entre les données génétiques et les données paysagères tout en tenant compte de la structure spatiale qui leur est inhérente. L'hétérogénéité du paysage crée une structure spatiale de facteurs environnementaux auxquels les organismes répondent souvent, ce qui peut parfois encore renforcer les structurations (dispersion et reproduction restreinte géographiquement). Ces processus créent ce que l'on appelle de **l'autocorrélation spatiale positive*** sur les données génétiques que l'on peut facilement identifier grâce à des statistiques spatiales. Pour simplifier, l'autocorrélation spatiale se traduit de la façon suivante : en moyenne, les organismes géographiquement proches sont plus similaires génétiquement que ceux géographiquement distants (Austin 2002). La nature de cette autocorrélation spatiale étant de diverses origines, elle peut résulter d'un isolement géographique (uniquement attribué à la distance) entre les organismes d'une population que l'on appelle **isolement par la distance** (Wright 1943 ; Slatkin 1993) (IBD). Lorsque seule la structure du paysage est responsable de l'isolement, et non pas uniquement la distance entre les organismes, on l'identifie comme étant un **isolement par résistance** (McRae 2006) (IBR). Il est possible de mesurer cet isolement grâce à l'utilisation de modèles de **surface de résistance*** que l'on peut établir à partir de l'hétérogénéité paysagère mesurée précédemment (Spear *et al.* 2010).

L'identification de ces liens entre patterns spatiaux, structures paysagères et variations génétiques (flux de gènes) permet de tester des hypothèses sur les facteurs biotiques et abiotiques contribuant à structurer les populations d'organismes.

La génétique du paysage est communément employée en recherche appliquée pour appréhender des problématiques centrées autour de la conservation et de la préservation de la biodiversité (Wood and Pullin 2002 ; Boulet *et al.* 2007 ; Segelbacher *et al.* 2010 ; Castilho *et al.* 2011). En effet, les approches développées permettent notamment la quantification des effets de la fragmentation et de la connectivité des habitats sur la structuration des populations. Également, elle peut permettre d'apporter des réponses concrètes lorsqu'il s'agit de maintenir des populations pérennes ou de rétablir un paysage fonctionnel pour les organismes d'intérêts, par exemple en modifiant les facteurs paysagers qui limitent les flux de gènes (Wood and Pullin 2002). Parallèlement, peu d'études ont porté sur l'utilisation de ces outils chez les espèces invasives, en particulier les études visant à identifier les processus écologiques associés à leur introduction dans un nouvel environnement (Lecis *et al.* 2008). À l'instar des recherches dans les domaines de la conservation, les recherches sur les invasions biologiques utilisent largement les approches de génétique des populations pour tenter d'expliquer les mécanismes sous-jacents à l'installation de ces espèces. **La génétique du paysage pourrait ainsi répondre à des questions portant sur les effets paysagers sur les populations d'espèces exotiques envahissantes et les mécanismes d'adaptation à un nouvel environnement. Dans cette thèse, nous avons donc pu appréhender l'utilisation de cet outil sur une espèce invasive très présente en milieu urbain, le termite *Reticulitermes flavipes*.** De plus, les termites étant des insectes sociaux, la génétique des populations et leur écologie sont assez particulières (voir partie suivante).

B. La biologie des termites



1. Généralité sur les termites

Les termites sont des insectes sociaux, avec des castes différenciées et complexes, des comportements de groupes coordonnés autour de la construction du nid et de la recherche de nourriture. L'eusocialité est définie selon 3 critères (Wilson and Hölldobler 2005) : (1) un chevauchement des générations induisant une coopération entre des individus d'âge différent, (2) l'existence de soins aux jeunes par des individus de **cohortes*** plus âgées (Hamilton 1964) et (3) une organisation de la colonie en différentes castes dont une caste au moins spécialisée dans la reproduction. L'origine et le maintien de l'eusocialité chez les insectes sont souvent attribués à la sélection de parentèle (*Kin selection*) (Queller and Strassmann 1998 ; Korb and Heinze 2004) qui, d'un point de vue évolutif, attribue la coopération entre individus par le degré d'apparentement qu'ils possèdent entre eux, ainsi que les bénéfices et les coûts associés à la coopération (Hamilton 1964). Chez les termites, il est possible que d'autres facteurs, parmi lesquels la transmission de symbiotes bénéfiques indispensables à la nutrition (Nalepa 2015), ont également favorisé la coopération et la vie sociale.

Les termites appartiennent au super-ordre des Dictyoptères. Ils forment l'ordre des Isoptera (Misof *et al.* 2014) et sont apparentés aux Blattes (Inward *et al.* 2007b). Certains auteurs les assimilent à l'ordre des Blattodea. En effet les analyses phylogénétiques les plus récentes montrent que les termites forment un groupe monophylétique des Blattoptères et que leur groupe frère correspond aux blattes sub-sociales **xylophages**⁹ du genre *Cryptocercus* (famille des Cryptocercidae) (Lo *et al.* 2000 ; Inward *et al.* 2007a ; Bourguignon *et al.* 2015). Malgré la forte similitude avec les Hyménoptères eusociaux (les fourmis, certaines guêpes et abeilles), les termites ont un système de reproduction diplo-diploïde et les deux sexes coexistent au sein de chaque caste. Contrairement aux Hyménoptères qui sont **Holométaboles***, les termites sont des insectes **Hétérométaboles*** ou encore **Paurométaboles***.

Les termites se composent de huit familles (Figure 6), avec notamment les Rhinotermitidae et les Termitidae qui constituent les lignées les plus apicales dans l'arbre phylogénétique, qui présentent le nombre d'espèces le plus important avec environ 300 et 2000 espèces connues, respectivement (Lo *et al.* 2000 ; Inward *et al.* 2007b ; Legendre *et al.* 2008 ; Bourguignon *et al.* 2015).

⁹ Qui se nourrit de bois.

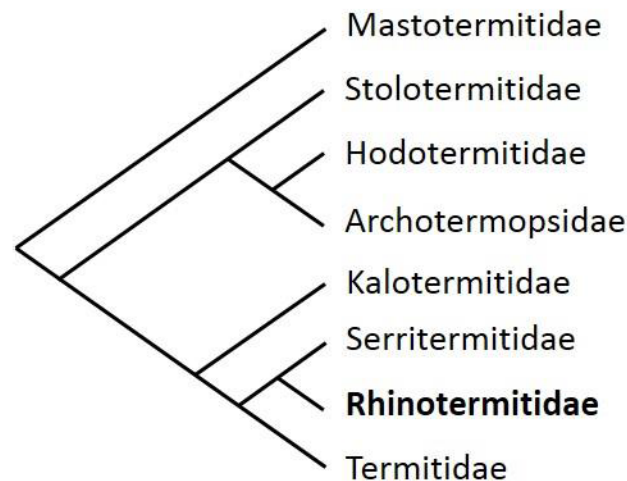


Figure 6 : Représentation schématique de l'arbre phylogénétique du groupe des Isoptères basé sur les analyses moléculaires de différents fragments d'ADN des gènes mitochondriaux 16S, COII et 12S. D'après Bourguignon *et al.* (2015).

Les différentes familles d'Isoptères possèdent des écologies diversifiées, avec des nids de nature et construction très différentes, ainsi que des modes de nutrition variés. Les termites se nourrissent de matériaux issus de plantes mortes à différents stades de décomposition (Bignell and Eggleton 2000). Les préférences alimentaires des termites varient entre les espèces et les groupes et s'étendent selon un gradient d'humification, depuis les racines et les tiges vivantes en passant par le bois mort sec et même jusqu'à l'humus du sol (Donovan *et al.* 2001). L'assimilation de la cellulose est possible grâce à l'action de tout un cortège de symbiotes permettant aux termites de le dégrader et d'en assimiler les éléments nutritifs (Breznak and Brune 1994). La panse des termites se comporte comme un microenvironnement dans lequel les assemblages symbiotiques de protistes (flagellés Parabasaliens et Oxymonades) et de bactéries jouent un rôle coopératif avec leur hôte dans la chaîne métabolique de dégradation de la lignocellulose du bois (Brune 2014). Cette dégradation aboutit à l'extraction d'acide gras et à l'assimilation d'acides aminés et de vitamines essentiels aux termites (Hongoh 2011). Cette symbiose est obligatoire et les groupes taxonomiques qui la composent peuvent varier considérablement d'un genre à un autre. Lors de chaque mue, les individus perdent une grande partie de leur flore symbiotique et ont besoin d'être réensemencés par **trophallaxie proctodéale*** (Nalepa *et al.* 2001). De part cette transmission au sein des colonies, il a été montré qu'il existait une coévolution entre les symbiotes et les termites (Noda *et al.* 2005). Au cours de ce travail de thèse, nous nous intéresserons principalement aux termites de la famille des Rhinotermitidae et plus particulièrement aux espèces du genre *Reticulitermes*.

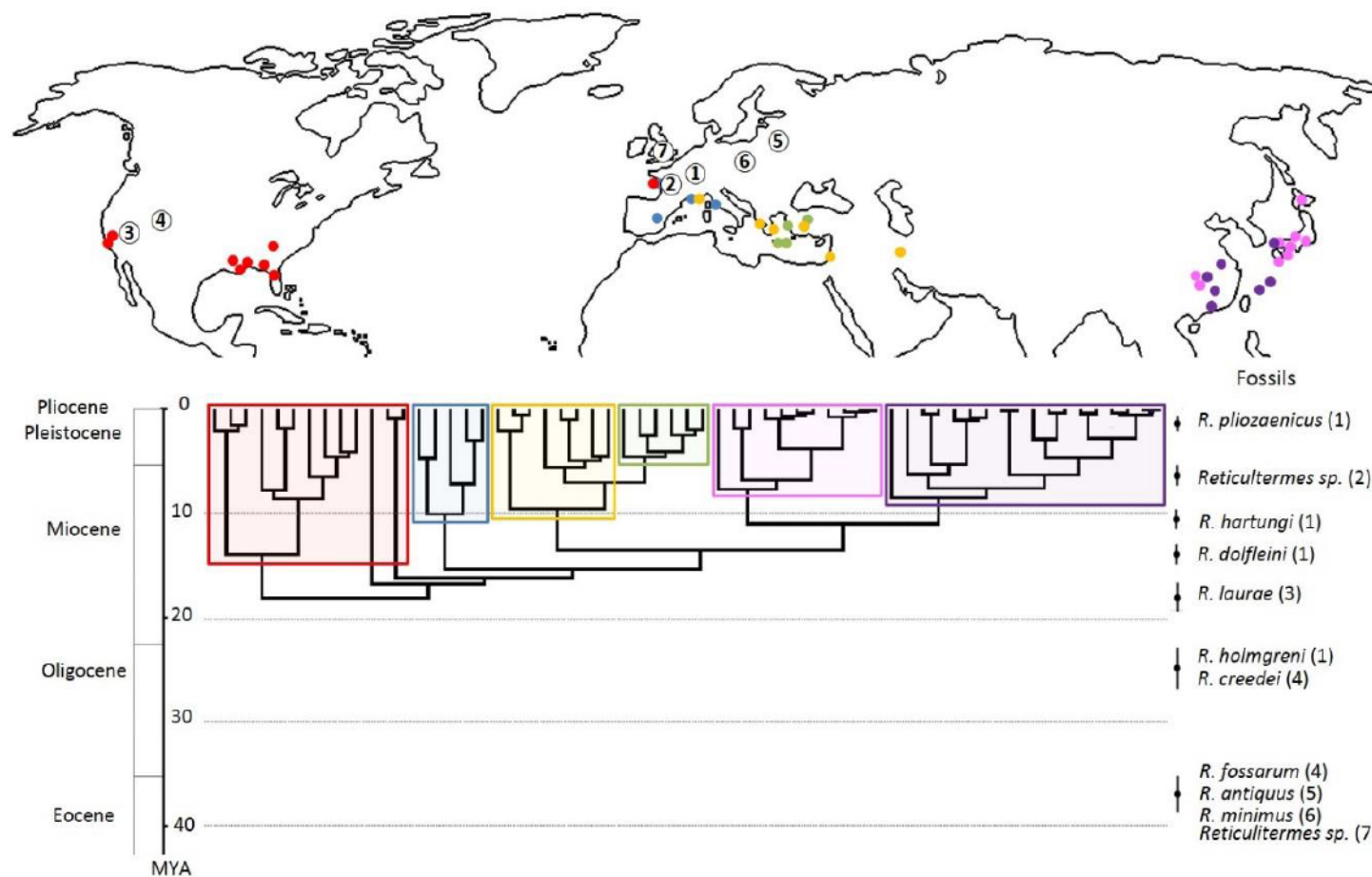


Figure 7 : Carte et chronogramme représentant la distribution et les évènements de divergences cladogénétiques de 32 espèces du genre *Reticulitermes*. L'âge estimé des évènements de divergence ainsi que l'âge estimé de sept spécimens fossiles ont été disposées sur un chronogramme s'étendant de l'Eocène à nos jours. D'après l'abstract graphique réalisé par G. Baudouin dans Dedeine *et al.* 2016.

2. Les termites souterrains du genre *Reticulitermes*

- Distribution géographique et écologie du groupe

Les termites du genre *Reticulitermes* Holmgren (1913) appartiennent à la famille des Rhinotermitidae. On estime la diversification de ce genre à environ 38 millions d'années, où la plupart des espèces auraient pour origine le continent Nord-Américain (Dedeine *et al.* 2016). À ce jour, on compte environ 138 espèces, principalement réparties dans les régions tempérées du globe (Krishna *et al.* 2013). Sept espèces fossiles ont été identifiées et ont permis de dater les divergences entre les espèces contemporaines depuis leur ancêtre commun qui remonterait au Miocène (Figure 7). Principalement situé dans l'hémisphère Nord, ce genre est très répandu dans les forêts des régions tempérées. L'ensemble des espèces de ce genre sont dites « souterraines » ; elles s'alimentent de bois mort et construisent leurs nids dans le sol ou dans le bois. Dans la nature, les termites souterrains jouent ainsi un rôle écologique important dans la décomposition de la matière organique et l'aération des sols forestiers (Bignell and Eggleton 2000). Ces termites **lucifuges**¹⁰ construisent de véritables réseaux de galeries (d'où leur nom) souterraines et aériennes les protégeant de la dessiccation et leur permettant d'atteindre de nouvelles sources de nourritures (Potter 2004). Durant la phase d'exploration, seuls quelques ouvriers explorent de nouveaux territoires dans toutes les directions et une fois la nourriture détectée grâce aux molécules volatiles qu'elle émet, les fourrageurs entreprennent des explorations plus longues et plus fréquentes en direction de la source de nourriture, et recrutent d'autres ouvriers pour l'exploitation de cette ressource (Reinhard *et al.* 1997 ; Jeon and Lee 2011 ; Cao and Su 2014). Cependant, en milieu urbain, les *Reticulitermes* peuvent être très destructeurs pour les infrastructures contenant du bois (Rust and Su 2012).

¹⁰ Qui fuit la lumière.

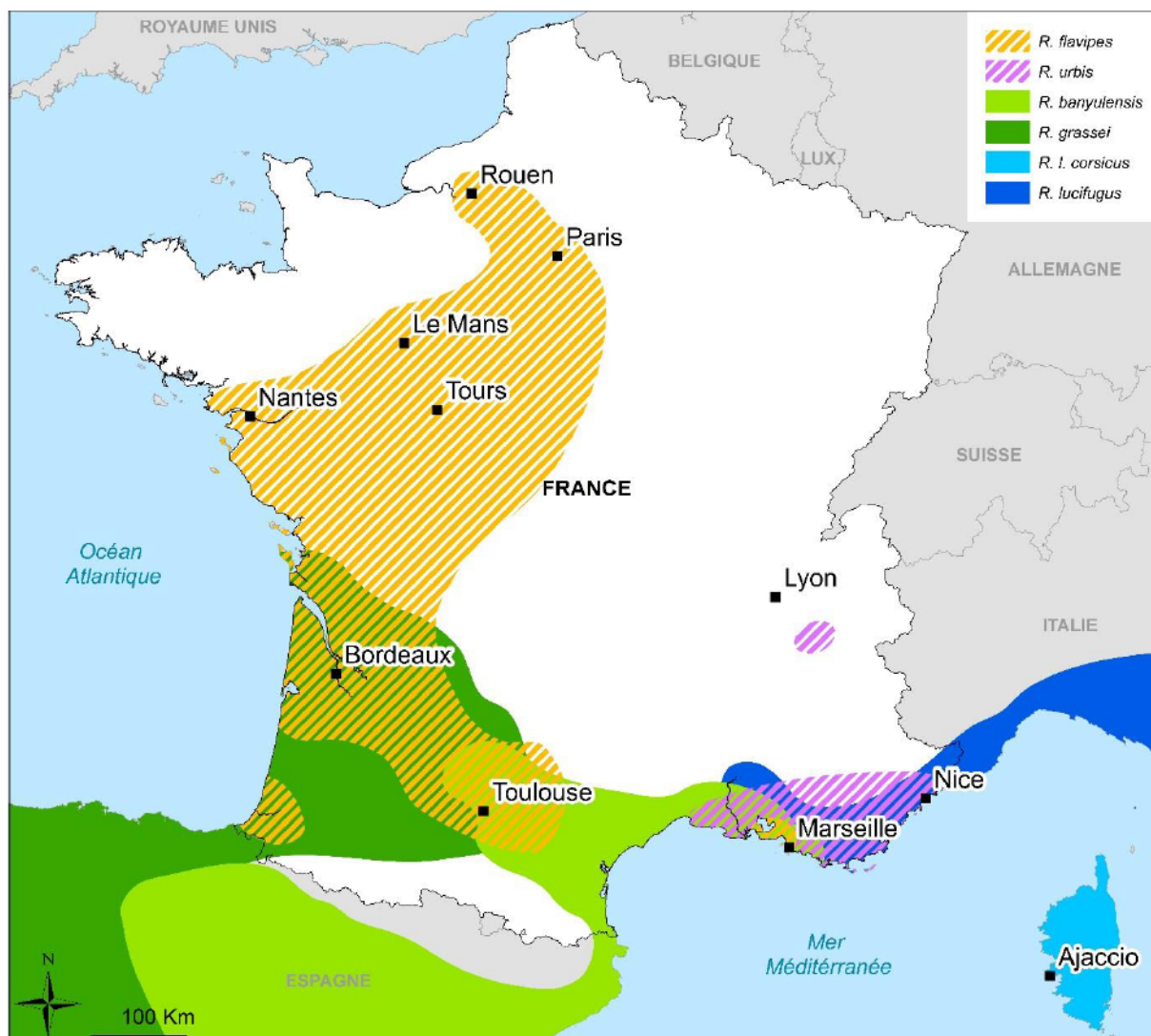


Figure 8 : Carte illustrant une distribution schématique des espèces du genre *Reticulitermes* en France. Les aires de distribution de couleur pleine font référence aux espèces natives et celle de couleurs hachurées font référence aux espèces invasives. Réalisée d'après les travaux de Clément *et al.* 2001 ; Marini and Mantovani 2002 ; Kutnik *et al.* 2004 ; Lefebvre *et al.* 2008 ; Leniaud *et al.* 2010 ; Perdereau *et al.* 2013a, b ; Bankhead-Dronnet *et al.* 2015 ; Lefebvre *et al.* 2016. Cette figure a été réalisée avec ArcGIS [v. 10.3.1] (ESRI Inc.) ; Sources : EuroGeographics.

- Impacts économiques

Le groupe des termites souterrains (Rhinotermitidae) est l'un des groupes de termites possédant le plus grand nombre d'espèces envahissantes, avec notamment les espèces des genres *Coptotermes* et *Reticulitermes*. À elles seules, les espèces de ces deux genres sont responsables de 80% des dommages attribués aux termites dans le monde (Rust and Su 2012 ; Evans *et al.* 2013). De par leur écologie (c.-à-d., une vie souterraine et un mode de nutrition xylophage), ces espèces infestent régulièrement les infrastructures humaines. Aux États-Unis entre autres, la lutte contre les termites et les dégâts qu'ils occasionnent coûtent des milliards de dollars chaque année (estimation de 32 milliards de dollars en 2010) (Rust and Su 2012).

- Description des espèces présentes en Europe

Sur les six espèces de *Reticulitermes* présentes en France (Clément *et al.* 2001), quatre sont natives d'Europe : on trouve sur le pourtour méditerranéen les deux sous-espèces *R. lucifugus lucifugus* et *R. lucifugus corsicus* (Marini and Mantovani 2002 ; Lefebvre *et al.* 2008) et, provenant de la péninsule ibérique, les espèces *R. grassei* et *R. banyulensis* (Kutnik *et al.* 2004 ; Bankhead-Dronnet *et al.* 2015 ; Lefebvre *et al.* 2016). Egalement deux espèces invasives sont présentes sur le territoire français, *R. urbis* et *R. flavipes*, respectivement originaires des Balkans et des États-Unis (Bagnères *et al.* 1990 ; Clément *et al.* 2001 ; Uva *et al.* 2004 ; Leniaud *et al.* 2010 ; Perdereau *et al.* 2013a, b) (Figure 8). Ces espèces peuvent se retrouver en zones urbaines loin de leurs aires d'origine, comme par exemple *R. banyulensis* à Lyon ou *R. lucifugus* à Bordeaux, ou encore à Marseille où 5 des 6 espèces sont retrouvées (A-G Bagnères, Com. Pers.). Récemment, des colonies de *R. grassei* ont été observées hors de leur aire de répartition dans la région de Tours (Projet TermiCentre 2012-2015 ; Andrieu *et al.* 2017). *Reticulitermes balkanensis*, espèce des Balkans proche de *R. urbis* (Uva *et al.* 2004 ; Dedeine *et al.* 2016), est la seule espèce européenne décrite à ce jour à n'avoir pas été trouvée sur le territoire français.

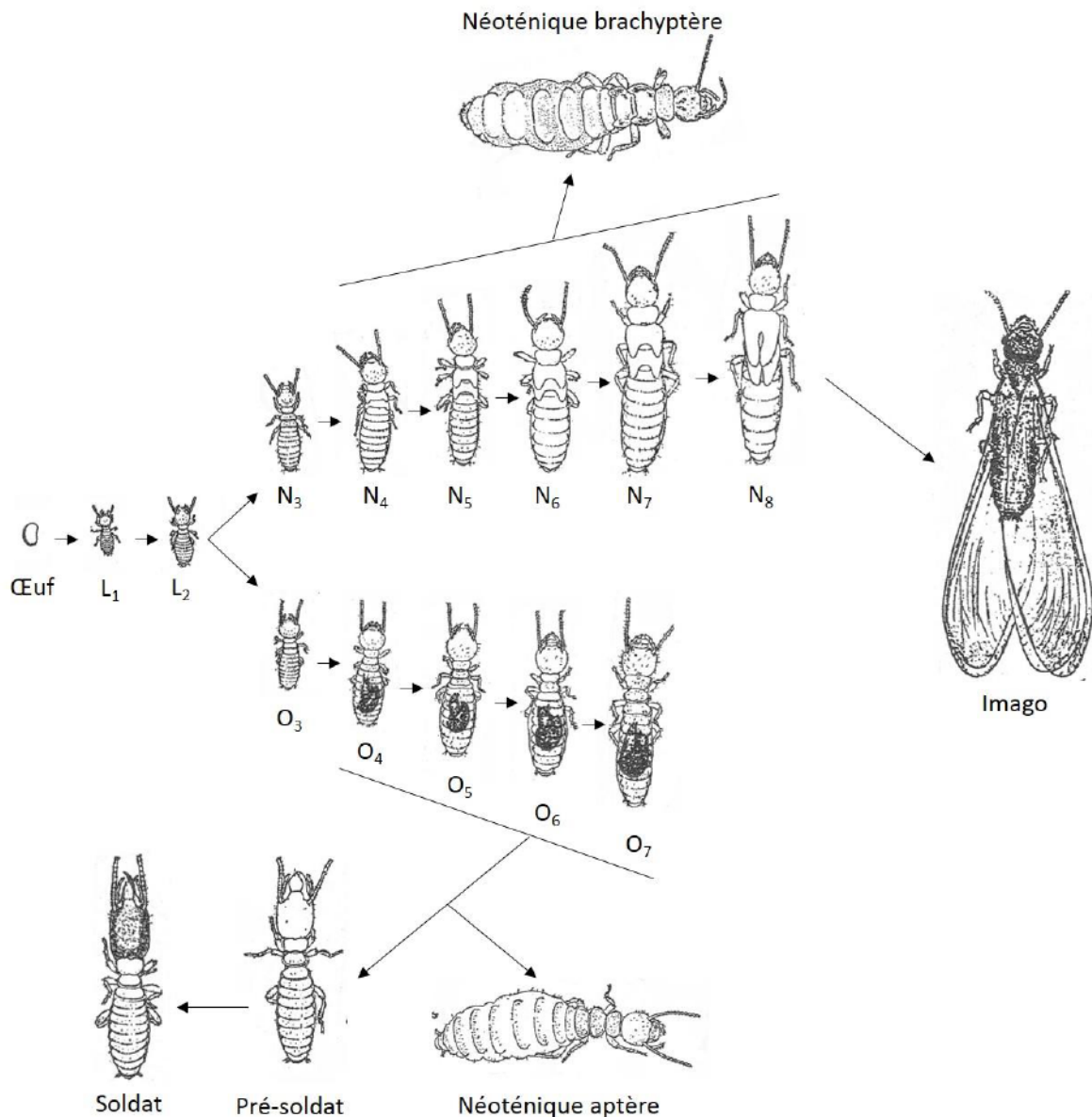


Figure 9 : Schéma du chemin développemental et des potentialités ontogéniques propres au genre *Reticulitermes*. On y présente les différents stades larvaires L₁₋₂, stade indifférenciés ; La lignée nymphale (ou brachyptère) regroupe, différents stades nymphaux N₃₋₆, les nymphes à courts fourreaux alaires N₇, les nymphes à longs fourreaux alaires N₈ qui peuvent se différencier en imago (adultes ailés), mais il est également possible que les stades N₄₋₈ se différencient en néoténiques brachyptères ; La lignée ouvrière (ou aptère) regroupe différents stades ouvriers O₃₋₇, des pré-soldats qui peuvent se différencier depuis les stades ouvriers O₄₋₇ pour se différencier en soldats, des néoténiques aptères qui peuvent se différencier depuis les stades ouvriers O₄₋₇. Les illustrations de termites sont tirées de Buchli (1958) et le chemin développemental a été réalisé d'après Vieau (2001).

- Organisation sociale

Les *Reticulitermes*, comme tous les termites, ont un développement incomplet, ce qui fait que chaque œuf pondu a un potentiel **ontogénique*** particulier, pouvant donner lieu à plusieurs issues développementales possibles (Scharf *et al.* 2005 ; Scharf *et al.* 2007 ; Leniaud *et al.* 2011). Les colonies de termites sont organisées en système de castes répartissant les individus sous différentes fonctions propres à la vie coloniale. Les différentes castes observées chez les termites du genre *Reticulitermes* ont toutes leur voie développementale particulière (Figure 9). Mais on peut dégager deux lignées principales : la lignée ouvrière, où les individus sont aptères (sans aile), et la lignée nymphale, où les individus sont brachyptères (avec développement de bourgeons alaires et d'ailes). La lignée ouvrière comporte en principe des castes stériles. On y trouve la caste des **ouvriers** (Figures 9 et 10B) qui représente la majorité des individus de la colonie (environ 80%). Ils construisent le nid, recherchent de la nourriture, prennent soin des jeunes et nourrissent les autres individus de la colonie. On y trouve aussi la caste des **soldats**, issue de la différenciation d'ouvriers (Figure 9 et 10C). Ils assurent la défense de la colonie et représentent environ 2% de la colonie (Janowiecki *et al.* 2013). La lignée nymphale comporte principalement les **nymphes** (Figures 9 et 10D) dont les mues successives peuvent les différencier en imagos ailés, individus matures sexuellement (Figures 9 et 10F). Ces **imagos**, seuls adultes de la colonie, essaient annuellement au printemps afin de rechercher un partenaire sexuel et fonder une nouvelle colonie. Ces reproducteurs sont appelés **reproducteurs primaires** : ce sont eux qui classiquement fondent et assurent la reproduction de la colonie. Il existe deux chemins développementaux pouvant aboutir à la différenciation de **reproducteurs secondaires** ou **néoténiques*** (Figures 9 et 10E). Les néoténiques sont de deux types : les néoténiques brachyptères (ou nymphoïdes), issus de la différenciation de nymphes (Figures 9, N₇ ou N₈), et les néoténiques aptères (ou ergatoïdes) issus de la différenciation d'ouvriers (Figures 9, O₄₋₇). Ces derniers n'ont jamais été observés dans la nature (F. Dedeine, Com. Pers.), mais sont régulièrement observés dans des colonies isolées en laboratoire (Kutnik *et al.* 2004 ; Pichon *et al.* 2007 ; Fujita and Watanabe 2010 ; Leniaud *et al.* 2011 ; Sun *et al.* 2017). Ces reproducteurs secondaires viennent en remplacement ou en complément des reproducteurs primaires et ont une reproduction **phylopatrique*** (Buchli 1958).



Figure 10 : Photographies représentant les différentes castes observées chez les termites du genre *Reticulitermes*. Deux espèces illustrent les différentes castes ; *Reticulitermes grassei* : Larve L₁ (A), ouvrier (B), soldat (C) et nymphe à long fourreaux alaires (D) ; *Reticulitermes flavipes* : reproducteur secondaire, ici néoténique brachyptère (E) et reproducteur primaire, imago désailés (F). Photographies de Thibault Andrieux.

L'origine de la différenciation des néoténiques est encore très mal connue. On sait néanmoins que, chez l'espèce asiatique, *R. speratus*, la différenciation de néoténiques femelles est inhibée par des phéromones émises par les néoténiques femelles reproductrices et, à l'inverse, ces phéromones stimulent la différenciation de néoténiques mâles (Scharf *et al.* 2007 ; Matsuura *et al.* 2010 ; Matsuura 2012 ; Hayashi *et al.* 2013). Très récemment, Sun *et al.* (2017) ont pu également être mis en évidence cette inhibition avec des néoténiques ergatoïdes femelles (issus de la différenciation d'ouvriers) chez *R. flavipes*. Par ailleurs, chez certaines espèces du genre, les femelles néoténiques se différencient à partir d'œufs non-fécondés de manière parthénogénétique (Matsuura *et al.* 2004 ; Matsuura *et al.* 2009 ; Luchetti *et al.* 2013 ; Dedeine *et al.* 2016) (voir partie *Systèmes de reproduction* page 53).

- Dispersion et fondation des nouvelles colonies

L'existence de ces deux types de reproducteurs (primaires et secondaires) est associée à deux modes de fondation coloniale possible chez les *Reticulitermes* ; (1) l'essaimage et (2) le bouturage.

L'essaimage est le mode de dispersion classique présent chez toutes les espèces de termites. Au printemps, les nymphes à longs fourreaux qui ont réalisé leur mue imaginale se mélanisent avant d'essaimer pour un vol nuptial (Nutting 1969). Au cours de l'essaimage, mâles et femelles partent à la recherche d'un partenaire pour fonder une nouvelle colonie. Le plus souvent, le vol sert principalement à éloigner les individus de la colonie dont ils sont issus, ce qui permet d'éviter les appariements consanguins (Vargo and Husseneder 2009). Le vol nuptial n'excède généralement pas une centaine de mètres et correspond donc à la distance de dispersion par essaimage (Shelton *et al.* 2006). Une fois au sol, les mâles recherchent une femelle activement. Cette recherche est principalement orientée grâce aux phéromones volatiles émises par les femelles qui permettent aux

mâles de pouvoir les retrouver (Laduguie *et al.* 1994). Cependant, l'appariement entre les individus ne semble pas tenir compte de l'apparentement entre les individus et se produit aléatoirement (DeHeer and Vargo 2006). Ensuite, les partenaires restent en couple monogame, copulent et partent ensemble à la recherche d'un site favorable pour y fonder une nouvelle colonie.

Le bouturage est *a priori* moins répandu chez les termites, et bien qu'il n'ait jamais été démontré formellement dans la nature (Ed Vargo, Com. Pers.), il a régulièrement été suspecté dans de nombreuses études populationnelles de *Reticulitermes* (Thorne *et al.* 1999 ; DeHeer *et al.* 2005 ; Dronnet *et al.* 2005 ; Vargo and Carlson 2006 ; Leniaud *et al.* 2009 ; Perdereau *et al.* 2010a ; Perdereau *et al.* 2015). Ce mode de dispersion est assuré via la différenciation de reproducteurs secondaires. En effet, lorsque les colonies disposent d'abondantes ressources alimentaires à proximité des nids, la présence de néoténiques permet l'accroissement de l'exploitation de cette ressource. Comparer au nombre de descendants produits par une seule reine, la présence de néoténiques femelles aura tendance à accroître la productivité de la colonie (Myles 1999). Cependant, les ouvriers et nymphes ont tendance à rechercher de nouvelles sources de nourriture aux alentours de leur nid constitué de tout un réseau de galeries, et il arrive que certains de ces individus se différencient en reproducteurs néoténiques, créant ainsi un réseau de nids satellites. Par ce phénomène, les colonies de termites peuvent s'étendre de proches en proches, et ce parfois sur plusieurs centaines de mètres, voire dans certains cas, jusqu'au kilomètre (Dronnet *et al.* 2005 ; Leniaud *et al.* 2009 ; Perdereau *et al.* 2010a ; Perdereau *et al.* 2015). Dans de telles situations, il pourrait arriver qu'un nid satellite se retrouve isolé des autres nids et forme une nouvelle entité coloniale indépendante de la colonie parentale. Ce mode de fondation peut avoir lieu sur de courtes distances comme on vient de le voir, mais aussi, avec l'aide de l'homme, sur de longues distances. Plusieurs études ont d'ailleurs révélé que quelques individus seulement (une cinquantaine d'ouvriers ou de nymphes) suffisent à la fondation d'une nouvelle colonie via la différenciation en néoténiques (Kutnik *et al.* 2004 ; Pichon *et al.* 2007 ; Leniaud *et al.* 2011). De façon accidentelle, l'Homme peut ainsi contribuer à la dispersion longue-distance de ces espèces. Le bouturage a ainsi été proposé comme étant un mode de dispersion probable en milieu urbain (Dronnet *et al.* 2005 ; Leniaud *et al.* 2009 ; Perdereau *et al.* 2010a ; Leniaud *et al.* 2011 ; Perdereau *et al.* 2015).

- Systèmes de reproduction

L'organisation sociale des colonies de termites peut prendre différentes formes en fonction du nombre, du type (primaire ou secondaire), du sex-ratio et des liens de parentés parmi les

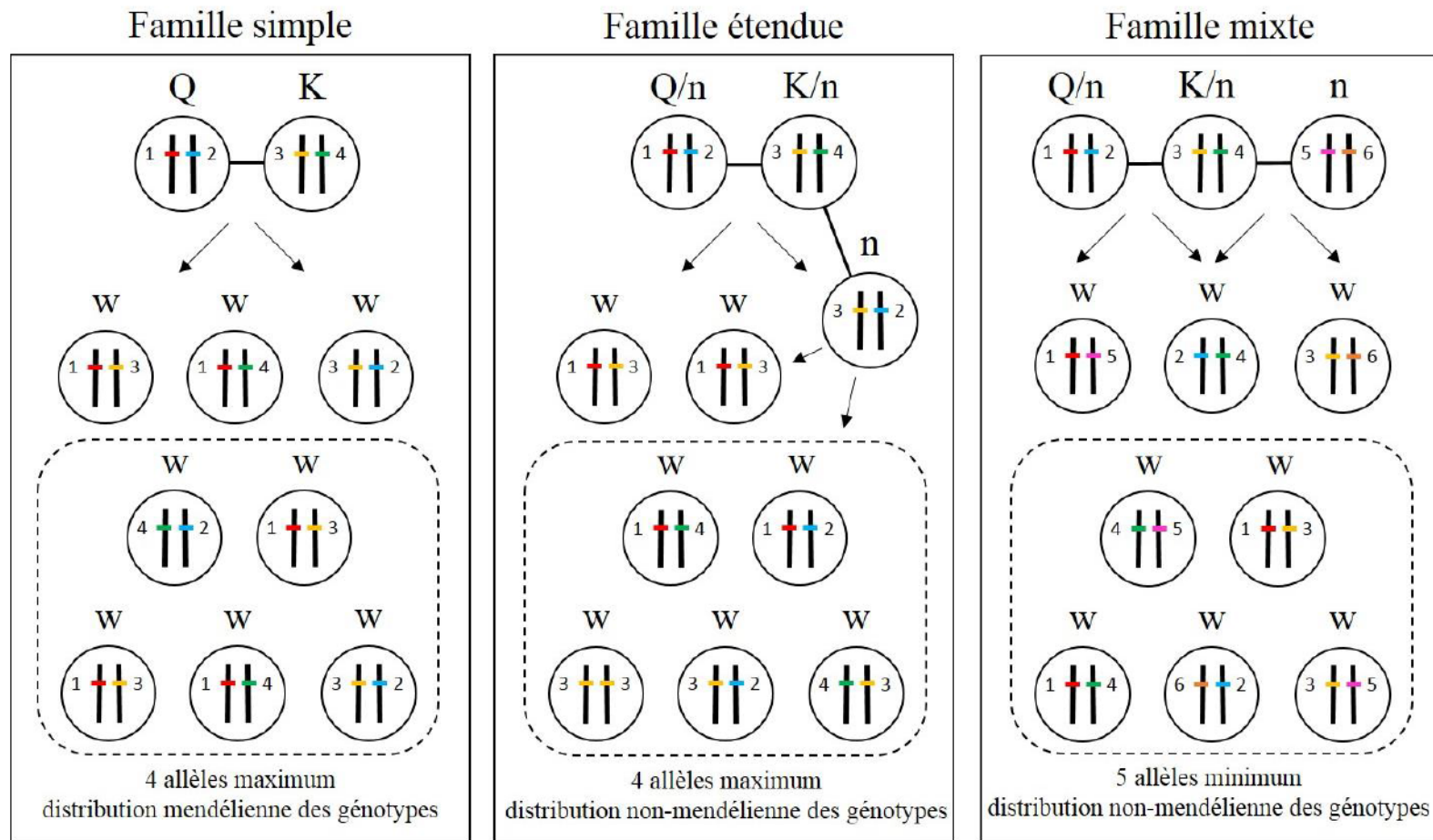


Figure 11 : Schéma représentant les différents types familiaux et leur détection via l'utilisation de loci microsatellites chez les individus échantillonnés. Les lettres représentent le statut de l'individu : la reine (Q), le roi (K), les néoténiques (n) des deux sexes, les ouvriers (w) des deux sexes. Les chiffres et les barres de couleur font référence à des tailles d'allèles distincts présents au même locus microsatellite. À noter ici que les reproducteurs sont tous hétérozygotes pour ce locus. Les individus situés en haut des rectangles sont ceux présents à la première génération ou lors de la fondation coloniale. Les traits pleins qui relient les individus entre eux mettent en avant les appariements reproductifs qui peuvent exister au sein de la colonie. Les individus à l'intérieur de la zone délimitée en pointillés sont ceux qui ont été échantillonnés et qui ont permis d'inférer les types familiaux. D'après Thorne *et al.* (1999) et Vargo (2003a).

reproducteurs. De par leur mode de vie cryptique, les reproducteurs des termites souterrains, comme les *Reticulitermes*, ne sont généralement pas accessibles. L'utilisation de l'outil moléculaire permet, par la collecte d'une dizaine/vingtaine d'ouvriers à un ou plusieurs sites de fourragement, d'identifier les limites des colonies et la structure reproductrice des colonies. Grâce aux marqueurs génétiques comme les microsatellites, il est possible d'identifier le nombre de reproducteurs, ainsi que les liens de parentés des individus au sein des colonies en déterminant la distribution des génotypes et des fréquences alléliques dans la descendance des reproducteurs (Figure 11). Ainsi, trois grands types de familles ont été définis chez les termites souterrains (Thorne *et al.* 1999 ; Bulmer *et al.* 2001 ; DeHeer and Vargo 2004, Vargo et Husseneder 2009) :

La famille simple est la structure familiale la plus communément observée chez les termites souterrains (Vargo and Husseneder 2009 ; Vargo and Husseneder 2011). Elle est composée par le couple primaire monogame, le roi et la reine (généralement non apparentés) (Vargo & Husseneder 2009), et leurs descendants stériles. Ainsi, l'analyse génétique d'une famille simple ne révèle jamais plus de 4 allèles à chacun des loci étudiés. De plus, les fréquences génotypiques attendues dans la descendance sont *a priori* conformes aux **proportions mendéliennes*** (Figure 11).

La famille étendue est une structure familiale qui, en remplacement ou en supplément des deux reproducteurs primaires, est le fruit de la reproduction **consanguine*** de reproducteurs secondaires néoténiques. Comme dans les familles simples, on observe au maximum 4 allèles à tous les loci considérés, ce qui représente le maximum d'allèles que peuvent porter les deux reproducteurs primaires à l'origine de la colonie. Par contre, la distribution des génotypes dans la descendance d'une famille étendue n'est pas conforme à une distribution mendélienne (Figure 11). En effet, avec la reproduction consanguine des néoténiques, il est attendu que le degré de parenté entre descendants soit plus important que dans une famille simple, et qu'il augmentera avec le nombre de néoténiques fertiles au sein de la colonie, ceci ayant pour conséquence une distribution non-mendélienne des génotypes dans la descendance. Ainsi, dans les colonies de ce type familial. Dans la majorité des cas, cependant, nous n'avons pas accès aux reproducteurs, et on ne peut dès lors pas exclure que seuls des néoténiques restent au sein de la colonie et se reproduisent entre eux, et ce, sur plusieurs générations consanguines qui se chevauchent.

Tableau 1 : Coefficient d'apparentement et F -statistiques d'ouvriers de termite chez *Reticulitermes flavipes*, sous différents systèmes de reproduction simulés. Les lettres font référence au nombre de reines (Q) et de rois (K) présents dans la colonie, au nombre de néoténiques femelles (N_f) et de néoténiques mâles (N_m) présents dans la colonie et produits sur X générations, p indiquant la proportion d'individus provenant du nid initial. Le F_{IT} représente le coefficient de consanguinité relatif des individus dans la population totale, le F_{CT} représente le coefficient de consanguinité relatif des colonies dans la population totale, le F_{IC} représente le coefficient de consanguinité des individus au sein des colonies et r est le coefficient d'apparentement entre les individus [$r=2F_{CT}/(1+F_{IT})$]. D'après Thorne *et al.* 1999 et Bulmer *et al.* 2001.

Systèmes de reproduction	F_{IT}	F_{CT}	F_{IC}	r
Famille simple				
Couple reproducteurs primaires non apparentés				
Q = K = 1	0,00	0,25	-0,34	0,50
Famille étendue				
A. Couple de reproducteurs primaires avec néoténiques				
1) $N_f = N_m = 1, X = 1$	0,33	0,42	-0,14	0,62
2) $N_f = N_m = 1, X = 3$	0,57	0,65	-0,22	0,82
3) $N_f = N_m = 10, X = 3$	0,37	0,38	-0,02	0,56
4) $N_f = 2, N_m = 1, X = 3$	0,52	0,59	-0,17	0,78
5) $N_f = 200, N_m = 100, X = 3$	0,34	0,34	0,00	0,51
B. Colonie bouturante avec des nids interconnectés				
1) $X = 0, p = 0,5$	0,33	0,37	-0,06	0,56
2) $N_f = N_m = 1, X = 3, p = 0,5$	0,66	0,56	0,22	0,68
3) $N_f = N_m = 1, X = 3, p = 0,9$	0,66	0,64	0,04	0,77
4) $N_f = N_m = 100, X = 3, p = 0,9$	0,43	0,41	0,03	0,58
5) Q = K = 5 initiant des nids interconnectés				
$N_f = N_m = 1, X = 3, p = 0,5$	0,64	0,55	0,19	0,67
Famille complexe				
A. Pléomérose				
1) Q = 2, K = 1	0,00	0,19	-0,23	0,38
2) Q = 2, K = 1, $N_f = N_m = 10, X = 3$	0,27	0,29	-0,03	0,45
3) Q = K = 5, $N_f = N_m = 10, X = 3$	0,10	0,12	-0,02	0,22
B. Fusion de deux colonies				
1) $N_f = N_m = 1, X = 1, p = 0,5$	0,33	0,20	0,17	0,29
2) $N_f = N_m = 1, X = 3, p = 0,8$	0,57	0,43	0,25	0,55

La famille mixte est une structure familiale issue de la reproduction de plus de deux reproducteurs non apparentés. Chez les termites, cette structure familiale peut être obtenue de plusieurs manières : (1) par l'adoption de nouveaux reproducteurs dans une colonie mature ; (2) par la pléométriose, qui est la fondation d'une colonie par plus de deux reproducteurs non-apparentés (polygamie), le plus souvent un mâle et deux femelles (Thorne *et al.* 1999 ; Bulmer *et al.* 2001) ; (3) ou encore par la fusion de deux colonies (Matsuura and Nishida 2001). Chez les *Reticulitermes*, seule la fusion coloniale a été observée pour former une famille mixte (Matsuura and Nishida 2001 ; Bulmer and Traniello 2002 ; DeHeer and Vargo 2004 ; DeHeer and Vargo 2008). Au sein de ces colonies, les reproducteurs primaires et/ou secondaires, provenant des deux colonies non-apparentées, peuvent se reproduire ensemble. On peut facilement identifier ce type familial avec l'utilisation de marqueurs génétiques lorsque, à au moins un locus sont relevés un minimum de 5 allèles différents. Cependant, la détection de ces familles mixtes reste dépendante du taux de **polymorphisme*** des loci utilisés dans la population étudiée (DeHeer and Vargo 2004 ; Dronnet *et al.* 2005 ; Perdereau *et al.* 2010a).

Bien qu'il soit difficile de connaître, par observation directe, la nature des reproducteurs présents dans les colonies, il est possible d'estimer le nombre de reproducteurs au sein des colonies grâce à l'utilisation des *F*-statistiques hiérarchiques (Wright 1965). En comparant les *F*-statistiques calculées avec les colonies étudiées et les *F*-statistiques théoriques obtenues par des systèmes de reproduction simulés (Table 1), il est possible d'estimer le nombre de reproducteurs présents au sein des colonies étudiées (Thorne *et al.* 1999 ; Bulmer *et al.* 2001). La présence de néoténiques dans les colonies va augmenter les niveaux de consanguinité individuelle (F_{IC}), et l'appariement de reproducteurs non apparentés (exemple des familles mixtes) aura tendance à diminuer l'apparentement (r) des individus au sein des colonies (Table 1).

Il est connu dans la littérature que certaines espèces du genre *Reticulitermes* sont également capables de produire des descendants par **parthénogénèse thélytoque**¹¹. Le mécanisme mis en jeu au cours de cette reproduction asexuée chez les *Reticulitermes* est l'**automixie*** avec une **fusion terminale**¹² (Howard *et al.* 1981 ; Matsuura *et al.* 2004 ;

¹¹ Reproduction à partir de gamètes (haploïdes) femelles non fécondées donnant uniquement des femelles (diploïdes).

¹² Fusion de 2 noyaux haploïdes après la deuxième division de méiose.

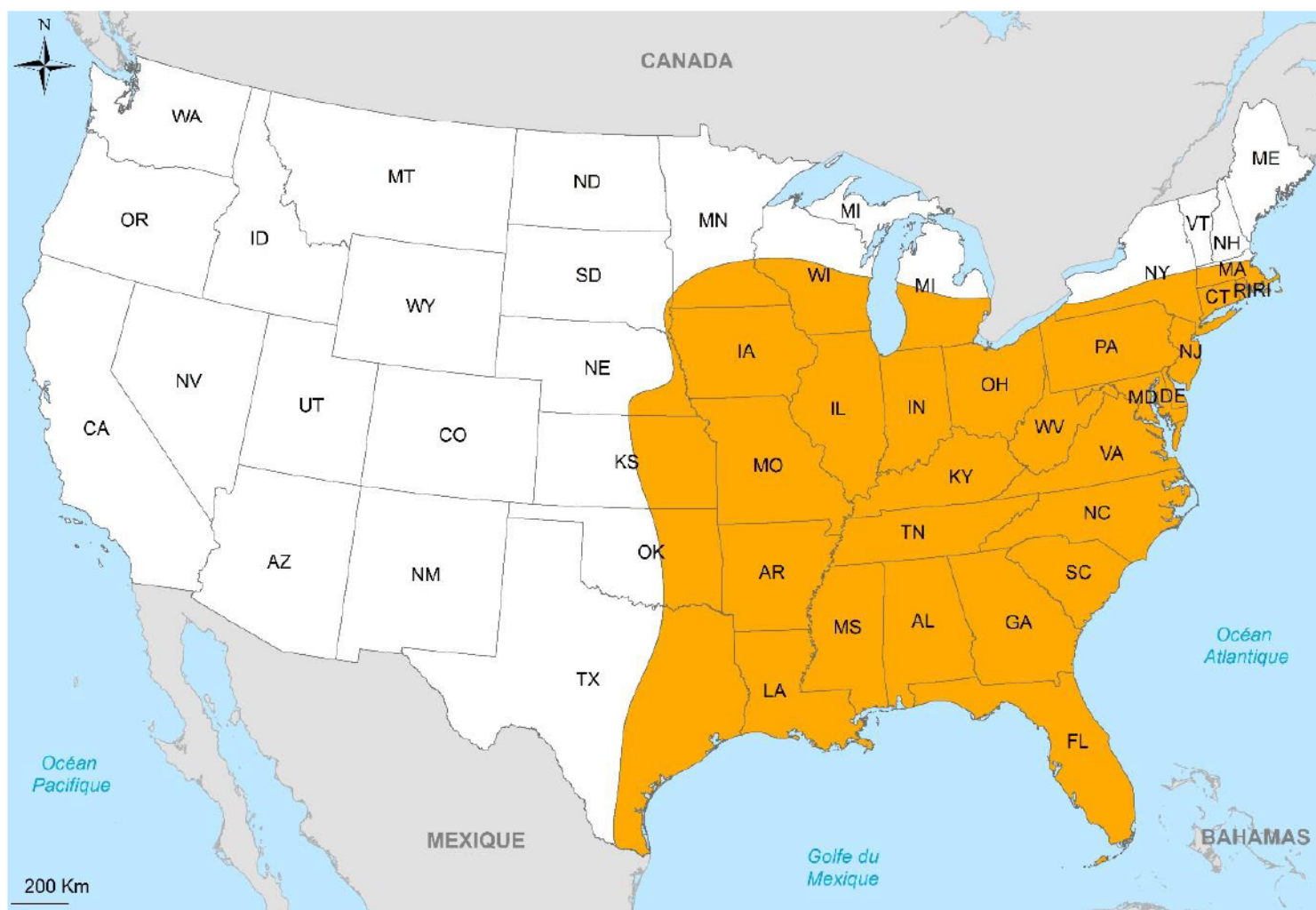


Figure 12 : Carte de la répartition de *Reticulitermes flavipes* dans son aire d'origine (en orange) aux États Unis d'Amérique. D'après les travaux de Vargo *et al.* (2013), Perdereau *et al.* (2013a) et National Termite Survey (<http://www.termitesurvey.com>). Cette figure a été réalisée avec ArcGIS [v. 10.3.1] (ESRI Inc.) ; sources : United States Census Bureau, EuroGeographics.

Kawatsu and Matsuura 2013). Chez ces espèces, les reines utilisent exclusivement la parthénogénèse pour produire leurs filles néoténiques, bien que ces dernières vont se reproduire de manière sexuée, en s'accouplant avec le mâle primaire. On nomme ce système de reproduction *Asexual Queen Succession* (AQS) (Matsuura *et al.* 2009). L'ensemble des descendants produits par parthénogénèse chez ces espèces sont des femelles néoténiques (Hayashi *et al.* 2007). Les individus homozygotes à tous les loci étudiés (microsatellites) sont considérés comme étant des produits de la parthénogénèse (Matsuura *et al.* 2009 ; Vargo *et al.* 2012 ; Yamamoto and Matsuura 2012). Donc en analysant le taux d'homozygotie chez les individus néoténiques femelles, il est possible de pouvoir identifier les espèces capables de parthénogénèse thélytoque. À ce jour, la présence d'AQS a été mise en évidence chez trois espèces de *Reticulitermes* : *R. speratus* (Matsuura *et al.* 2009), *R. virginicus* (Vargo *et al.* 2012) et *R. lucifugus* (Luchetti *et al.* 2013).

3. *Reticulitermes flavipes*

- Distribution géographique de *R. flavipes*

Le termite à patte jaune, *Reticulitermes flavipes* Kollar, est une espèce originaire des États-Unis d'Amérique. Son aire de répartition couvre une grande partie de l'est et du sud-est des États-Unis (Figure 12). Bien que d'autres espèces de termites souterrains natifs vivent en sympatrie avec cette espèce (*R. virginicus*, *R. hageni*, *R. hesperus*, *R. mallei*, *R. tibialis* et *R. nelsonae*), *R. flavipes* est l'une des espèces causant le plus de dommages aux États-Unis (Forschler and Lewis 1997 ; Stansly *et al.* 2001 ; Botch and Houseman 2016).

Cette espèce est très invasive et a été introduite dans plusieurs régions du monde. Aux États-Unis, elle a été introduite dans d'autres états que ceux du grand Est, tels que la Californie ou le Nebraska, ainsi que dans d'autres pays d'Amérique du Nord (Canada et Bahamas) et du Sud (Chili et Uruguay) (Ripa and Castro 2000 ; Austin *et al.* 2002 ; Austin *et al.* 2005 ; Su *et al.* 2006 ; Scaduto *et al.* 2012). En Europe, elle est largement répandue en France (Figure 8, p50) et a été ponctuellement retrouvée en Allemagne (Hambourg), en Italie (Varèse) et en Autriche (Vienne), pays où elle a été décrite pour la première fois par Kollar (Kollar 1837 ; Weidner 1937 ; Harris 1965 ; Ghesini *et al.* 2010 ; Perdereau *et al.* 2013a). En France, bien que cette espèce fût longtemps considérée comme européenne et appelée *R. santonensis*, ou termite de Saintonge (Feytaud 1924), plusieurs études contemporaines s'accordaient sur le fait que cette « espèce » était en réalité une population introduite de *R. flavipes* depuis les États-

Unis (Bagnères *et al.* 1990 ; Clément *et al.* 2001 ; Austin *et al.* 2005 ; Dronnet *et al.* 2006). Plus récemment, cette hypothèse a été démontrée par Perdereau *et al.* (2013a). Une analyse de plus de 200 échantillons collectés aux États-Unis et en France a révélé l'appartenance génétique de la population française à l'espèce américaine *R. flavipes*. Cette étude a également révélé que l'ensemble des infestations françaises échantillonnées sont originaires d'une population source américaine de l'état de Louisiane et plus précisément de la région de la ville de la Nouvelle-Orléans (Perdereau *et al.* 2013a).

- Variabilité des systèmes de reproduction

Ce termita a fait l'objet, dans son aire native, de nombreuses études, notamment sur les systèmes de reproduction qui ont été particulièrement bien caractérisés (Bulmer *et al.* 2001 ; Vargo 2003a ; DeHeer and Vargo 2004 ; Dronnet *et al.* 2005 ; Vargo and Carlson 2006 ; Deheer and Kamble 2008 ; Parman and Vargo 2008 ; Perdereau *et al.* 2010a ; Ab Majid *et al.* 2013 ; Vargo *et al.* 2013 ; Abdul Hafiz and Abu Hassan 2015). Ces études ont montré qu'il y a une grande variabilité dans les proportions des différents types de familles observés chez cette espèce. Même si, dans son aire native, les colonies observées sont majoritairement des familles simples, la proportion de familles étendues et mixtes, ainsi que le nombre de néoténiques au sein des colonies sont variables (Figure 13) (Vargo and Husseneder 2009 ; Vargo and Husseneder 2011). Une étude récente de Vargo *et al.* (2013) a pu mettre en avant que les variations des systèmes de reproduction des colonies aux États-Unis étaient corrélées à des variations latitudinales. En effet, l'apparition de familles étendues et mixtes, et surtout de fort taux de consanguinité, ainsi qu'un plus grand nombre de reproducteurs, favoriseraient la persistance des colonies dans des latitudes plus élevées au Nord, où les températures sont plus fraîches et l'humidité du sol plus importante. De plus, les variations saisonnières favoriseraient les colonies de grandes tailles durant la période froide et seraient limitantes pour les colonies de type famille simple, notamment lors des premières étapes de la fondation coloniale par les ailés (Vargo *et al.* 2013). La grande taille de ces colonies et leur taux de consanguinité élevé sont assurés par la production d'un très grand nombre d'œufs issus de multiples néoténiques femelles (Thorne *et al.* 1999 ; Grube and Forschler 2004). Cependant, la découverte dans la ville de la Nouvelle Orléans en Louisiane (Figure 13) d'un très grand nombre de colonies étendues et mixtes possédant de multiples néoténiques suggère que d'autres facteurs, tel que le milieu urbain, peuvent façonner la structure reproductrice chez cette espèce (Perdereau *et al.* 2015).



Figure 13 : Synthèse des systèmes de reproduction observés dans les populations natives et introduites de *R. flavipes* aux États-Unis. La comparaison est basée sur la proportion des structures familiales : en clair les familles simple, en orange les familles étendues et en marron les familles mixtes ; et du nombre de néoténiques actifs inférés par colonie A) <10 et B) >100. la Caroline du Nord (NC) : Forêt de Bladen **BF** (n = 20), Fletcher **FT** (n = 37) et Raleigh **R** (n = 319) ; la Caroline du Sud (SC) : Site historique de Charles Towne landing State **CT** (n = 18) la Virginie: Fenwick Mines **FM** (n = 14), Mason Neck State Park **M** (n = 18) and Suffolk **S** (n = 20) ; le Delaware: Delaware State Park **DE** (n = 28) ; Massachusetts: Middlesex Fells **MF** (n = 22) ; la Nebraska: Lincoln Wilderness Park **LN1** et **2** (n = 15) ; et la Louisiane: la Nouvelle Orléans **LA** (n = 20). D'après Perdereau *et al.* 2015.

C. Les termites en ville



REPARTITION DES CHANTIERS* TERMITES DU GENRE RETICULITERMES

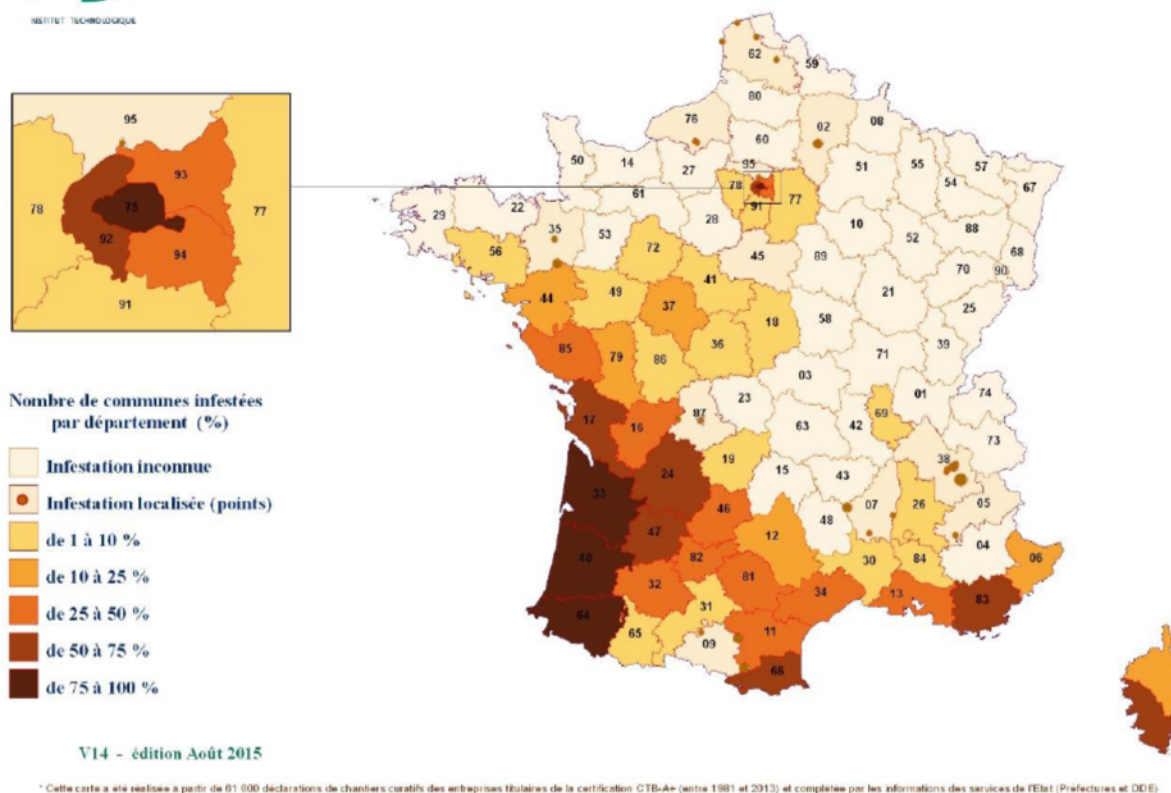


Figure 14 : Carte illustrant la densité des dommages causés par les termites en France métropolitaine entre 1981 et 2013. Données collectées par le FCBA sur la base de déclarations de chantiers contre les termites par des entreprises titulaires de la certification CTB-A+ relative au traitement des termites (<http://ctbaplus.fr/>).

On a pu voir précédemment, que les termites souterrains exploitent le bois mort en forêt et participent à l'aération des sols (Partie « *les termites souterrains du genre Reticulitermes* », p49). Bien que ce rôle écologique soit essentiel en forêt, les espèces de ce genre sont très fréquemment observées dans les habitations humaines (Vargo 2003b ; Szalanski *et al.* 2008). À l'instar de *R. flavipes* aux États-Unis qui crée de nombreux dégâts (Austin *et al.* 2004 ; Vargo *et al.* 2013 ; Botch and Houseman 2016), en Europe et en France les différentes espèces de *Reticulitermes* s'attaquent régulièrement aux habitations en milieu urbain (Figure 14) (Dronnet *et al.* 2004 ; Dronnet *et al.* 2005 ; DeHeer *et al.* 2005 ; Leniaud *et al.* 2009 ; Ghesini and Marini 2012 ; Luchetti *et al.* 2013 ; Bankhead-Dronnet *et al.* 2015 ; Lefebvre *et al.* 2016).

1. Problématique des termites en France

En France, les termites souterrains posent de nombreux problèmes aux infrastructures humaines, et notamment aux habitations par la destruction des structures en matières cellulosiques (châssis de menuiseries, poutres ...). 55 départements métropolitains et environ 3900 communes ont été recensés par le FCBA¹³ comme ayant des problèmes occasionnés par les termites, entre 1981 et 2013 (Figure 14). Ce nombre continue de s'accroître malgré les dispositions prises par l'État et les collectivités : entre 2005 et 2013, 700 nouvelles communes ont fait l'objet d'une première déclaration relative à la présence de termites sur leur territoire.

L'absence de réglementation nationale jusqu'en 1999 laissa la problématique des termites à la charge des propriétaires sans aucune action collective apparente. Certaines préfectures et municipalités, fortement concernées par la problématique, ont tout de même pris des initiatives individuelles en posant des arrêtés visant à informer les habitants et à prévenir contre de nouvelles infestations. Mais devant la pression croissante des infestations et l'impact économique qu'elles engendrent, l'association des villes de France, pour la lutte contre les termites et les insectes xylophages, proposa un texte de loi dès 1992.

2. Cadre législatif des termites en France et à Paris

La naissance de la loi termite a fait suite au constat de l'ampleur du phénomène en France et notamment en Gironde où les termites (toutes espèces confondues, Figure 14) font de nombreux dégâts. L'initiative de l'association de villes de France pour la lutte contre les

¹³ Institut Technologique Forêt Cellulose Bois-construction Ameublement

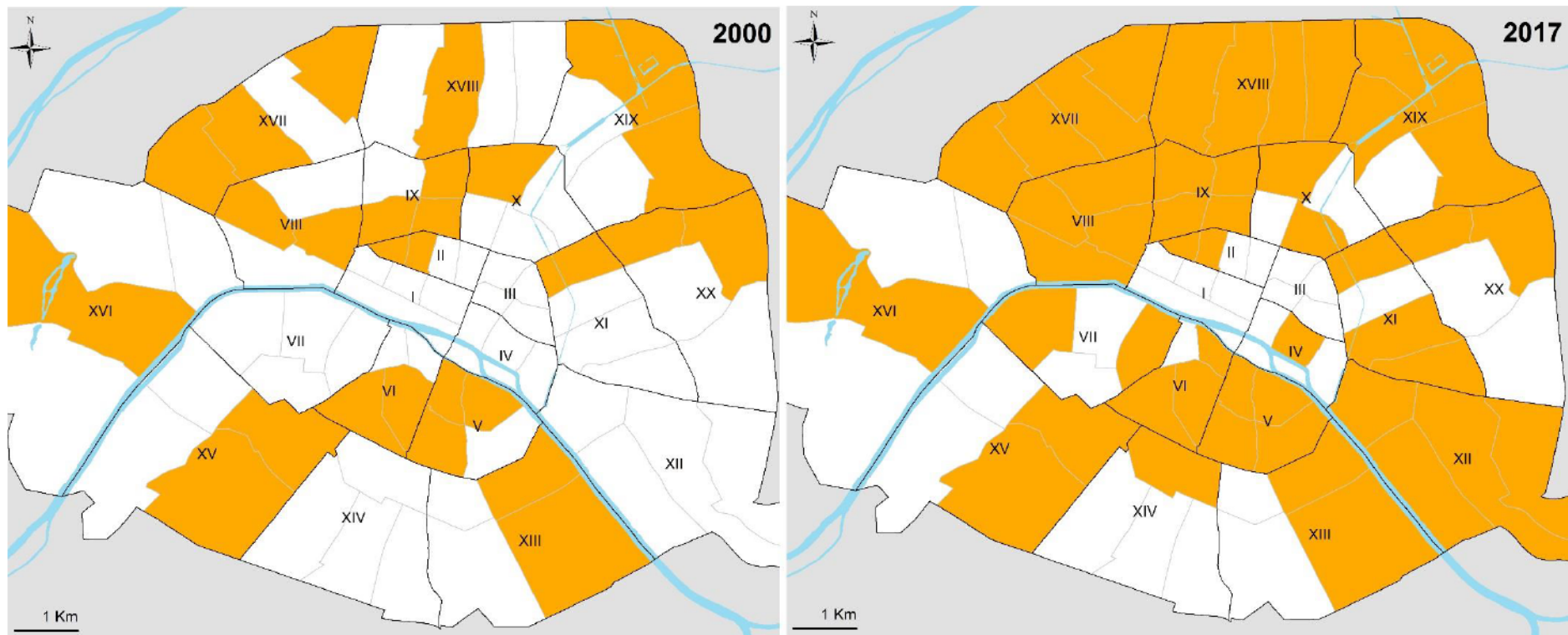


Figure 15 : Carte des quartiers de Paris concernés par des infestations de termites en 2000 et 2017, sur la base des déclarations faites à la Mairie de Paris. En orange apparaissent les quartiers où ont été faites des déclarations relevant des indices relatifs à la présence de termites attestées par un professionnel certifié. Cette figure a été réalisée avec ArcGIS [v. 10.3.1] (ESRI Inc.) ; sources : Atelier Parisien d'Urbanisme (APUR), Service Technique de l'Habitat (STH).

termites et les insectes xylophages fut soutenue par Gérard César, sénateur de la Gironde (Rapport n°184 de la commission d'examen du Sénat).

« M. Gérard César, rapporteur, a souligné, tout d'abord, que l'omniprésence sur l'ensemble du territoire national et les effets néfastes de ces insectes xylophages dans certaines régions nécessitaient de prévenir et de traiter avec le plus grand sérieux un tel fléau. »

La loi termite¹⁴, dont les dispositions définissent les conditions dans lesquelles la prévention et la lutte contre les termites et les autres insectes xylophages sont organisées par les pouvoirs publics en vue de protéger les bâtiments, fut acceptée en 1999, puis suivie par son décret d'application¹⁵ en 2000. Lorsque de nouvelles infestations sont observées, une déclaration en mairie doit obligatoirement être faite, par les propriétaires, les occupants, ou les syndicats de propriétaires qui les constatent. Suites à ces déclarations, les délimitations des zones infestées par les termites se font par arrêtés préfectoraux ou municipaux. Ils ont pour conséquence l'obligation de réalisation de diagnostics au moment de la vente d'un bien, de travaux préventifs et d'éradications nécessaires, dans les habitations incluses dans la zone délimitée par l'arrêté. De plus, afin d'éviter la propagation des infestations, la loi prévoit :

« En cas de démolition totale ou partielle d'un bâtiment situé dans ces zones, les bois et matériaux contaminés par les termites sont incinérés sur place¹⁶ ou traités avant tout transport si leur destruction par incinération sur place est impossible. ».

À ceci s'est ajouté récemment un décret¹⁷ de mai 2006 modifiant le code de la construction¹⁸ qui oblige, dans les zones délimitées par un arrêté préfectoral, à la mise en place de dispositifs permettant de protéger les bâtis contre les termites et ce pour toutes nouvelles constructions.

La ville de Paris, en tant que préfecture, au regard des infestations constatées dans la ville, a promulgué un arrêté préfectoral¹⁹ en 2003 classant l'ensemble du territoire parisien comme étant infesté par les termites ou susceptible de l'être à court terme. En effet, sur les 20

¹⁴ Loi n° 99-471 du 8 juin 1999 tendant à protéger les acquéreurs et propriétaires d'immeubles contre les termites et autres insectes xylophages.

¹⁵ Décret n° 2000-613 du 3 juillet 2000 relatif à la protection des acquéreurs et propriétaires d'immeubles contre les termites.

¹⁶ L'incinération est aujourd'hui interdite dans la plus part des communes de France métropolitaine, cette partie du texte pose problème et oblige donc au traitement ou au transport de façon étanche des matériaux contaminés.

¹⁷ Décret n° 2006-591 du 23 mai 2006 relatif à la protection des constructions neuves et des aménagements contre les termites et les insectes à larves xylophages.

¹⁸ Code de la construction et de l'habitation (Partie législative) – Chapitre 2 : Dispositions spéciales, Section 9 : Protection contre les insectes xylophages – Article L. 112-17.

¹⁹ Arrêté préfectoral n° 2003-80-1 du 21 mars 2003 relatif à la lutte contre les termites : création d'une zone de surveillance sur l'ensemble de Paris.

arrondissements que compte la ville, 14 étaient concernés par des bâtiments infestés par les termites en 2000, avant la promulgation du décret (Figure 15) (Ville de Paris communication personnelle). Paris est une des rares villes de France ayant pris des mesures aussi importantes ; c'est également la première ville ayant fait l'objet d'un suivi de l'extension des zones infestées depuis 1953 (Grassé 1954 ; Jacquot 1955 ; Serment and Pruvost 1991). Ce décret a été suivi de l'arrêté préfectoral de 2003 et de délibérations par le Conseil de Paris²⁰ en 2010 et 2012 afin d'intensifier les efforts de lutte en ayant des actions ciblées sur certains quartiers (ex : Opération d'Amélioration de l'Habitat des Epinettes 2007-2015). Ceci ayant pour but d'endiguer les infestations croissantes, qui concernent aujourd'hui au moins 18 des arrondissements de la ville (Figure 15). Dans un souci de coordination des actions individuelles de traitement, le STH (Service Technique de l'Habitat), en charge de la problématique Termite, oblige (par injonctions) les propriétaires à la recherche de termites et aux travaux préventifs ou curatifs nécessaires, dans les zones avoisinant les déclarations faites en Mairie.

3. Moyens de lutte

Les termites souterrains étant difficiles à identifier, la lutte contre cet insecte en ville est d'autant plus compliquée. Lucifuge, les *Reticulitermes* ne laissent que peu de traces de leurs activités de fourragement et d'excavation. Un des rares cas où il est possible de les observer est lors d'essaimage au printemps, ou lorsque des individus fourrageurs construisent des galeries de terre aériennes (ou cordonnets) sur les matériaux qu'ils ne peuvent pas découper avec leurs mandibules (bétons, métaux ...) (Figure 16). De nombreuses recherches se sont intéressées au problème pour développer et tester des traitements contre ces insectes en France et dans le monde (Lenz and Runko 1994 ; Clément *et al.* 1996 ; Lohou *et al.* 1997 ; Zhou *et al.* 2006 ; Ripa *et al.* 2007). Il existe un grand nombre de méthodes de lutte contre les termites (Su and Scheffrahn 1998 ; Verma *et al.* 2009). Globalement, elles ont toutes pour objectif de protéger les bâtiments contre les dégâts qu'ils causent. Elles sont principalement axées sur deux stratégies : la prévention et l'éradication.

²⁰ Délibération du conseil de la Ville de Paris 2010 DLH 59 et 2012 DLH 85 : délimitation du secteur à l'intérieur duquel le maire pourra enjoindre les propriétaires de procéder à la recherche de termites et aux travaux préventifs ou d'éradication nécessaires.

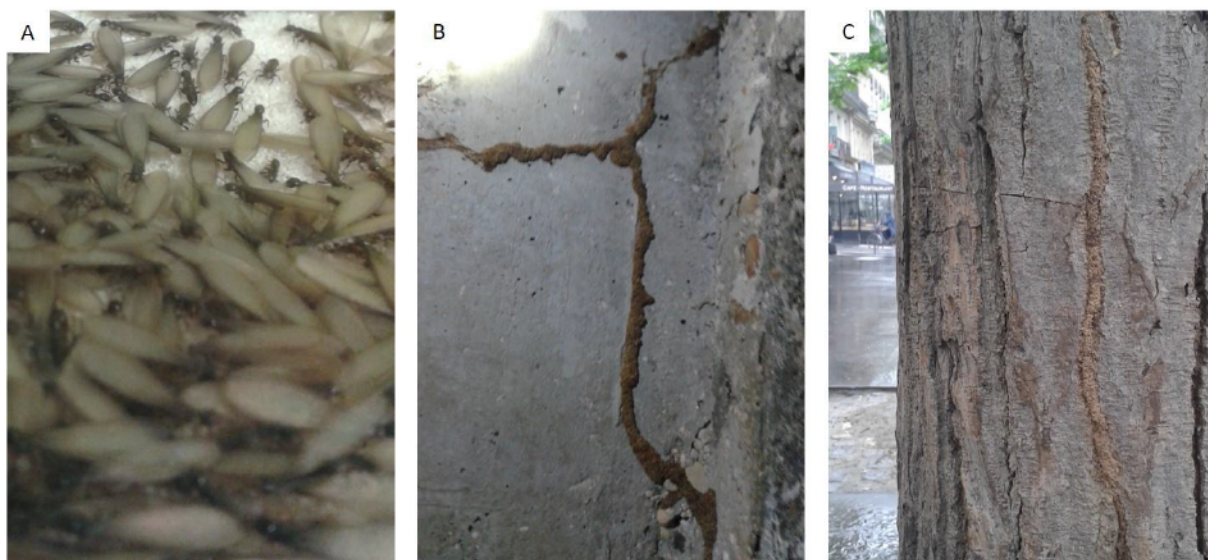


Figure 16 : Photographies illustrant les modalités de détection de la présence de termites. A) Groupe de reproducteurs ailés au moment de l'essaimage au laboratoire (*R. grassei*), B) tunnels de terre sur un mur de béton dans le XVII^{ème} arrondissement et C) tunnel de terre sur le tronc d'un arbre d'alignement dans le XVI^{ème} arrondissement. Photographies de G. Baudouin.

En France, les moyens préventifs ont pour objectifs d'empêcher les dommages causés par les termites dans les bâtiments. Pour les constructions neuves, depuis le décret de 2006, il s'agit de mettre en place un dispositif capable de faire obstacle au passage des termites depuis le sol vers le bâti et utiliser pour la construction des matériaux résistants aux termites (naturellement ou après traitement). Le plus souvent, les dispositifs sont des barrières physiques ou physico-chimiques placées entre le sol et le bâti (Su and Scheffrahn 1998). En ce qui concerne les constructions avant 2006, les moyens préventifs font intervenir des dispositifs de surveillance et/ou de traitement des parties basses du bâti, ainsi que des parties sensibles (éléments structurels). Les moyens curatifs, eux, sont destinés à détruire l'infestation avérée de termites et sont réalisés suivant les mêmes procédures que les dispositifs préventifs des constructions avant 2006. Les traitements sont réalisés de deux façons. La première est la barrière chimique, qui consiste en l'utilisation de termicide (biocide) dans les sols (à l'extérieur et dans les caves), les maçonneries et les bois de structures et de menuiseries, et qui a pour effet de tuer l'ensemble des individus en contact avec la substance (Su and Scheffrahn 1998). La seconde est la technique du piège-appât, qui consiste en la pose de stations dans le sol contenant un appât (de bois dans la majorité des cas) et, si la présence de termites est détectée dans le piège, alors le bois est remplacé par de la cellulose avec une matière active, telle que l'hexaflumuron ou le diflubenzuron qui sont des inhibiteurs de mue (UNEP 2000 ; Stansly *et al.* 2001 ; Ripa *et al.* 2007). L'efficacité de ces systèmes est relative

et dans le cadre du pouvoir d'injonction du maire, les propriétaires ont un délais de six mois pour justifié la réalisation de travaux (préventifs ou curatifs), or les fabricants garantissent une efficacité contractuelle de 5 ans pour l'éradication des colonies de termites avec cette méthode de piège-appât. Au vu des délais légaux, la technique par injection semble être la plus rapide. Cependant, le piège-appât est largement utilisé par les applicateurs (Applicateurs, comm. Pers.), contrairement aux injections beaucoup plus nocives pour l'Homme et l'environnement et, à l'intérieur du bâtiment, les pièges sont adaptés pour pouvoir être posés sur les cordons construits par les termites afin de connecter avec la colonie. Le principe de ce type de piège est basé sur la nature coopérative des colonies de termites où la nourriture est transférée entre les individus par trophallaxie et permet ainsi d'atteindre un grand nombre d'individus au sein de la colonie et la détruire. Toutefois, ce processus est long et l'éradication d'une colonie peut prendre entre 6 et 18 mois et souvent au-delà, ce qui, en cas d'infestations sévères, peut être insuffisant pour protéger des éléments structuraux. Les recherches de nouvelles méthodes de lutte contre les termites continuent d'explorer d'autres pistes pour empêcher les termites de consommer le bois ou pour les éradiquer (Husseneder *et al.* 2010 ; Chouvenc *et al.* 2011 ; Scharf 2015).

Deuxième partie

- Problématique et objectifs -

A. Problématique générale

Reticulitermes flavipes est une espèce invasive introduite dans de nombreuses régions du globe. En France, cette espèce a longtemps été considérée comme une espèce originaire d'Europe mais récemment, une analyse globale d'échantillons collectés en France et aux États-Unis a confirmé l'hypothèse d'une origine américaine et a révélé que la population source de *R. flavipes* en France est probablement la population de la Nouvelle Orléans en Louisiane (Perdereau *et al.* 2013a). La distribution spatiale et l'abondance des infestations suggèrent que l'introduction en France aurait pu avoir lieu sur la côte atlantique française, plus particulièrement en Charente-Maritime, dans la région de la Saintonge. Ces infestations auraient pu avoir lieu dès le début du XVIII^{ème} siècle, lorsque les échanges commerciaux débutèrent entre La Nouvelle Orléans et les grands ports de la côte atlantique (Perdereau *et al.* 2013a). C'est dès 1797 que fut remarqué pour la première fois la présence de termites dans une ville proche de Rochefort (Feytaud 1953). En effet, ce serait durant cette période, via les routes maritimes, que *R. flavipes* aurait très probablement été introduit à proximité des ports de Rochefort et de La Rochelle, qui étaient alors impliqués, à cette époque, dans le transport de matériaux entre la France et le port de la Nouvelle Orléans (Lesne 1923 ; Perdereau *et al.* 2013a ; Perdereau *et al.* 2015).

On a pu voir précédemment (Partie *Reticulitermes flavipes*, p61) qu'il existait une grande variabilité du système de reproduction chez cette espèce. Le succès invasif de *R. flavipes* en France serait associé à l'organisation sociale des colonies dans son aire introduite. On sait aujourd'hui, notamment grâce à la thèse d'Elfie Perdereau, dirigée par Anne-Geneviève Bagnères et Franck Dedeine en 2010 et intitulée « Biologie de l'Invasion d'un termite américain en France – Évolution de l'organisation sociale et conséquences sur le succès invasif », que cette espèce dans son aire invasive est capable de produire des colonies avec un très grand nombre de reproducteurs néoténiques, et qu'il n'existe pas d'agression entre les colonies, ce qui leur permet de fusionner pour former de nouvelles entités coloniales complexes (familles mixtes). C'est dans les populations françaises que le taux de fusion est le plus élevé jamais enregistré chez cette espèce (Perdereau *et al.* 2010a).

Hormis sa présence dans les forêts d'Olonne et d'Oléron, la distribution des populations de *R. flavipes* sur le territoire français est principalement restreinte aux villes ou à proximité

d'infrastructures humaines (Vieau 1993 ; Vieau 2001 ; Dronnet *et al.* 2005 ; Perdereau *et al.* 2013a). Une des explications proposées est que les activités humaines joueraient un rôle dans le transport longue distance des colonies de ce termite, notamment grâce à la possibilité, pour de petits groupes d'individus de fonder de nouvelles colonies par bouturage (Dronnet *et al.* 2005 ; Pichon *et al.* 2007 ; Perdereau *et al.* 2010a ; Perdereau *et al.* 2015). Récemment, un projet d'intérêt régional, TermiCentre, en région Centre-Val de Loire, porté par A-G Bagnères, a permis de mettre en relation la présence de termites avec la proximité de lignes de chemin de fer à moins de 200 mètres (Andrieu *et al.* 2017). Parallèlement, les auteurs ont mis en évidence, qu'à l'échelle de cette région, une forte densité de bâti et des températures hivernales minimales supérieures à 1,7°C sont des facteurs de l'environnement favorable à l'installation et à la persistance des colonies de termites. De plus, Suppo *et al.* (sous presse) ont montré, en utilisant un modèle d'expansion, que l'aire de distribution de *R. flavipes* s'étendrait rapidement depuis les aires où il a été introduit et favorable à son installation, mais serait restreinte par les limites de températures. En revanche, dans un contexte de changement climatique, une élévation de 1°C d'ici à 2030 entraînerait une augmentation conséquente du nombre de colonies présentes en région Centre-Val de Loire et une extension de l'aire de distribution vers l'Est. Cependant, ces modèles prédictifs ne prennent pas en compte les efforts de lutte engagés par les collectivités et les particuliers, et sous-estiment probablement la part de dispersion occasionnée par les activités humaines, qui ont possiblement permis à cette espèce de coloniser les villes, les unes après les autres.

Paris est la ville française la plus touchée par les infestations de *R. flavipes*. Elle a été observée pour la première fois dans la capitale en 1945 dans un jardin du XVI^{ème} arrondissement (Serment and Pruvost 1991, STH). Bien qu'une première observation de termite du genre *Reticulitermes* ait été observée dans les serres du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris en 1922 (Lesne 1923), il n'a pas été possible de statuer sur l'espèce de termite observée car tous les termites à cette époque étaient nommés « *Leucotermes lucifugus* ». Les départements limitrophes de Paris ne sont pas épargnés non plus car, en 1975, un premier foyer d'infestation a été découvert en Seine-Saint-Denis (Île-de-France), puis dans seize autres départements dans les quinze années qui ont suivi (Serment and Pruvost 1991). Les observations faites par la suite, dans la capitale, furent ponctuelles et n'ont eu de cesse d'augmenter. C'est seulement en 1993 qu'il y a une réelle prise en compte du phénomène à Paris qui touchait alors près de 6% des arbres d'alignements, notamment dans le quartier autour de la place des Ternes et du Faubourg Saint-Honoré (VIII^{ème} et XVII^{ème}

arrondissements) (Lohou *et al.* 1997). En 2000, avec la thèse de Stéphanie Dronnet, une première étude fut réalisée sur les colonies de termites à Paris ; elle avait pour objectifs d'identifier les colonies afin de comprendre l'organisation sociale et les variations inter- et intra coloniale qui pouvaient exister dans les populations françaises. S. Dronnet a pu mettre en évidence une homogénéité de l'organisation sociale entre les colonies présentes à Paris et celles dans les forêts de l'île d'Oléron (Dronnet *et al.* 2005). En effet, les colonies identifiées possédaient toutes la particularité d'être des colonies de type famille étendue, avec un grand nombre de néoténiques actifs. De plus, ces colonies étaient toutes spatialement très étendues (environ 1000 m²) et connectées en réseau de nids. Ces nids connectés exprimaient de l'isolement par la distance mettant en évidence l'existence de centres reproductifs multiples. Bien que ces résultats aient permis de mieux comprendre la structure coloniale de ce termite à Paris, les efforts mis en place pour essayer de contrôler les infestations en ville sont restés importants, car de nouvelles infestations et des cas de réinfestations ont été et sont régulièrement signalés au STH.

Malgré les efforts importants mis en place par la mairie de Paris, les services publics ne savent pas si les traitements réalisés sont complètement efficaces, certaines aires traitées étant régulièrement réinfestées. À l'heure actuelle, nous n'avons aucune idée de la dynamique temporelle des colonies de termites en milieu urbain. Comprendre et identifier les facteurs qui permettent à cette espèce de persister et de proliférer en milieu urbain pourraient apporter des éléments-clés ou des outils précieux pour améliorer la lutte contre ce termite et ainsi protéger le patrimoine urbain de la ville de Paris. Bien que cette espèce soit parfois présente en milieu forestier, elle est principalement localisée en ville. Peu d'études se sont penchées sur l'influence de l'environnement sur la distribution de cette espèce et aucune concernant les populations de l'aire invasive. La ville semble être un milieu propice à son développement et la ville de Paris, en particulier, peut nous permettre d'identifier et d'étudier les caractéristiques du milieu urbain permettant à *R. flavipes* de s'installer et de persister.

Lors de mon stage de master 2 avec E. Perdereau (Perdereau *et al.* 2015, Annexe 1.) nous avons mis l'accent sur les deux traits coloniaux des colonies de *R. flavipes*, la fusion coloniale et le grand nombre de néoténiques, qui seraient des traits préadaptés à l'invasion de nouveaux environnements déjà présents en Louisiane. Nous avons même posé l'hypothèse que ces traits seraient des traits préadaptés pour envahir de nouveaux environnements et expliqueraient sa présence sous les différentes latitudes du globe (Perdereau *et al.* 2015). Principalement retrouvée dans les villes en France, cette espèce s'est répandue depuis la côte atlantique

(Saintonge) vers l'Est, du Sud jusqu'à Bayonne et au Nord jusqu'à Paris et au-delà (Normandie et Nord pas de Calais). Bien que l'origine de son introduction ait été identifiée en Louisiane (Perdereau *et al.* 2013a), on ne connaît pas la dynamique d'expansion de cette espèce en France et de nouvelles villes continuent d'être infestées chaque année.

B. Objectifs spécifiques

1^{er} objectif : Identifier les limites coloniales en milieu urbain et étudier leur persistance à travers le temps.

À Paris, de nombreuses infestations sont observées depuis plus de 20 ans et, malgré des efforts importants pour protéger le patrimoine immobilier, les colonies de termites réinfestent régulièrement le bâti. Des études sur l'efficacité des traitements aux États-Unis ont mis en avant leur efficacité sur le court terme (trois ans) et le peu de réinfestations observées étaient semble-t-il le fait de nouvelles colonies (Ripa *et al.* 2007 ; Vargo and Parman 2012). Une nuance cependant est à prendre en considération. Ces études ont en effet toutes été réalisées sur des colonies de *R. flavipes* dans son aire native où sont majoritairement présentes des colonies de type famille simple (Vargo and Carlson 2006 ; Vargo and Husseneder 2009). Au vu de l'organisation sociale des colonies en France, et de la structure en réseau de leurs nids, on peut s'interroger sur la dynamique spatio-temporelle de ces colonies qui semble pouvoir réinfester facilement des zones ayant subi des traitements. L'étude des colonies de termites souterrains nécessite dans un premier temps de définir les limites de chacune des colonies qui peuvent infester une zone. La définition de ces colonies est un véritable challenge, car au vu de la variabilité des systèmes de reproduction chez cette espèce, certains facteurs, tel que la viscosité génétique, peuvent altérer les limites réelles de ces colonies. Ainsi, par une approche de génétique du paysage et l'utilisation de marqueurs microsatellites, nous avons pu améliorer la délimitation des colonies, en intégrant une dimension spatiale, permettant alors de tenir compte de ce possible biais. Nous avons également saisi l'opportunité de pouvoir comparer notre échantillonnage avec celui réalisé lors de la thèse de Stéphanie Dronnet et d'observer le devenir des colonies après 15 ans. Ce type de comparaison temporelle n'avait jamais été envisagé auparavant. Les résultats de ce travail sont présentés dans **l'étude 1 intitulé : « Un termite Américain à Paris : dynamique temporelle des colonies »**, et ont fait l'objet d'une publication dans le journal *Genetica*.

2^{ème} objectif : Identifier les facteurs biotiques et abiotiques contribuant à expliquer la distribution des infestations de ce termite à Paris.

À ce jour, seules quelques études se sont penchées sur les facteurs biologiques ayant permis à *R. flavipes* d'être invasif en France. Ces études ont révélé que les caractéristiques de son organisation sociale, la forte propension à la fusion coloniale, et la production de nombreux reproducteurs néoténiques actifs au sein des colonies sont des traits qui ont permis à cette espèce de coloniser de nouveaux milieux (Perdereau *et al.* 2010a ; 2013a ; 2015). En France, les villes sont les principales zones touchées par les infestations de ce termite. On peut alors se poser les deux questions suivantes : (1) ces traits sont-ils toujours retrouvés en milieu urbain et dans les mêmes proportions ? Et (2) quelles sont les caractéristiques du milieu urbain qui sont favorables à la présence de ce termite en ville ? Nous avons cherché à identifier les variables présentes en ville qui sont favorables à l'installation de *R. flavipes* et à comprendre comment celles-ci structurent la population de termites à Paris. Dans ce but, nous avons analysé par une approche d'écologie et de génétique du paysage, les variables du paysage parisien relatives à la distribution spatiale des infestations dans la ville. Nous avons également caractérisé la structure génétique des infestations et déterminer l'influence des variables de l'environnement sur la structuration de ces infestations. Les résultats de ce travail sont présentés dans **l'étude 2 intitulé : « Distribution spatiale et génétique d'un termite Américain dans le paysage de Paris »**, et ont fait l'objet d'un article soumis à *Urban Ecosystems*.

3^{ème} objectif : Déterminer les relations entre les populations françaises de termites pouvant expliquer la fondation de la population parisienne.

Plusieurs études ont montré que les populations introduites en France ont toutes pour origine la Louisiane et que ces populations possèdent des caractéristiques génétiques et phénotypiques communes (Perdereau *et al.* 2010b, 2013a, 2015). Cependant, les relations entre les différentes populations françaises ne sont pas connues. Identifier les routes d'invasion et d'expansion de cette espèce ainsi que les liens qui relient les différentes infestations au sein même de son aire invasive, peut permettre d'identifier les facteurs potentiels capables d'expliquer la distribution actuelle de l'espèce. Cette étude a pour objectif de comprendre l'expansion de *R. flavipes* afin de proposer des scénarios possibles sur l'histoire de l'invasion de cette espèce en France. À terme, cela permettrait d'identifier les voies de dispersion empruntées par les termites et de cibler les actions de contrôle à mettre en place pour limiter sa propagation future. À l'aide de marqueurs microsatellites et d'un marqueur mitochondrial (COII), nous avons étudié les relations phylogéographiques pouvant exister entre les différentes populations de *R. flavipes* en France. Nous avons ainsi caractérisé les relations génétiques des populations introduites, aux échelles régionales et nationales, en s'intéressant plus particulièrement aux régions Île-de-France et Centre-Val de Loire fortement touchées par ce termite. Les résultats de ce travail sont présentés dans **l'étude 3 intitulé : « Analyses génétique des infestations d'une espèce invasive de termite à différentes échelles spatiales »**, et font l'objet d'un article en préparation.

Troisième partie

- Présentation des études -

Étude 1 : Un termite américain à Paris : dynamique temporelle des colonies.



BNF, Paris

Synthèse de l'article 1

Contexte et objectifs

La complexité et la variabilité des structures coloniales des termites souterrains rendent difficile la lutte contre ces insectes. Elle est d'autant plus compliquée au vu de leur mode de vie souterrain. Pour des raisons d'accessibilité, seuls les ouvriers de la colonie sont généralement échantillonnés pour pouvoir étudier ce groupe sur le terrain (Perdereau *et al.* 2013b ; Bankhead-Dronnet *et al.* 2015 ; Perdereau *et al.* 2015). Les efforts de lutte tentent de limiter le développement des colonies en ciblant les reproducteurs et leurs descendants et ce en utilisant diverses méthodes, notamment les pièges-appâts (Vargo 2014). Pour améliorer l'efficacité de ces traitements, il faut pouvoir délimiter les colonies, une tâche qui reste difficile, même avec les outils moléculaires actuels (Vargo et Parman 2012 ; Vargo 2014).

La ville de Paris a déjà mis en œuvre plusieurs mesures pour contrôler les infestations (Lohou *et al.* 1997 ; Paulmier *et al.* 1997 ; Caron 2003), telles que la gestion de la prévention et de la lutte contre les termites dans les bâtiments infestés ainsi que le traitement des arbres infestés dans les rues. Malgré de nombreux traitements, *R. flavipes* persiste dans plusieurs parties de la ville. Les pouvoirs publics de la ville ne peuvent pas savoir si les traitements étaient inefficaces ou si les zones traitées ont été réinfestées suite aux traitements.

À l'aide des échantillons récoltés lors de la thèse de Stéphanie Dronnet en 2000 et 2001, nous avons saisi l'opportunité de pouvoir étudier la dynamique temporelle des colonies de ce termite en ville. Dans cette étude, nous avons pu dégager trois objectifs principaux : **1) Identifier les colonies présentes en 2001 et 2016** dans quatre grandes zones géographiques de Paris en utilisant des données génétiques provenant de nombreux points d'échantillonnage **2) Comparer les colonies identifiées en 2001 avec celles identifiées en 2016**, pour déterminer si les colonies identifiées en 2001 ont persisté jusqu'en 2016. Les résultats pouvant aider à déterminer si les événements de recolonisation sont dus à des colonies résiduelles ou à de nouvelles colonies **3) Améliorer la délimitation des colonies par une approche par inférence bayésienne** (Guillot *et al.* 2005a ; Guillot *et al.* 2009), combinant informations spatiales et génétiques. Une telle méthode a déjà été utilisée pour inférer les limites des populations de fourmis (Holberg *et al.* 2009) et, plus récemment, chez les termites (Arango *et al.* 2015, Bankhead-Dronnet *et al.* 2015). Nous avons également comparé l'efficacité de cette approche bayésienne avec une approche plus classique de différenciation statistique.

Méthodes

Nous avons sélectionné dans l'échantillonnage réalisé pour cette thèse (2014-2016) et dans celui de la thèse de S. Dronnet (2000-2016) les points de collectes qui étaient dans 4 zones géographiques concomitantes (Article 1, Fig. 1). Nous avons utilisé l'ADN de 10 ouvriers collectés dans 33 points de collecte de 2001, et 37 points de collecte de 2016. Les 700 ouvriers ainsi sélectionnés ont été séquencés sur 9 marqueurs microsatellites (*Rf1-3*, *Rf6-1*, *Rf11-1*, *Rf15-2*, *RS15*, *Rf21-1*, *RS76* et *RS43*), et pour chacun des 70 points de collectes correspondants, un ouvrier a été séquencé sur le gène mitochondrial COII.

Pour délimiter les colonies de ces 4 zones, nous avons utilisé deux approches. La première est basée sur un test de différenciation statistique qui compare deux à deux la distribution des géotypes des ouvriers pour chaque paire de points de collecte. Ce test a été réalisé à l'aide de GENEPOP on the web (Raymond et Rousset 1995, <http://genepop.curtin.edu.au/>). Chaque paire de points de récolte a été comparée indépendamment pour chaque période d'échantillonnage (2001 et 2016), puis sur les deux périodes conjointement. La deuxième approche s'est basée sur des inférences bayésiennes utilisant les données génétiques (microsatellites et mitochondriales) couplées aux données spatiales (coordonnées GPS), afin de définir la vraisemblance du nombre de groupes (ici les colonies) parmi les échantillons proposés. Pour réaliser cela, nous avons testé dans un premier temps un éventuel effet d'isolement par la distance entre les points d'échantillonnage de chaque zone. Dans un second temps, nous avons utilisé le logiciel GENELAND implémenté sous R (Guillot *et al.* 2005b ; Guillot *et al.* 2009) qui, d'une part, détermine le nombre le plus vraisemblable (K) de groupes (ou *clusters*) pour chaque zone, et qui d'autre part, assigne chacun des individus dans ces groupes. Nous avons ensuite effectué une contre-vérification en réalisant des tests de différenciation génétique entre les paires de points de récolte au sein de chacun des clusters identifiés. Nous avons enfin, pour chaque colonie, déterminé la structure reproductrice et inféré le nombre de reproducteurs actifs. Nous avons également comparé la diversité génétique des colonies entre les deux périodes d'échantillonnage.

Résultats / Discussion

Dans les 4 zones d'étude, nous avons pu identifier un total de 18 colonies parmi lesquelles 8 ont été identifiées en 2001 et 10 en 2016 (Article 1, Table 1). Les deux approches utilisées, pour 3 des 4 aires, présentent des résultats relativement différents. En effet, pour les aires 1 et 4, la méthode statistique identifie moins de colonies que la méthode par inférence bayésienne,

qui tient compte d'un effet de viscosité génétique induite par un isolement par la distance. Également, dans l'aire 3, l'analyse par inférence bayésienne, fortement influencée par l'utilisation des données mitochondriales, définit 2 groupes, alors que la méthode statistique en définit 3. De plus, au vu de la surface spatiale de cette zone, l'utilisation de l'approche bayésienne pour la délimitation coloniale nécessite de réduire l'étendue en prenant en compte les capacités de dispersion intrinsèque de l'espèce. Ceci met en avant l'utilité de combiner les données génétiques avec les données spatiales dans la délimitation coloniale pour tenir compte des effets dus à l'échelle d'étude.

Tout d'abord, pour deux des aires étudiées (2 et 3), on a pu observer des différences entre les entités génétiques identifiées en 2001 et en 2016. Ceci suggère qu'une nouvelle colonie a remplacé la première suite au déplacement ou à l'éradication de cette dernière. Ce type de remplacement est régulièrement observé dans l'aire native de cette espèce où les densités de colonies sont importantes et où la fondation par essaimage permet la recolonisation rapide de nouvelles colonies (Vargo *et al.* 2003 ; Parman and Vargo 2010 ; Vargo and Parman 2012). Cependant, de tels événements de recolonisation semblent peu probables ici car la dynamique de dispersion en ville des ailés doit être fortement modifiée par les structures des bâtiments. Le transport via les activités humaines est sûrement la force principale pour introduire une nouvelle colonie (Dronnet *et al.* 2005 ; Perdereau *et al.* 2010a ; Arango *et al.* 2015 ; Perdereau *et al.* 2015), et il est peu probable qu'une nouvelle colonie ait été introduite par accident deux fois au même endroit. Une autre possibilité permettant d'expliquer cette différence est la différenciation génétique des colonies qui, soit par dérive génétique ou *via* le bouturage, a vu la distribution des fréquences alléliques des individus évoluer au cours du temps. Au vu de nos attentes, seules 5 colonies n'ont pas subi de modifications détectables entre 2001 et 2016. Les différences observées entre 2001 et 2016 pour les autres colonies peuvent s'expliquer par l'arrivée de nouvelles colonies dans la zone ou par l'extension par bouturage de colonies déjà présentes.

Comme observé dans les études précédentes de *R. flavipes* en France, nous n'avons trouvé aucune famille simple (Dronnet *et al.* 2005 ; Dronnet *et al.* 2006 ; Perdereau *et al.* 2010a ; Perdereau *et al.* 2015). Dans cette étude, nous avons observé un pourcentage élevé de familles mixtes et étendues (respectivement 38,9% et 61,1%,) et nous avons inféré un grand nombre de néoténiques (> 100), suggérant que les colonies forment de vastes réseaux de nids interconnectés qui sont capables de disperser par bouturage.

Dans les études précédentes, seuls 2 haplotypes ont été trouvés à Paris sur les 11 identifiés en France (Perdereau *et al.* 2013a). Deux scénarios possibles peuvent expliquer ces résultats : (1) peu d'introductions de termites ont eu lieu dans la capitale, et celles-ci ont été suivi par d'importantes vagues d'introductions secondaires qui ont étendu les infestations à travers la ville, et (2) plusieurs introductions ont eu lieu mais celles-ci provenaient des mêmes populations sources en France.

Les résultats de cette 1^{ère} étude montrent que, malgré des efforts importants, les colonies sont capables de persister et de réinfester des zones traitées. Ces réinfestations sont possibles grâce à leur mode de reproduction (néoténiques) et de dispersion (par bouturage) qui leur permettent de survivre localement et de recoloniser des zones où ils avaient été partiellement éradiqués. De plus, cela confirme également que, dans l'aire introduite de ces termites, ces systèmes de reproduction particuliers dominant dans les aires naturelles comme dans les aires urbaines (Dronnet *et al.* 2005 ; Perdereau *et al.* 2010a ; Perdereau *et al.* 2015). Nous avons pu également améliorer la délimitation des colonies et ce malgré une faible diversité génétique de la population parisienne.

Article 1 : An American termite in Paris: temporal colony dynamics

publié dans *Genetica*

Guillaume Baudouin¹, Franck Dedeine¹, Nicolas Bech², Stéphanie Bankhead-Dronnet³, Simon Dupont¹, and Anne-Geneviève Bagnères¹✉.

1. IRBI, UMR 7261 CNRS-Université François Rabelais. Avenue Monges, Parc Grandmont, 37200 Tours, France.

2. EBI, UMR 7267 CNRS-Université de Poitiers. Bât. B8-B35, 5 rue Albert Turpain, 86022 Poitiers, France.

3. LBLGC, INRA, Université d'Orléans, USC 1328, 45067 Orléans, France.

✉ Anne-Geneviève Bagnères Email: bagneres@univ-tours.fr Tel: +33(0)2 47 36 73 48

Abstract

Termites of the genus *Reticulitermes* are widespread invaders, particularly in urban habitats. Their cryptic and subterranean lifestyle makes them difficult to detect, and we know little about their colony dynamics over time. In this study we examined the persistence of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) colonies in the city of Paris over a period of 15 years. The aim was (i) to define the boundaries of colonies sampled within the same four areas over two sampling periods, (ii) to determine whether the colonies identified during the first sampling period persisted to the second sampling period, and (iii) to compare the results obtained when colonies were delineated using a standard population genetic approach versus a Bayesian clustering method that combined both spatial and genetic information. Herein, colony delineations were inferred from genetic differences at nine microsatellite loci and one mitochondrial locus. Four of the 18 identified colonies did not show significant differences in their genotype distributions between the two sampling periods. While allelic richness was low, making it hard to reliably distinguish colony family type, most colonies appeared to retain the same breeding structure over time. These large and expansive colonies showed an important ability to fuse (39% were mixed-family colonies), contained hundreds of reproductives and displayed evidence of isolation-by-distance, suggesting budding dispersal. These traits, which favor colony persistence over time, present a challenge for pest control efforts, which apply treatment locally. The other colonies showed significant differences, but we cannot exclude the possibility that their genotype distributions simply changed over time.

Key-words: social insects; colony delineation; *Reticulitermes flavipes*; urban pest; GENELAND.

Acknowledgments This study is a part of G. Baudouin's PhD research. We are grateful to Tony Dié and Matthieu Vachon of Pharmaboïs Company for providing some of the 2016 samples. We also wish to thank Claude Marès and Sylvain Genty of Paris City Hall for sharing their knowledge on termite infestations in the city and providing access to infested buildings. We wish to thank J. Pearce for her English editing services. This

work was funded by a contract to A-G Bagnères between the French National Center for Scientific Research (CNRS) and the city of Paris (Direction du Logement et de l'Habitat).

Introduction

Termites are widespread invasive pests, from which subterranean termites (Rhinotermitidae) are a group of particular concern because they account for 80% of termite damage worldwide (Rust and Su 2012). Species belonging to the genera *Coptotermes* and *Reticulitermes* are among the most common urban termites in temperate areas and frequently infest anthropogenic structures (Su and Scheffrahn 1990; Evans *et al.* 2013). Recent studies have suggested that their sophisticated system of social organization as well as their diverse and flexible breeding system and dispersal modes have allowed them to spread in dense urban habitats, where they easily pass from one building to another (Vargo and Carlson 2006; Vargo and Husseneder 2009; Perdereau *et al.* 2013a; Majid and Ahmad 2015; Chouvenc *et al.* 2016). However, it is difficult to study subterranean termites because of their cryptic lifestyle and ability to produce extended colonies. Colony delineation remains a challenge but is a necessary prerequisite if we wish to directly monitor colonies across space and time (Thorne *et al.* 1999).

Over the past 15 years, many studies have used genetic markers, mainly at nuclear microsatellite and mitochondrial loci, to characterize the foraging areas and breeding systems of termite colonies (Vargo 2003a; Vargo *et al.* 2003; Husseneder *et al.* 2005; DeHeer *et al.* 2005; Vargo *et al.* 2006; Aluko and Husseneder 2007; Husseneder *et al.* 2008; Nobre *et al.* 2008; Husseneder *et al.* 2012; Bankhead-Dronnet *et al.* 2015; Perdereau *et al.* 2015). The results have revealed significant intra- and interspecific variations in organization, breeding systems and dispersal modes, which underlie complex colony structures. More specifically, several reproductive and non-reproductive castes exist and play a major role in colony dynamics.

Colonies are typically founded by a pair of primary reproductives (i.e., alates) following dispersal during the nuptial flight. The monogamous couple and their non-reproductive offspring form what is called a simple-family colony. The larvae produced become either workers or nymphs. As colonies grow, secondary reproductives (i.e., neotenics) can arise from either of these groups. When they come from nymphs, which is common, they are brachypterous neotenics; when they come from workers, which is far less common, they are apterous neotenics (Buchli 1958). In their natal colonies, neotenics replace the primary reproductive or help supplement colony reproduction. Neotenics do not fly and mate within

their colonies of origin, which increases the level of inbreeding. Colonies that are partially or exclusively made up of the offspring of neotenics are called extended-family colonies. On occasion, mixed-family colonies may be formed: they contain the offspring of more than two unrelated reproductives. In *Reticulitermes* species, mixed families can result from the fusion of two or more colonies (DeHeer and Vargo 2004; DeHeer and Vargo 2008; Perdereau *et al.* 2010a; Perdereau *et al.* 2015). Colonies headed by multiple neotenics can grow and expand, sometimes forming spatially diffuse networks of interconnected reproductive centers. Colony fragments can also become autonomous units that form new colonies (Thorne *et al.* 1999). This mode of colony foundation budding can result in local isolation by distance (IBD) and population viscosity (Hamilton 1964).

The complexity and variability of colony structures makes pest control difficult. It is further complicated by subterranean termites' cryptic lifestyle: colonies can extend over hundreds of meters but, for reasons of accessibility, typically only foraging workers are sampled (Perdereau *et al.* 2013b; Bankhead-Dronnet *et al.* 2015; Perdereau *et al.* 2015). Pest control efforts attempt to limit colony development by targeting reproductives and their offspring using various methods, including baiting (Vargo 2014). To enhance treatment efficacy, we need to be able to delineate colony boundaries, a task that remains challenging even with molecular tools (Vargo and Parman 2012; Vargo 2014).

A native of the eastern United States, *Reticulitermes flavipes* Kollar has been introduced into other North and South American countries (i.e., Chile and Canada) and in Europe (i.e., Germany, France and Italy). *R. flavipes*' colony breeding structure has been extensively studied in the northern part of its native range (Vargo *et al.* 2013; Perdereau *et al.* 2015). Recent studies have enhanced our understanding *R. flavipes* invasions. They revealed that French populations of the termite most likely came from New Orleans, Louisiana (Perdereau *et al.* 2013a) and that the breeding structure of French populations is similar to that of the Louisiana population: in both cases, colonies produce large numbers of neotenics and have a propensity to fuse, forming complex mixed-family societies (Dronnet *et al.* 2005; Perdereau *et al.* 2010a; Perdereau *et al.* 2015). These two characteristics are thought to increase the success of introduced populations, especially in urban areas, by increasing both the probability of successful long-distance, human-mediated dispersal and the probability that colony fragments will survive (Perdereau *et al.* 2015).

In France, Paris is highly infested by *R. flavipes*. The city has already implemented several measures to control infestations (Lohou *et al.* 1997; Paulmier *et al.* 1997; Caron 2003) such as

managing most termite prevention and control efforts in infested buildings and neighboring areas, as well as treating infested trees found along streets. Despite numerous treatments, *R. flavipes* persists in several part of Paris. Local authorities do not know whether treatments were partially or completely ineffective or whether the treated areas were subsequently recolonized.

This study aimed to follow *R. flavipes* colonies in Paris over time to better understand their dynamics in urban habitat. There were three main objectives. First, we wanted to identify the colonies present in 2001 and 2016 in four large areas of Paris using data from numerous sampling points. Second, we wished to compare the colonies identified in 2001 with those identified in 2016 to get sense of colony persistence; the results could help clarify colony dynamics in urban habitats and determine if recolonization events were due to residual colonies or new colonies. Until now, colony delineation has largely involved using a classical population genetics approach to examine genetic differences among groups of 10-20 workers taken from different sampling points (Vargo 2003b; DeHeer and Vargo 2004; Dronnet *et al.* 2005; Nobre *et al.* 2008; Perdereau *et al.* 2010a; Perdereau *et al.* 2015). However, in complex termite networks where natural or human-mediated budding dispersal has occurred, it can be difficult to correctly assess colony boundaries using this technique (Dronnet *et al.* 2005). Third, we wanted to see whether a Bayesian clustering approach (Guillot *et al.* 2005a; Guillot *et al.* 2009) that combine spatial and genetic information would improve colony delineation. Such a method has already been used to infer population boundaries in ants (Holzer *et al.* 2009) and, more recently, in termites (Arango *et al.* 2015; Bankhead-Dronnet *et al.* 2015). We also compared the efficacy of the classical population genetics approach and the Bayesian approach.

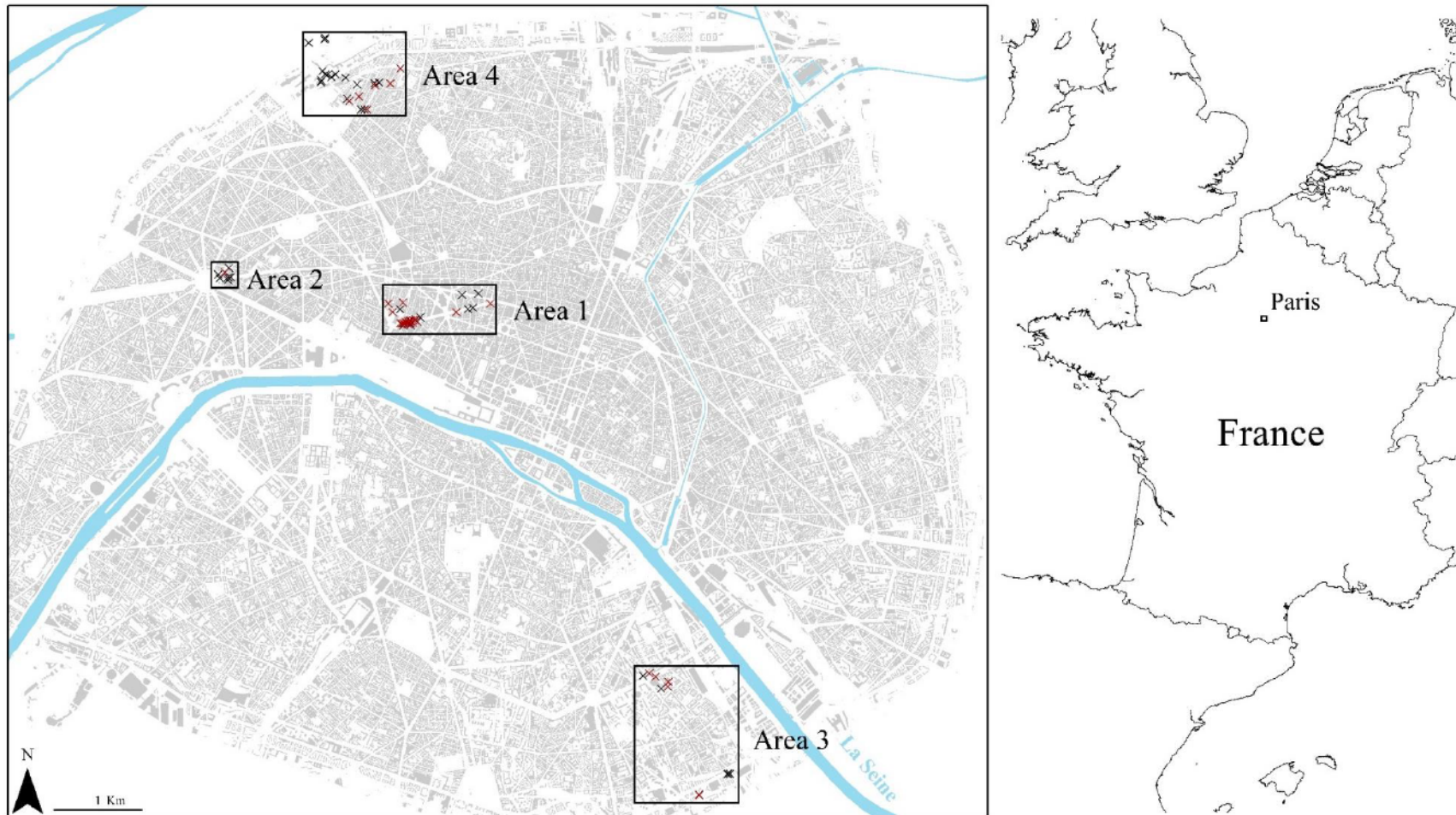


Fig. 1 Map of the study areas and sampling points where *R. flavipes* workers were collected in Paris, France. The map was created using ArcMap (ArcGIS v. 10.3.1). The red crosses indicate the 2001 sampling points (n=33), and the black crosses indicate the 2016 sampling points (n=37). In Area 1, 20 points and 9 points were sampled in 2001 and 2016, respectively (total n = 29). In Area 2, 1 and 6 points were sampled in 2001 and 2016, respectively (total n=7). In Area 3, 6 points and 5 points were sampled in 2001 and 2016, respectively (total n=11). In Area 4, 6 points and 17 points were sampled in 2001 and 2016, respectively (total n=21). Buildings are in gray, and bodies of water are in blue.

Materials and methods

Sampling

Foraging termite workers were collected from buildings and trees (e.g., from mud tubes or wood fragments) at sampling points in four distinct areas of Paris, France (Fig. 1). The city being broken up into different districts, called arrondissements, Area 1 extended through 3 arrondissements (the 2nd, 8th, and 9th), Area 2 was located in the 8th arrondissement, Area 3 was located in the 13th arrondissement, and Area 4 was located in the 17th arrondissement. Termites were collected at a total of 70 points across two sampling periods: there were 33 and 37 sampling points in 2001 and 2016, respectively. From the 33 sampling points in 2001, twenty-two were associated with the Dronnet *et al.* (2005) study, while the other 11 were associated with various studies (Dronnet *et al.* 2002; Dronnet *et al.* 2004; Dronnet *et al.* 2006). The breakdown of sampling points was as follows: 20 points in area 1, 1 point in area 2, 6 points in area 3, and 6 points in area 4 (Fig. 1). For each sampling point, DNA for 10 workers was available—it had been extracted by Dronnet and colleagues and then kept frozen for over 15 years. In 2016, the sampling points were chosen from the same location as the ones found in 2001 or in the neighboring area if they were not found at the exact same location. The complexity of our sampling was then reduced by this concomitant choice. The breakdown of our sampling points in 2016 was somewhat different from 2001: there were 9 points in Area 1, 6 points in Area 2, 5 points in Area 3, and 17 points in Area 4 (Fig. 1). Ten live termites were sampled at each point, placed in pure ethanol, and stored until DNA extraction could occur. Given the sampling scheme, we conducted area-specific analyses, which also allowed us to examine local colony dynamics.

Genetic data

For the 2001 samples, DNA had been previously extracted as described by Dronnet *et al.* (2004). For the 2016 samples, DNA was extracted from whole termites using the Wizard® Genomic Purification Kit (Promega) in accordance with the manufacturer's instructions. We ended up with DNA from 330 workers for 2001 and 370 workers from 2016. The samples were genotyped using nine microsatellite loci previously described: we used *Rf1-3*, *Rf6-1*, *Rf11-1*, *Rf15-2*, and *RS15* like Dronnet *et al.* (2005) as well as four additional loci *Rf21-1*, *RS76*, *RS43* (Vargo 2000; Dronnet *et al.* 2004) and *RS1* described in DeHeer *et al.* (2005). These nine loci are part of a set for which optimal multiplex Polymerase Chain Reaction (PCR) procedures have been developed at Genoscreen (Lille, France) (Table S1); only

multiplex 1 and 2 were used in this study. The multiplex PCR mixtures contained 1 U of Taq DNA polymerase (FastStart – Roche Diagnostics), 6 pmol of dNTP, 37.5 pmol of MgCl₂, and 1 ng of template DNA and primers. Primers were labeled with fluorescent dyes (6-FAM, NED, VIC, or PET; Table S1) and were used at the concentrations indicated in Table S1. The amplification cycling conditions were as follows: an initial 10min denaturation step at 95°C, 40 30-sec cycles at 95°C, a 30-sec annealing step at 55°C, an initial 1-min extension step at 72°C, and a final 10-minute extension step at 72°C. PCR products were analyzed at Genoscreen; an ABI 3730XL sequencing system (Applied Biosystems) and GeneScan™ - 500LIZ® size standard (Applied Biosystems) were used. We screened for mitochondrial DNA variation by sequencing a 658-bp fragment of the cytochrome oxidase subunit II (COII) gene for one individual from each of the 70 sampling points using the modified primers A-tLeu (50-CAGATAAGTGCATTG GATTT-30) (Miura *et al.* 2000) and TK-N-3785 (50- GTT TAA GAG ACC AGT ACT TG-30) (Simon *et al.* 1994). The reaction mixture had a final volume of 40 µL and contained 1 µL of DNA template, 20 µL of HotStart® Master Mix (Qiagen), 2 µM of each primer, and 15 µL of water. PCR amplification was performed using an ESCO thermocycler. The conditions were as follows: an initial 15-min denaturation step at 95°C, 35 iterations of a three-step temperature cycle (45 sec at 94°C, 1 min at 54°C, and 1.5 min at 72°C), and a final 10-min extension step at 72°C. After amplification, the PCR products were sequenced on an ABI 3730XL sequencing system (Applied Biosystems) at Genoscreen (Lille, France). The genotyping of the microsatellite alleles and the alignment and correction of the COII sequences were performed using Geneious (v.9.4). Then, we carried out a BLAST search for the COII sequences in GenBank to see if they had already been referenced and thus determine the associated haplotypes.

Colony delineation

For each study area and sampling period, we identified different colonies by estimating the degree of genotypic differentiation between all the pairs of sampling points using GENEPOP on the Web (Raymond and Rousset 1995, <http://genepop.curtin.edu.au/>). This method assesses the degree of differentiation at each microsatellite locus using a (G)-based exact test (log likelihood), and overall significance is determined using a Fisher's combined probability test. Thus, different sampling points were considered to represent different colonies when the degree of differentiation was significant after Bonferroni correction ($\alpha' = 0.05 / [\text{number of loci} \times \text{number of sampling points}]$). This procedure was also used to test the degree of differentiation between colonies identified in 2001 and 2016.

To analyze spatial patterns in genetic structure and colony boundaries within each of the four study areas, we used an isolation by distance (IBD) test (Balkenhol and Fortin 2016) that assessed the correlation between Euclidian geographic distances and Nei's D genetic distances (Nei 1972). This test was carried out using all the sampling points within each study area for both sampling periods. A Mantel test was carried out between the two distance matrices (i.e. Euclidian and genetic distances) using ade4 package [v. 1.7-4] in R with 999 permutations (Mantel 1967). Then, a second analysis combining genetic and spatial data, was performed, using a Bayesian inference approach implemented in the GENELAND R package (v. 4.0.6) (Guillot *et al.* 2005b; Guillot *et al.* 2009). GENELAND allowed us to account for IBD distortions in the inferred Bayesian clustering patterns (Frantz *et al.* 2009). Sampling points were not distinguished by sampling period because of the use of geographic coordinates in the cluster assignment. We used three input file: one with the microsatellite data as (i.e., codominant markers file), one with the mitochondrial data (i.e., *phenotypic markers file*), and one with the geographic coordinates of the sampling points (i.e., coordinate file) (Guillot *et al.* 2012). Data on all individuals for both sampling periods were used. We varied the number of clusters (K) from 1 to 20 across 10 independent runs to infer the most likely value of K . For the Markov Chain Monte Carlo (MCMC) function, we use 100,000 iterations, a thinning interval of 10, and activated correlated allele frequencies and spatial model options; we used the default settings for the other parameters. We estimated the value of K from the highest average posterior probability. Individuals were assigned to subpopulations based on the results for three separate runs, as suggested by Guillot *et al.* (2005b). For these three runs, we fixed K at the value estimated above; we used 1,000,000 iterations and a thinning interval of 100, but the other settings were as above. We used the results from the run with the highest average posterior probability to determine the posterior probability of subpopulation membership for each pixel of the spatial domain (100 x 100 pixels). We considered termite from a group of sampling points to represent a single colony when all individuals in the group were assigned to the same cluster. We calculated pairwise F_{ST} values between clusters within each study area (as per Weir and Cockerham 1984) using FSTAT (v. 2.9.3; Goudet 2001 ; <http://www2.unil.ch/izea/software/fstat.html>). The significance level for the F -statistics was defined using a nonparametric randomization test employing 1,000 permutations and the p value threshold was adjusted with the Bonferroni correction. To compare these results with those obtained using GENEPOP, we performed (G)-based exact tests (log likelihood) between

sampling points within each inferred cluster; overall significance was determined using a Fisher's combined probability test.

Breeding structure

Breeding structure was determined for the colonies identified in the GENELAND analysis colonies were sorted based on cluster membership and sampling period. Within each colony, we tested for linkage disequilibrium using FSTAT (v. 2.9.3; 1000 permutations) (Goudet 2001) and for deviation from Hardy Weinberg equilibrium using GENEPOP on the Web (Raymond and Rousset 1995). Then, we inferred colony breeding structure by comparing the observed frequencies of alleles and genotypes to the standard theoretical frequencies associated with the three family types (Vargo 2000; Bulmer *et al.* 2001; DeHeer and Vargo 2004; Vargo and Carlson 2006). Colonies were considered to be simple families when worker genotypes patterns were consistent with those expected for the direct offspring of a single pair of reproductives. A G-test was used to determine whether the observed frequencies fit with the frequencies expected under Mendelian segregation of alleles from two parents ($p < 0.05$, with a combined Bonferroni correction applied across all loci). Colonies were considered to extended families when there were no more than four alleles at any locus and when worker genotypes patterns were not consistent with those expected for the direct offspring of a single pair of reproductives. Colonies were considered to mixed families when more than four alleles were observed at one or more loci, a pattern that is consistent with offspring being produced by more than two unrelated reproductives. Finally, we calculated colony-level F -statistics (Weir and Cockerham 1984) and the coefficient of relatedness (r) (Queller and Goodnight 1989) using FSTAT (v. 2.9.3; Goudet 2001) to compare our results with those obtained using models simulating termite breeding structure developed by Thorne *et al.* (1999) and Bulmer *et al.* (2001). The number of alleles (N_a) per locus was compared between colonies identified in 2001 and 2016 using a t-test, and allelic richness (R_s), observed heterozygosity (H_o), and gene diversity (H_s) (Nei 1987) in 2001 and 2016 were estimated using FSTAT (v. 2.9.3; Goudet 2001). The significance of any differences in the latter metrics was determined using randomization tests implemented in FSTAT (v. 2.9.3; 1,000 permutations, two-tailed tests). When colonies found in the same area exhibited significant differences between 2001 and 2016, we then compared haplotypes, allele numbers, allelic richness, and gene diversity between colonies to explore further differences.

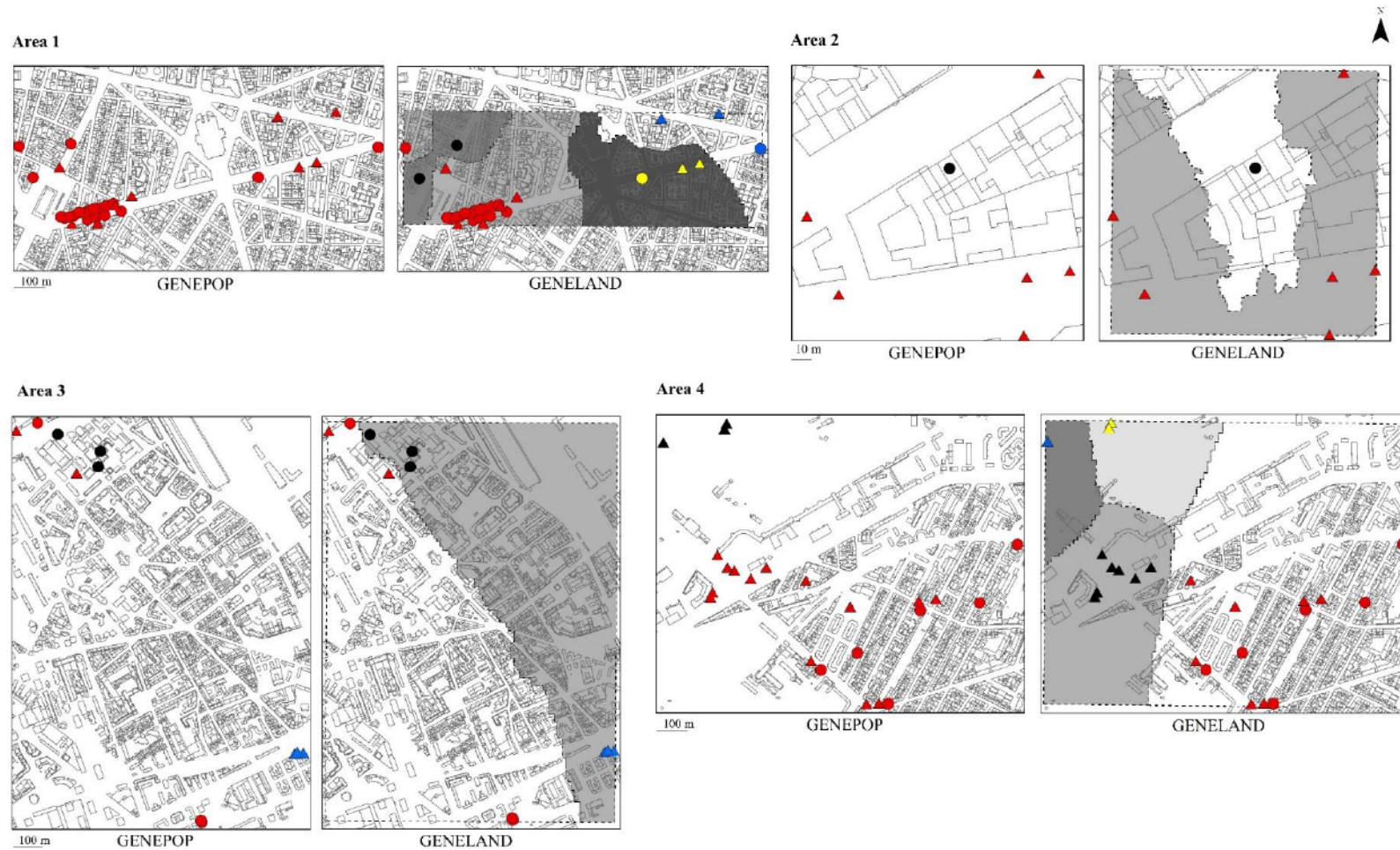


Fig. 2 Maps showing the delineation of *R. flavipes* colonies in four areas of Paris, France. The map was created using ArcMap (ArcGIS v. 10.3.1). Two approaches were used: the GENEPOP approach (A; on the left) uses classical statistical methods and the GENELAND approach (B; on the right) uses Bayesian methods. The circles indicate 2001 sampling points, and the triangles indicate 2016 sampling points. The different background colors (white, gray, light gray, and dark gray) indicate the different clusters identified using the GENELAND approach. The different colors of the symbols (red, blue, yellow, and black) indicate sampling points that were not genetically differentiated.

Results

Colony delineation

In area 1, GENEPOP grouped the 20 sampling points for 2001 into a single colony (Fig. 2, Area 1-A, red circles; G-test: all $p > \alpha' = 0.0003$); the 9 sampling points for 2016 were grouped in another one colony (red triangles; G-test: all $p > \alpha' = 0.0006$). The lack of genotypic differentiation between these two colonies (Fig. 2, Area 1-A; G-test: all $p > \alpha' = 0.0028$) was consistent with a lack of IBD within area 1 (Mantel test: $p = 0.053$). In contrast, the GENELAND analysis, which took into account spatial structure, estimated that there were four clusters (Fig. 2, Area 1-B; F_{ST} estimates: white *versus* gray cluster = 0.013, $p > 0.008$ NS at a pre-correction threshold level of 5% ; white *versus* light gray cluster = 0.032, $p < 0.008$; white *versus* dark gray cluster = 0.113, $p < 0.008$; gray *versus* light gray cluster = 0.011, $p < 0.008$; gray *versus* dark gray cluster = 0.071, $p < 0.008$; light gray *versus* dark gray cluster = 0.053, $p < 0.008$). Within each cluster, there was no genotypic differentiation between sampling points (Fig. 2, Area 1-B; gray cluster [n=3], all $p > \alpha' = 0.0019$, yellow symbols ; dark gray cluster [n=2], all $p > \alpha' = 0.0028$, black circles; light gray cluster [n=21], all $p > \alpha' = 0.0003$, red symbols; white cluster [n=3], all $p > \alpha' = 0.0019$, blue symbols). In area 1, three clusters comprised colonies from both 2001 and 2016, while one was made up of just one colony from 2001 (Table 1 and Fig. 2, Area 1-B, black circles). In area 2, results from GENEPOP, considered the unique sampling point for 2001 as only one colony (Fig. 2; black circle). Concomitantly, analysis grouped all six sampling points for 2016 into one colony as well (Fig. 2, Area 2-A; G-test: $p > \alpha' = 0.0009$, red triangles). Whereas, there was a significant genotypic differentiation between the 2001 and 2016 colonies (Fig. 2, Area 2-A; G-test: $p < \alpha' = 0.0028$), no IBD was detected ($p = 0.576$). In the other hand, the GENELAND analysis supported these results as it identified two clusters (Fig. 2, Area 2-B; F_{ST} estimate: white *versus* gray cluster = 0.249, $p < 0.05$). Within the gray cluster, there was no genotypic differentiation between sampling points (Fig. 2, Area 2-B; n=6, all $p > \alpha' = 0.0019$, red triangles). Furthermore, GENELAND determined that each colony was associated with a sampling period (Table 1). The 2016 colony differed significantly from the 2001 colony. In area 3, GENEPOP separated the six sampling points for 2001 into two different colonies (Fig. 2, Area 3-A; G-test: $p > \alpha' = 0.0009$, red circles and black circles); the five sampling points for 2016 also formed two distinct colonies (Fig. 2, Area 3-A; G-test: $p > \alpha' = 0.0011$, red triangles and blue triangles). In this area, there was significant genotypic differentiation

between the 2001 and 2016 colonies that had haplotype A (G-test: $p < \alpha' = 0.0014$, black circles and blue triangles, Fig. 2), but there was no differentiation between the 2001 and 2016 colonies that had haplotype D (Fig. 2, Area 3-A; G-test: $p > \alpha' = 0.0014$, red symbols). No IBD was detected in area 3 ($p = 0.760$). The GENELAND analysis inferred two clusters (Fig. 2, Area 3-B; F_{ST} estimate: white *versus* gray cluster = 0.356, $p < 0.05$). There was significant genotypic differentiation between sampling points in the first but not in the second cluster which contained the five sampling points displaying the D haplotype (Fig. 2, Area 3-B; gray cluster [n=6], $p < \alpha' = 0.0009$, black circles [n=3] and blue triangles [n=3]; white cluster [n=5], $p > \alpha' = 0.0011$, red symbols). Combining the GENEPOP and GENELAND results, four colonies could be delineated in area 3 (Fig. 2, Area 3-B), two of which were sampled in 2001 *versus* in 2016 (Table 1). However, there was no differentiation between one 2001 colony and one 2016 colony found in the same local area. In area 4, GENEPOP grouped all 6 sampling points for 2001 in only one colony (Fig. 2, Area 4-A; G-test: all $p > \alpha' = 0.0009$, red circles) whereas all 17 sampling points for 2016 were grouped in two distinct colonies (G-test: all $p > \alpha' = 0.0003$, red triangles and black triangles, Fig. 2). There was genotypic differentiation between the 2001 colony and one of both 2016 colonies (Fig. 2; G-test: $p > \alpha' = 0.0014$, red symbols and black symbols). Significant IBD was observed in area 4 ($p = 0.012$). The GENELAND analysis estimated cluster number to be four (Fig. 2, Area 4-B; F_{ST} estimates: white *versus* gray cluster = 0.034, $p < 0.008$; white *versus* light gray cluster = 0.281, $p < 0.008$; white *versus* dark gray cluster = 0.167, $p < 0.008$; gray *versus* light gray = 0.159, $p < 0.008$; gray *versus* dark gray cluster = 0.046, $p < 0.008$; light gray *versus* dark gray cluster = 0.093, $p < 0.008$). There was no genotypic differentiation between sampling points within clusters, except in the case of the dark gray cluster (Fig. 2, Area 4-B; white cluster [n=13], all $p > \alpha' = 0.0004$, red symbols; gray cluster [n=7], all $p > \alpha' = 0.0008$, black triangles; light gray cluster [n=2], all $p > \alpha' = 0.0028$, yellow symbols). Combining the GENEPOP and GENELAND results, five colonies could be delineated: one from 2001 and four from 2016 (Table 1). The 2001 colony did not differ significantly from the 2016 colony found in the same local area. Ultimately, using both the GENELAND and GENEPOP analyses, we were able to identify 18 colonies (Table 1).

Table 1 Delineation of *R. flavipes* colonies found in four areas of Paris using GENEPOP and GENELAND. This table indicates the number of colonies identified using each approach for both sampling periods 2001 and 2016. The number of sampling points in each area is *n*, and the estimated number of clusters is *Nb clusters*. *Non-Diff* indicates the number of colonies that were not significantly differentiated based on the GENEPOP analysis and that were assigned to the same cluster in the GENELAND analysis; *Diff* indicates the number of colonies that, between 2001 and 2016, were significantly differentiated from each other in the GENEPOP analysis and not assigned to the same cluster in the GENELAND analysis.

	GENEPOP					GENELAND				
	<i>n</i>	<i>Nb col 2001</i>	<i>Nb col 2016</i>	<i>Non-Diff</i>	<i>Diff</i>	<i>Nb clusters</i>	<i>Nb col 2001</i>	<i>Nb col 2016</i>	<i>Non-Diff</i>	<i>Diff</i>
Area 1	29	1	1	1	0	4	4	3	3	1
Area 2	7	1	1	0	2	2	1	1	0	2
Area 3	11	2	2	1	2	2	2	2	1	2
Area 4	23	1	2	1	1	4	1	4	1	3
Total	70	5	6	3	5	12	8	10	5	8

Genetic diversity

All the microsatellite loci were polymorphic and the number of alleles (N_a) ranged from 2 to 12; observed heterozygosity (H_o) ranged from 0.305 to 0.616, and gene diversity (H_s) ranged from 0.339 to 0.633 (Table S2 and S4). Taking into account the colonies previously inferred, the allelic richness (R_s) in the 2001 was significantly higher than in 2016 (2.759 *versus* 2.562, $p = 0.045$). However, no significant differences were observed between sampling periods in the number of alleles (N_a ; $t = 0.447$, $DF = 15.56$, $p = 0.661$), observed heterozygosity (H_o , $p = 0.141$), or gene diversity (H_s , $p = 0.240$) (Table S2).

We identified two haplotypes at the mtDNA COII locus: haplotype A and haplotype D, which have been previously described (accession numbers JQ280540 and JQ280572, respectively) and which differ in six base pairs (Perdereau *et al.* 2013). Termites at five sampling points (7%; three in 2001 and two in 2016) in area 3 had haplotype D. In contrast, termites at the other 65 sampling points (93%) had haplotype A (Table 2).

Colony breeding structure

Colonies were assigned a code based on study area, cluster membership, and sampling period (Table 2). Half of the colonies deviated from Hardy-Weinberg equilibrium (i.e., nine colonies with $p < 0.05$), but no genotypic disequilibrium was observed at the microsatellite loci examined. Based on the genotype patterns, none of the colonies were classified as simple families. Indeed, all the colonies had more than four genotypes at least one locus, indicating that some or all of their workers were the offspring of neotenics (Ng_{max} ; Table 2). Eleven of the 18 colonies (61.1%) were extended families since they had no more than four alleles at any locus, and the remaining 7 (38.9%) were mixed families since they had more than four alleles at one or more loci (Table 2). The F -statistics and worker-relatedness coefficient for the colonies (Table 3) were consistent with those expected for theoretical populations composed of colonies having hundreds of neotenics (Thorne *et al.* 1999; Bulmer *et al.* 2001).

Table 2 Genetic data for *R. flavipes* colonies identified in four areas of Paris. Microsatellite analyses: colonies identified by the GENEPOP and GENELAND analyses were assigned a code based on study area, cluster membership, and sampling period (for example, A3C2 – 2016 was a colony in area 3 that was part of cluster 2 and that was present in 2016). For each colony, the following information is provided: the number of termite workers genotyped (*n*), the family structure, the mean number of alleles per locus (*Na*), the maximum number of alleles (*Max Na*) and genotypes (*Max Ng*) per locus, and the number of loci with more than four alleles (*N loci 4+*). The colony's haplotype at the mitochondrial COII locus (GenBank accession number provided; Perdureau *et al.* 2013a) is also indicated.

Colony	Microsatellite analyses					COII		
	<i>n</i>	Family Structure	<i>Na</i>	<i>Max Na</i>	<i>Max Ng</i>	<i>N loci 4+</i>	Haplotype	Accession no.
Area 1								
A1C1 – 2001	10	Extended	2.56	4	7	0	A	JQ280590
A1C1 - 2016	20	Extended	2.67	4	9	0	A	JQ280590
A1C2 - 2001	20	Mixed	3.56	6	8	2	A	JQ280590
A1C3 - 2001	160	Mixed	3.33	6	11	1	A	JQ280590
A1C3 - 2016	50	Mixed	3.00	5	9	1	A	JQ280590
A1C4 – 2001	10	Extended	2.44	4	6	0	A	JQ280590
A1C4 - 2016	20	Extended	2.78	4	7	0	A	JQ280590
Area 2								
A2C1 - 2016	60	Extended	2.56	4	9	0	A	JQ280590
A2C2 - 2001	10	Extended	2.89	4	6	0	A	JQ280590
Area 3								
A3C1 - 2001	30	Extended	2.89	4	9	0	A	JQ280590
A3C1 - 2016	30	Extended	2.78	4	7	0	A	JQ280590
A3C2 - 2001	30	Mixed	3.56	7	11	2	D	JQ280572
A3C2 - 2016	20	Extended	2.56	4	6	0	D	JQ280572
Area 4								
A4C1 - 2001	60	Mixed	3.11	7	15	1	A	JQ280590
A4C1 - 2016	70	Mixed	3.00	7	13	1	A	JQ280590
A4C2 - 2016	70	Mixed	3.33	5	10	2	A	JQ280590
A4C3 - 2016	20	Extended	2.67	4	7	0	A	JQ280590
A4C4 - 2016	10	Extended	2.67	4	6	0	A	JQ280590

Table 3 *F*-statistics and worker-relatedness coefficient (*r*) for colonies present in 2001 and 2016. The values provided are the means and standard errors. The variable *n* refers to the number of colonies identified.

	<i>F_{IT}</i>	<i>F_{CT}</i>	<i>F_{IC}</i>	<i>r</i>
2001 (<i>n</i> =8)	0.240 ± 0.028	0.196 ± 0.028	0.055 ± 0.036	0.316 ± 0.043
2016 (<i>n</i> =10)	0.243 ± 0.035	0.194 ± 0.019	0.061 ± 0.044	0.312 ± 0.029

Theoretical populations composed of colonies having hundreds of neotenics (Thorne et al. 1999 ; Bulmer et al. 2001).

In areas 2 and 3, both the GENEPOP and GENELAND analyses found significant genetic differences between 2001 and 2016 colonies sampled at the same locations (Fig. 2, Area 2-B and Area 3-B, gray cluster). In area 2, allelic richness (*Rs*) and gene diversity (*Hs*) were lower in the 2001 colony than in the 2016 colony (*Rs*: 2.076 versus 2.447, respectively, *p* = 0.028; *Hs*: 0.383 versus 0.535, respectively, *p* = 0.032), but there was no difference in allele number (*Na*; *t* = 0.781, *DF* = 15.56, *p* = 0.446) (Table S3). In area 3, in the gray cluster, there was no difference in allele number (*Na*; *t* = 0.267, *DF* = 15.818, *p* = 0.792), allelic richness (*Rs*, *p* = 0.378), or gene diversity (*Hs*, *p* = 0.310) (Table S3).

Discussion

For most studies examining spatial patterns in genetic structure, sampling procedure and sample size are very important because they can influence the results (Balkenhol and Fortin 2016). The cryptic lifestyle and complex structure of subterranean termite colonies make it difficult to study whole colonies. As a result, colony delineation remains a challenge. Moreover, in urban landscapes notably, termites can only be sampled from identified foraging areas and thus sampling procedures are not exhaustive (Vargo and Parman 2012). An additional difficulty is that the unique colony structure seen in invasive *R. flavipes* populations in France makes it hard to assess colony boundaries using standard population genetics approaches (Dronnet et al. 2005; Perdereau et al. 2010a; Perdereau et al. 2015). Consequently, in this study, we combined a classical population genetics approach (implemented into GENEPOP) with a spatial Bayesian approach (implemented into GENELAND) to infer structure of *R. flavipes* colonies occurring in our study areas. We were able to delineate 18 colonies across two sampling periods: 8 colonies in 2001 and 10 colonies in 2016 (Table 1).

Both methods generated different results for two areas. In area 1, the GENEPOP approach, which used microsatellite data alone, identified two colonies (one in 2001 and one in 2016)

that did not differ genetically (Fig. 2, Area 1-A). In contrast, GENELAND, using microsatellite, mitochondrial, and spatial data, identified four distinct colonies in 2001 and three distinct colonies in 2016 even though only haplotype A was present (Fig. 2, Area 1-B). In area 3, however, GENELAND did not pick up on differences between the 2001 colonies and 2016 ones occurring in the gray cluster (Fig. 2, Area 3-B), but GENEPOP did. Haplotype differences may have biased the GENELAND results: the gray cluster only contained sampling points characterized by haplotype A, while the white cluster only contained sampling points characterized by haplotype D (Fig. 2, Area 3-B). This difference in mitochondrial haplotypes may have dominated the cluster formation process and thus prevented the detection of more subtle patterns among sampling points within the gray cluster. Therefore, in areas 1 and 3, the extent of the study zone needs to be adjusted to account for the intrinsic dispersal abilities of this invasive termite. Our results highlighted the need to combine spatial information with genetic data when delineating subterranean termite colonies. While this method has been employed in a few studies (Holzer *et al.* 2009; Arango *et al.* 2015; Bankhead-Dronnet *et al.* 2015), its use should be greatly expanded if we wish to better understand the genetic structure and boundaries of *R. flavipes* and other termite colonies.

It was expected that the colonies identified would not differ over the time. Surprisingly, colonies had different “genetic identities” between 2001 and 2016. For example, within areas 2 and 3, colony delineations differed between 2001 and 2016, suggesting that new colonies were reintroduced after a control treatment eradicated established colonies. This phenomenon is common in the parts of *R. flavipes*’ native range where colony density is high—recolonization via natural dispersal may occur following successful colony eradication (Vargo 2003a; Parman and Vargo 2010; Vargo and Parman 2012). However, such recolonization events should be unlikely in our study areas because species dispersal dynamics are modified by the presence of urban infrastructure ; indeed, long-distance, human-mediated dispersal (i.e., between study areas) is major force (Dronnet *et al.* 2005; Perdereau *et al.* 2010a; Arango *et al.* 2015; Perdereau *et al.* 2015). It is therefore unlikely that a new colony was introduced by accident at the exact same location twice. In area 2, which has never been the target of pest control efforts, there were differences in allelic richness and gene diversity between 2001 and 2016. Genotypic frequencies could have shifted as a result of IBD combined with budding dispersal and inbreeding. In area 3, we observed a significant difference between the two colonies belonging to gray cluster over the time (Fig. 2). Since there were no significant differences in genetic diversity, clustering could have resulted from the haplotype difference

between the sampling points of area 3. Thus, the colony identified in 2016 within the gray cluster (Fig. 2, Area 3, blue triangles) was new and did not represent part of a nearby infestation (Fig. 2, Area 3, red circles). The six remaining colonies that genetically differed between 2001 and 2016 could have resulted from a failure to resample the exact same colony entities (i.e., Fig. 2, Area 1, gray cluster) and/or the sampling of new colonies in 2016 (i.e., Fig. 2, Area 4, differently shaded gray clusters).

In accordance with our expectations, five of the eight colonies identified in 2001 did not significantly differ genetically from the colonies identified in 2016 (Table 1). However, this finding does not mean that those colonies persisted over time; the low genetic diversity of this population increases the probability of seeing similar genetic patterns by chance alone. Furthermore, five new colonies were identified in a neighboring area in 2016 (e.g., A4C2, A4C3, and A4C4 in area 4; Fig. 2), and the GENETOP approach grouped the sampling points with the five undifferentiated colonies (e.g., areas 1 and 4; Fig. 2), suggesting that the old and new colonies may be derived from a prior infestation. Indeed, the abundance of neotemics suggests budding dispersal helped enlarge the colony and its foraging territories (Dronnet *et al.* 2005; Perdereau *et al.* 2015). However, because overall allelic richness was low in both 2001 and 2016, we cannot exclude the possibility that a new colony arrived from another part of Paris. Indeed, long-distance, human-mediated dispersal makes it more complicated to differentiate among sampling points if there are already no significant differences in allelic richness and gene diversity. Currently, just 2 distinct haplotypes have been highlighted in Paris, out of the 11 identified in France thus far (Perdereau *et al.* 2013a). Two scenarios may explain this observation: 1) few introductions occurred in Paris that were followed by a wave of secondary introductions, which dispersed propagules throughout the city or 2) several introductions occurred in Paris, but they came from the same population in France. These dispersal dynamics contrast greatly with those observed in forest habitat in the species' native range, where colonies are large, open, and expansive, contain numerous neotemics, and essentially form a continuous network of nests (Dronnet *et al.* 2005; Perdereau *et al.* 2010a; Perdereau *et al.* 2015).

Given these traits and the GENELAND results, there is a clear need to refine the term "colony" for this species. In the subterranean termites, sampling points are considered to represent the same "colony" when the termites present do not display genetic differentiation (Dronnet *et al.* 2005; Aluko and Husseneder 2007; Husseneder *et al.* 2007; Perdereau *et al.* 2010a; Vargo and Parman 2012; Vargo *et al.* 2013; Perdereau *et al.* 2015). As seen in Dronnet

et al. 2005, some sampling points can be grouped even though they are not physically connected. We observed this same phenomenon in area 3, sampling points were grouped together (Fig. 2, white cluster) although they seemed geographically distant (separated by 1,492.78 m) but connected by foraging tunnels, especially in the complex urban environment. This particular structure has been seen in what are called “supercolonies” (unicolonial entities), notably in the termite species *R. urbis* in the city of Domène (Leniaud *et al.* 2009). However, the term supercolony does not seem appropriate to apply here since the definition is based on the presence of an IBD pattern suggestive of a network of reproductive centers and thus several budding nests. The term “colonial entity” may more accurately describe *R. flavipes*’ colony structure in its introduced range, by referring to the genetic structure associated with the termite’s spatially structured infestation.

Reticulitermes flavipes colony breeding structure varies in its native range, and the number of reproductives per colony can range from 10 to 100 (Perdereau *et al.* 2015). As observed in previous studies of *R. flavipes* in its introduced range, we found no simple-family colonies (Dronnet *et al.* 2005; Dronnet *et al.* 2006; Perdereau *et al.* 2010a; Perdereau *et al.* 2015). Two of the four colonies primarily identified as non-differentiated colonial entities were extended-family and the two others were identified as mixed-family in the 2001 samples and all colonial entities remained extended and mixed-family in the 2016 samples (i.e. A1C3 – 2001 and A1C – 2016 Table 2). One of the colonies in area 3 that seemingly persisted over time (A3C2, Table 2 and Fig. 2) appeared to shift in structure, going from a mixed-family in 2001 to an extended family in 2016. It is important to point out that mixed-family colonies are distinguished from extended-family colonies based on allele number. Since the number of alleles per locus in *R. flavipes* populations is low (this study; Dronnet *et al.* 2005; Dronnet *et al.* 2006; Perdereau *et al.* 2010a; Perdereau *et al.* 2015), our ability to differentiate between mixed-family colonies and extended-family colonies is limited, and we cannot completely exclude the possibility that some colonies actually had a mixed-family structure. Indeed, Perdereau *et al.* (2010a) suggested that, in French subterranean termite populations, the proportion of mixed-family colonies, and thus colony fusion events, is largely underestimated because of their low genetic diversity. In this study, there were high percentages of mixed- and extended-family colonies (38.9% and 61.1%, respectively) and inferred a large number of neotenics (>100), which suggest colonies make an extensive network of connected, related nests. This finding helps confirm that, in the termite’s introduced range, these particular

breeding systems dominate in urban habitat and natural habitat alike (Dronnet *et al.* 2005; Perdereau *et al.* 2010a; Perdereau *et al.* 2015).

Similar characteristics have been seen in the *R. flavipes* population of New Orleans, Louisiana, which is assumed to be the source population. They may reflect an adaptation to anthropogenic environments, providing subterranean termites with a new means of spreading within urban habitats (Perdereau *et al.* 2015). They also have important implications for control efforts. If cities are infested by large, extended colonies, the current practice of treating small areas will be insufficient. Indeed, a colony may persist thanks to its multiple, neighboring nests and can then recolonize the treated area by budding. The factors driving the high degree of neotenic differentiation are still unknown; however, it could be favored by colony disturbance, which could isolate small groups of termites and facilitate long-distance dispersal. Although previous studies in Paris aimed to develop reliable eradication techniques (Lohou *et al.* 1997), their efforts have clearly been unsuccessful because we discovered that genetically undifferentiated colonies persisted over fifteen years in certain parts of the city. This finding underscores the need to come up with innovative pest control strategies and/or products that account for the biology of this invasive species. Because of the unpredictability of anthropogenic activity, it is hard to anticipate the outcomes of invasions in urban areas. Steps are being made in the right direction. Recently, a mathematical model was developed that simulates the spread of an invasive termite in an urban environment (Tonini *et al.* 2013). The study focused on *Nasutitermes corniger*, an arboreal termite species that is invasive in North America. The authors proposed that the model could be extended to any invasive termite species with the important caveat that parameters would need to be adjusted to reflect species biology. The results of this study have served to clarify colony dynamics in urban habitats for an invasive population of *R. flavipes*. They could therefore help parameterize a version of the Tonini *et al.* (2013) model for use with this species. However, we should first study the environmental variables that could explain the termite's distribution and favor its spread.

Compliance with ethical standards

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

References

- Aluko GA, Husseneder C (2007) Colony dynamics of the formosan subterranean termite in a frequently disturbed urban landscape. *J Econ Entomol* 100:1037–1046.

- Arango RA, Marschalek DA, Green III F, et al (2015) Genetic analysis of termite colonies in Wisconsin. *Environ Entomol* 1–8.
- Balkenhol N, Fortin M-J (2016) Basics of study design: sampling landscape heterogeneity and genetic variation for landscape genetic studies. In: Balkenhol N, Cushman SA, Storfer AT, Waits LP (eds) *Landscape genetics: concepts, methods, applications*, John Wiley. Wiley-Blackwell, Chichester, pp 58–76.
- Bankhead-Dronnet S, Perdereau E, Kutnik M, et al (2015) Spatial structuring of the population genetics of a European subterranean termite species. *Ecol Evol* 1–13.
- Buchli HR (1958) L'origine des castes et les potentialités ontogéniques des termites européens du genre *Reticulitermes* (Holmgren). Masson.
- Bulmer MS, Adams ES, Traniello JFA (2001) Variation in colony structure in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. *Behav Ecol Sociobiol* 49:236–243.
- Caron R (2003) Arrêté relatif à la protection des acquéreurs et des propriétaires contre les termites et autres xylophages. Recueil des actes administratifs de la ville de Paris, Paris.
- Chouvenc T, Scheffrahn RH, Su N-Y (2016) Establishment and spread of two invasive subterranean termite species (*Coptotermes formosanus* and *C. gestroi* ; Isoptera: Rhinotermitidae) in metropolitan Southeastern Florida (1990–2015). *Florida Entomol* 99:187–191.
- DeHeer CJ, Kutnik M, Vargo EL, Bagnères A-G (2005) The breeding system and population structure of the termite *Reticulitermes grassei* in Southwestern France. *Heredity* 95:408–15.
- DeHeer CJ, Vargo EL (2008) Strong mitochondrial DNA similarity but low relatedness at microsatellite loci among families within fused colonies of the termite *Reticulitermes flavipes*. *Insectes Soc* 55:190–199.
- DeHeer CJ, Vargo EL (2004) Colony genetic organization and colony fusion in the termite *Reticulitermes flavipes* as revealed by foraging patterns over time and space. *Mol Ecol* 13:431–441.
- Dronnet S, Bagnères A-G, Juba TR, Vargo EL (2004) Polymorphic microsatellite loci in the European subterranean termite, *Reticulitermes santonensis* (Feytaud). *Mol Ecol Notes* 4:127–129.
- Dronnet S, Chapuisat M, Vargo EL, et al (2005) Genetic analysis of the breeding system of an invasive subterranean termite, *Reticulitermes santonensis*, in urban and natural habitats. *Mol Ecol* 14:1311–20.
- Dronnet S, Lohou C, Christidès J-P, Bagnères A-G (2006) Cuticular hydrocarbon composition reflects genetic relationship among colonies of the introduced termite *Reticulitermes santonensis* (Feytaud). *J Chem Ecol* 32:1027–42.
- Dronnet S, Ohresser M, Vargo EL, et al (2002) Colony studies of the subterranean termite, *Reticulitermes santonensis* (Feytaud), in the city of Paris. In: Jones SC, Zhai J, Robinson WH (eds) *Proceedings of the 4th International Conference on Urban Pests*. pp 295–302.
- Evans T A, Forschler BT, Grace JK (2013) Biology of invasive termites: a worldwide review. *Annu Rev Entomol* 58:455–74.
- Frantz AC, Cellina S, Krier A, et al (2009) Using spatial Bayesian methods to determine the genetic structure of a continuously distributed population : clusters or isolation by distance ? *J Appl Ecol* 46:493–505.
- Goudet J (2001) FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. (version 2.9.3). Available from <https://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>.
- Guillot G, Estoup A, Mortier F, Cosson JF (2005a) A spatial statistical model for landscape genetics. *Genetics* 170:1261–1280.
- Guillot G, Lebois R, Coulon A, Frantz A (2009) Statistical methods in spatial genetics. *Mol Ecol* 18:4734–4756.
- Guillot G, Mortier F, Estoup A (2005b) GENELAND: A computer package for landscape genetics. *Mol Ecol Notes* 5:712–715.
- Guillot G, Renaud S, Ledevin R, et al (2012) A unifying model for the analysis of phenotypic, genetic, and geographic data. *Syst Biol* 61:897–911.
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. I. *J Theor Biol* 7:1–16.
- Holzer B, Keller L, Chapuisat M (2009) Genetic clusters and sex-biased gene flow in a unicolonial *Formica* ant. *BMC Evol Biol* 9:6–69.

- Husseneder C, Messenger MT, Su N, et al (2005) Colony social organization and population genetic structure of an introduced population of Formosan subterranean termite from New Orleans, Louisiana. *J Econ Entomol* 98:1421–1434.
- Husseneder C, Powell JE, Grace JK, et al (2008) Worker size in the Formosan subterranean termite in relation to colony breeding structure as inferred from molecular markers. *Environ Entomol* 37:400–8.
- Husseneder C, Simms DM, Delatte JR, et al (2012) Genetic diversity and colony breeding structure in native and introduced ranges of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus*. *Biol Invasions* 14:419–437.
- Husseneder C, Simms DM, Riegel C (2007) Evaluation of treatment success and patterns of reinfestation of the Formosan subterranean termite (Isoptera : Rhinotermitidae). *J Econ Entomol* 100:1370–1380.
- Leniaud L, Pichon A, Uva P, Bagnères A-G (2009) Unicoloniality in *Reticulitermes urbis*: a novel feature in a potentially invasive termite species. *Bull Entomol Res* 99:1–10.
- Lohou C, Burban G, Clément J-L, et al (1997) Protection des arbres d'alignement contre les Termites souterrains: L'expérience menée à Paris. *Phytoma* 492:42–44.
- Majid AHA, Ahmad AH (2015) Define colony number of subterranean termites *Coptotermes gestroi* (Isoptera : Rhinotermitidae) in selected infested structures. *Sains Malaysiana* 44:211–216.
- Mantel N (1967) The detection of disease clustering and generalized regression approach. *Cancer Res* 27:209–220.
- Miura T, Roisin Y, Matsumoto T (2000) Molecular phylogeny and biogeography of the nasute termite genus *Nasutitermes* (Isoptera : Termitidae) in the Pacific tropics. *Mol Phylogenet Evol* 17:1–10.
- Nei M (1972) Genetic distance between populations. *Am Nat* 106:283–292.
- Nei M (1987) Molecular evolutionary genetics. Columbia university press., New York.
- Nobre T, Nunes L, Bignell DE (2008) Colony interactions in *Reticulitermes grassei* population assessed by molecular genetic methods. *Insectes Soc* 55:66–73.
- Parman V, Vargo EL (2010) Colony-level effects of imidacloprid in subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *J Econ Entomol* 103:791–798.
- Paulmier I, Vauchot B, Pruvost A., et al (1997) Evaluation of two populations of *Reticulitermes santonensis* De Feytaud (Isoptera) by triple mark-recapture procedure. In: 28th Annual Meeting of the International group of Wood Preservation. Whistler, pp 25–30.
- Perdereau E, Bagnères A-G, Bankhead-Dronnet S, et al (2013a) Global genetic analysis reveals the putative native source of the invasive termite, *Reticulitermes flavipes*, in France. *Mol Ecol* 22:1105–1119.
- Perdereau E, Bagnères A-G, Dupont S, Dedeine F (2010a) High occurrence of colony fusion in a European population of the American termite *Reticulitermes flavipes*. *Insectes Soc* 57:393–402.
- Perdereau E, Bagnères A-G, Vargo EL, et al (2015) Relationship between invasion success and colony breeding structure in a subterranean termite. *Mol Ecol* 24:2125–2142.
- Perdereau E, Velona A, Dupont S, et al (2013b) Colony breeding structure of the invasive termite *Reticulitermes urbis* (Isoptera : Rhinotermitidae). *J Econ Entomol* 106:2216–2224.
- Queller DC, Goodnight KF (1989) Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* 43:258–275.
- Raymond M, Rousset F (1995) GENEPOP (Version 1.2): Population genetics software for exact tests and Ecumenicism. *J Hered* 86:248–249.
- Rust MK, Su N (2012) Managing social insects of urban importance. *Annu Rev Entomol* 57:355–375.
- Simon C, Frati F, Beckenbach A, et al (1994) Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Ann Entomol Soc Am* 87:651–701.
- Su N-Y, Scheffrahn RH (1990) Economically important termites in the United States and their control. *Sociobiology* 17:77–94.
- Thorne BL, Traniello JFA, Adams ES, Bulmer M (1999) Reproductive dynamics and colony structure of subterranean termites of the genus *Reticulitermes* (Isoptera Rhinotermitidae): a review of the evidence

- from behavioral, ecological, and genetic studies. *Ethology, Ecol Evol* 11:149–169.
- Tonini F, Hochmair HH, Scheffrahn RH (2013) Simulating the spread of an invasive termite in an urban environment using a stochastic individual-based model. *Environ Entomol* 42:412–423.
- Vargo EL (2000) Polymorphism at trinucleotide microsatellite loci in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. *Mol Ecol* 9:817–820.
- Vargo EL (2003b) Genetic structure of *Reticulitermes flavipes* and *R. virginicus* (Isoptera : Rhinotermitidae) colonies in an urban habitat and tracking of colonies following treatment with hexaflumuron bait. *Environ Entomol* 32:1271–1282.
- Vargo EL (2003a) Hierarchical analysis of colony and population genetic structure of the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes*, using two classes of molecular markers. *Evolution* 57:2805–2818.
- Vargo EL (2014) Molecular ecology meets urban entomology: how molecular biology is changing urban pest management. In: *Urban insect pests: sustainable management strategies*. pp 166–180.
- Vargo EL, Carlson JR (2006) Comparative study of breeding systems of sympatric subterranean termites (*Reticulitermes flavipes* and *R. hageni*) in central North Carolina using two classes of molecular genetic markers. *Environ Entomol* 35:173–187.
- Vargo EL, Husseneder C (2009) Biology of subterranean termites: insights from molecular studies of *Reticulitermes* and *Coptotermes*. *Annu Rev Entomol* 54:379–403.
- Vargo EL, Husseneder C, Grace JK (2003) Colony and population genetic structure of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus*, in Japan. *Mol Ecol* 12:2599–2608.
- Vargo EL, Juba TR, DeHeer CJ (2006) Relative abundance and comparative breeding structure of subterranean termite colonies (*Reticulitermes flavipes*, *Reticulitermes hageni*, *Reticulitermes virginicus*, and *Coptotermes formosanus*) in a South Carolina lowcountry site as revealed by molecular. *Ann Entomol Soc Am* 99:1101–1109.
- Vargo EL, Leniaud L, Swoboda LE, et al (2013) Clinal variation in colony breeding structure and level of inbreeding in the subterranean termites *Reticulitermes flavipes* and *R. grassei*. *Mol Ecol* 22:1447–62.
- Vargo EL, Parman V (2012) Effect of fipronil on subterranean termite colonies (Isoptera : Rhinotermitidae) in the field. *J Econ Entomol* 105:523–532.
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358–1370.

Table S1 Fifteen microsatellite loci (Vargo *et al.* 2000; Dronnet *et al.* 2004; DeHeer *et al.* 2005) for which optimal multiplex PCR procedures have been developed; they occur in three groups. The associated primers were labeled with one of four fluorescent dyes: 6-FAM, NED, VIC, or PET. In this study, only multiplex groups 1 and 2 were used.

Loci	Dye	Primer Quantity (pmol)	Annealing Temperature (°C)	Multiplex group
<i>Rf11-1</i>	6-FAM	8	55	1
<i>Rf6-1</i>	VIC	6		
<i>RS1</i>	VIC	5		
<i>Rf21-1</i>	NED	4		
<i>RS43</i>	PET	4		
<i>Rf24-2</i>	6-FAM	6	55	2
<i>RS76</i>	VIC	2.5		
<i>Rf15-2</i>	NED	5		
<i>RS15</i>	NED	5		
<i>Rf1-3</i>	PET	14		
<i>RS78</i>	6-FAM	5	58	3
<i>RS85</i>	6-FAM	10		
<i>RS68</i>	VIC	5		
<i>RS10</i>	NED	2.5		
<i>Rf5-10</i>	PET	10		

Table S2 Genetic diversity of *R. flavipes* colonies in the four study areas for the two sampling periods. Seven hundred workers were genotyped at nine microsatellite loci. The number of alleles (Na), allelic richness (R_s), observed heterozygosity (Ho), and gene diversity (H_s) were calculated using FSTAT.

Locus	2001				2016			
	Na	R_s	Ho	H_s	Na	R_s	Ho	H_s
Rf11-1	3	2.766	0.457	0.521	3	2.628	0.466	0.496
Rf6-1	7	4.814	0.616	0.590	9	4.933	0.518	0.516
RS1	5	4.194	0.598	0.633	5	4.195	0.563	0.586
Rf21-1	12	4.802	0.451	0.611	8	4.102	0.306	0.545
RS43	3	2.028	0.382	0.352	2	2.000	0.313	0.360
Rs76	4	2.819	0.478	0.465	3	2.560	0.387	0.416
Rf15-2	4	2.815	0.440	0.460	3	2.459	0.437	0.404
Rs15	4	3.872	0.591	0.594	4	3.900	0.602	0.577
Rf1-3	4	2.569	0.366	0.387	4	2.376	0.305	0.339
Overall	5.111	2.759*	0.480	0.507	4.556	2.562*	0.445	0.474

The asterisks indicate significant differences between sampling periods.

Table S3 Comparison of genetic diversity in *R. flavipes* colonies found in two of the study areas. Workers were genotyped at nine microsatellite loci. In Area 2, cluster 1 and cluster 2 are the white and gray clusters, respectively (Fig. 2). In Area 3, cluster 1 is the gray cluster (Fig. 2). The variable n refers to number of sampling points grouped into each colony; the number of alleles (*Na*), allelic richness (*Rs*), and gene diversity (*Hs*) were calculated using FSTAT. To determine whether colonies had reinfested the same area, randomization tests were run in FSTAT (1,000 permutations, two-tailed tests).

Locus	Area 2						Area 3					
	Cluster 1 - 2001 (n=1)			Cluster 2 - 2016 (n=6)			Cluster 1 - 2001 (n=3)			Cluster 1 - 2016 (n=3)		
	<i>Na</i>	<i>Rs</i>	<i>Hs</i>	<i>Na</i>	<i>Rs</i>	<i>Hs</i>	<i>Na</i>	<i>Rs</i>	<i>Hs</i>	<i>Na</i>	<i>Rs</i>	<i>Hs</i>
Rf11-1	3	3	0.550	2	2	0.487	3	3	0.557	3	3	0.506
Rf6-1	3	3	0.567	4	3.90	0.644	3	3	0.564	3	3	0.540
RS1	4	4	0.750	4	4	0.648	4	4	0.591	4	4	0.549
Rf21-1	4	4	0.600	3	2.90	0.400	4	4	0.684	3	3	0.520
RS43	2	2	0.344	2	2	0.280	2	2	0.440	2	2	0.506
Rs76	2	2	0.444	2	2	0.159	2	2	0.493	2	2	0.508
Rf15-2	2	2	0.500	2	2	0.227	2	2	0.506	2	2	0.493
Rs15	4	4	0.683	2	2	0.359	4	4	0.722	4	4	0.701
Rf1-3	2	2	0.478	2	2	0.293	2	2	0.478	2	2	0.209
Overall	2.889	2.076*	0.383*	2.556	2.447*	0.535*	2.889	2.677	0.541	2.778	2.573	0.501

Asterisks indicate significant differences between colonies within the same area.

Étude 2 : Distribution spatiale et génétique d'un termite américain à Paris.



Synthèse de l'article 2

Contexte et objectifs

La production de néoténiques et la propension des colonies à fusionner sont des traits qui favoriseraient l'invasion des termites, en particulier parce qu'ils permettent la dispersion via les activités humaines et augmentent le succès de fondation de nouvelles colonies (Perdereau *et al.* 2015). Il est intéressant de noter que les colonies de la population source louisianaise possèdent également ces traits suggérant une préadaptation pour envahir de nouveaux environnements. Dans son aire native, *R. flavipes* vit habituellement dans les forêts, mais il se retrouve très fréquemment dans les habitations en pan de bois. De plus, le système de reproduction complexe de ces termites semble leur conférer la capacité de coloniser les aires urbaines et la ville semble être un refuge idéal pour supporter les températures des mois les plus froids, en partie grâce aux effets d'îlot de chaleur urbain (Botch et Houseman 2016). En France, cette espèce est majoritairement retrouvée dans les villes et Paris ne fait pas exception.

L'objectif principal de cette étude est d'identifier les variables de l'environnement urbain qui favorisent ou qui restreignent l'installation et la propagation de *R. flavipes* à Paris. En raison de sa diversité d'habitat et de son haut niveau d'infestation, Paris représente un site d'étude idéal pour évaluer l'effet des variables environnementales sur la distribution et la structuration des populations de termites. Tout d'abord, en utilisant les enregistrements d'infestation collectés par la ville de Paris, **nous avons caractérisé la distribution de *R. flavipes* dans Paris et examiné les variables de l'environnement urbains qui pouvaient y être associées.** Ensuite, en utilisant les termites que nous avons collectés dans les zones infestées, **nous avons analysé la structure génétique de la population et les modes de reproduction des colonies.** Cette approche moléculaire nous a permis de délimiter spatialement les colonies et d'identifier les liens entre les infestations. Enfin, en utilisant une approche de génétique du paysage, **nous avons étudié la relation entre la structure génétique de la population et les variables environnementales expliquant la distribution des infestations.** Ceci nous a permis de mettre en évidence les voies de colonisation potentielles utilisées par les colonies pour s'étendre en ville.

Méthodes

Pour mener à bien cette étude, parmi les 2106 points d'indice relatifs à la présence de termites recensés par la Mairie de Paris depuis 2000, nous avons récolté 20 ouvriers vivants pour 66 points de collecte. Une fois leur ADN extrait, ils ont été génotypés sur les 9 marqueurs microsatellites décrits précédemment (Étude 1 p 83). Nous avons déterminé la structure génétique de la population parisienne et de ses colonies en utilisant une approche bayésienne implémentée sous GENELAND (Guillot *et al.* 2005a). Du fait de la similarité génétique entre les individus collectés sur un même site d'échantillonnage, nous avons réalisé 20 jeux de données indépendants pour l'analyse de structure génétique de la population. Dans chacun de ces jeux de données, un individu a été choisi aléatoirement pour chaque point parmi la totalité des 66 points de collecte, ceci afin d'estimer le nombre de clusters génétiques le plus vraisemblable (K) composant la population parisienne. Au sein de chacun des clusters identifiés, nous avons réalisé ensuite la même analyse, mais en utilisant cette fois l'ensemble des individus pour chaque point de collecte afin de définir les limites des colonies de chacun des groupes.

Pour identifier les variables de l'environnement pouvant expliquer la présence de termites, nous avons réalisé un échantillonnage aléatoire de 60 aires circulaires de 150 mètres de rayon, comprenant 30 aires où la présence de termites a été observée et 30 aires où la présence de termites n'a jamais été relevée auparavant (Article 2, Fig. 1). Dans chacune de ces aires, nous avons collecté les six variables suivantes : (1) la proportion de surface occupée par du bâti, (2) l'âge relatif moyen du bâti, (3) la densité d'arbres, (4) la proportion de surface occupée par un couvert végétal (canopée des arbres et buissons), (5) la proportion de surface occupée par un espace vert (parcs et jardins) et (6) la température relative au sol moyenne (hiver 2012). Nous avons ensuite comparé les valeurs de ces variables entre les aires infestées et les aires non infestées par les termites. Nous avons également testé la variable voie ferrée comme facteur d'introduction en milieu urbain. En effet, ce facteur avait déjà été identifié comme pouvant jouer un rôle dans la distribution de cette espèce en région Centre-Val de Loire (Andrieu *et al.* 2017). Pour cela, nous avons réalisé une analyse comparative en utilisant la loi rang-taille (ou la loi de Zipf, Pumain 2012) qui permet d'identifier le sous-échantillonnage à partir duquel la corrélation entre la distance à la voie ferrée des points infestés et le rang de cette distance est maximale, et ainsi identifier la proportion de la distribution des 2106 indices de présence de termites qui est corrélée à la présence de la voie ferrée.

Enfin, une fois les variables de l'environnement relatives à la présence de termites identifiées, nous avons étudié la relation entre ces variables et la structure génétique des infestations. Nous avons réalisé ceci à l'échelle de la ville et de 4 zones fortement infestées où l'échantillonnage était suffisamment dense pour identifier une réponse statistique pertinente. Pour chacune de ces zones, nous avons réalisé des cartes de coûts pour chacune des variables d'intérêts identifiées précédemment, ainsi que la variable route comme barrière à la dispersion. Un coût minimum a été attribué aux pixels de ces cartes qui correspondent aux items des variables favorables et un coût maximum pour les pixels restants. Une fois ces cartes réalisées, à l'aide de la fonction *landgenereport* du package *GenPopReport* (Wasserman *et al.* 2010), nous avons testé si la structure génétique des infestations pouvait être expliquée par la structure du paysage propre aux 4 zones d'étude. Le cas échéant, si la corrélation entre la voie ferrée et la distribution des infestations se révélait être significative, nous avons alors testé, en suivant la même méthode, l'effet de cette variable sur la structure globale de la population parisienne.

Résultats / Discussion

À l'aide des 2106 indices relatifs à la présence de termites, nous avons pu identifier, via une analyse du plus proche voisin (Ebdon 1985), que la distribution des infestations de termites était agrégée, traduisant une autocorrélation spatiale des infestations. Les analyses de structure génétique ont révélé qu'il existait 4 populations de termites dans Paris (Article 2, Fig. 2) au sein desquelles on a pu délimiter 28 colonies distinctes (Tables 2). Ces colonies possèdent toutes un très grand nombre de reproducteurs néoténiques, dont certains (103 individus) ont pu être identifiés dans un parc du XVII^{ème} arrondissement (Figure 17). De ces 28 colonies, 75% ont été identifiées comme des familles étendues et 25% comme des familles mixtes ce qui conforte les résultats obtenus lors de l'étude précédente (Étude 1 p 83). Cette structure particulière et la présence de néoténiques expliquent probablement la distribution agrégée des infestations. La dispersion par bouturage traduit bien l'autocorrélation spatiale observée précédemment.



Figure 17 : Photographie d'une partie des 103 néoténiques brachyptères collectés dans une souche du parc E. Gouin dans le XVII^{ème} arrondissement de Paris et dont 10 d'entre eux étaient des mâles. Dans les **cercles rouge** un néoténique brachyptère et dans le **cercle bleu** un ouvrier.

Nos analyses ont révélé que les variables associées aux bâtis sont celles qui expliquent le mieux la présence de termites. En effet, la densité et les bâtis construits après 1968 semblent être des facteurs plus favorables à l'observation d'infestation de termites. Il semble surprenant que les bâtis plus récents soient plus touchés du fait qu'à partir de cette période, les constructeurs ont largement utilisé le béton et l'acier dans la construction. Cependant, ces bâtis ont été construits sur des sites probablement infestés auparavant et leur construction relativement récente aurait peut-être favorisée leur propagation. Bien que les variables environnementales puissent jouer un rôle dans la structuration génétique des infestations, comme observé dans l'aire 3, ce résultat n'est pas observé pour l'ensemble des aires d'étude. Cependant, les processus qui en découlent sont sous-jacents à une dispersion par bouturage et à la différenciation de reproducteurs néoténiques permettant ainsi la propagation des infestations d'un bâtiment à l'autre dans le paysage urbain. À l'échelle de la ville, la distribution des infestations semble être expliquée, pour 33% des infestations, par la proximité de la voie ferrée. Plusieurs fois, la relation à cette variable a été évoquée comme participant à

la dissémination des termites en France (Andrieu *et al.* 2017) mais c'est la première fois, grâce à nos analyses de génétique du paysage, que nous mettons en avant un effet de cette variable sur la structuration génétique des infestations en ville (Fig. 2).

Cette 2^{ème} étude a mis en avant deux facteurs majeurs pouvant expliquer la distribution et la propagation des infestations de *R. flavipes* à Paris : (1) la structure complexe des colonies observée, à savoir l'observation de familles étendues et mixtes possédant toutes un grand nombre de néoténiques, et (2) la combinaison spécifique des variables de l'environnement parisien. Plus spécifiquement, nous avons découvert le rôle important joué par la densité de surface de bâti et de son âge relatif ainsi que celui du réseau ferroviaire dans la structuration de la population de termites.

Article 2 : Spatial and genetic distribution of an American termite across the landscape of Paris

Soumis à *Urban Ecosystems*

Guillaume Baudouin¹, Nicolas Bech², Anne-Geneviève Bagnères^{1, 3} and Franck Dedeine^{1, 3, ✉}

^{1.} IRBI, UMR 7261 CNRS-Université François Rabelais. Avenue Monges, Parc Grandmont, 37200 Tours, France

^{2.} EBI, UMR 7267 CNRS-Université de Poitiers. Bât. B8-B35, 5 rue Albert Turpain, 86022 Poitiers, France

^{3.} These authors equally contribute to the study

✉ [Email](mailto:franck.dedeine@univ-tours.fr): franck.dedeine@univ-tours.fr (Tel: +33(0)2 47 36 71 23)

Abstract

Urbanization often negatively impacts biological diversity. Some organisms, however, have traits that are preadapted to urban environments and may thus thrive. *Reticulitermes flavipes* is one such organism. It is originally from the US that has been introduced into multiple countries. In France, *R. flavipes* causes major damage to buildings. Although Paris is one of the country's most infested cities, the factors determining *R. flavipes*' distribution and propagation are poorly understood. Using data on termite occurrence, termite genetics, and environmental variables, our study aims to identify factors that explain the distribution and spread of *R. flavipes* within Paris. First, we explored the association between several environmental variables and the termite's distribution pattern in Paris; since 2000, a total of 2,106 infestations have been recorded. Second, we inferred termite population and colony genetic structure at 66 sample locations using 9 microsatellite loci. Third, we used least-cost models and partial Mantel tests to study the effects of environmental variables on the termite's population genetic structure.

Our analyses revealed that buildings-related variables were significantly associated with termite infestations and could thus help explain the termite's spatial distribution pattern. Furthermore, railway networks also explain termite propagation and genetic patterns. Additionally, we found that the termite's spread is likely driven by budding dispersal, which may be constrained by buildings and roads. Even if budding dispersal could facilitate *R. flavipes*' spread in urban areas, it cannot explain the termite's distribution in Paris all on its own. Indeed, termite propagation seems to be significantly driven by anthropogenic activities.

Keywords: urban pest, landscape genetics, human-mediated dispersal.

Introduction

Urban environments are mosaics of interconnected contrasting habitats, which include buildings, parks, and paved surfaces. Abiotic conditions are considerably altered with respect to natural areas and are affected by anthropogenic activities. These effects are especially dramatic in large cities: the climate is warmer and drier, nutrient levels are higher, wind patterns are changed, and impervious surfaces are highly prevalent (Sukopp 2008). Most animal and plant species struggle in such urban environments and thus respond negatively to urbanization (McKinney 2008). Others, however, display phenotypic plasticity and/or pre-adapted traits, which allow them to thrive in disturbed and anthropogenic environments (McKinney 2006; McDonnell and Hahs 2015). Consequently, invasive species are particularly apt at establishing themselves and spreading within urban areas (Vitousek *et al.* 1997), and humans have introduced a very large number of species in highly anthropized environments such as cities (Williams *et al.* 2015).

Social insects, some of the world's most successful invaders, are among those whose introduction and spread has been favored by conditions in large cities (Ascune *et al.* 2001). Furthermore, their success has been largely attributed to their complex and flexible social organization, which may reduce the costs of dispersal and could increase the probability of foundation success in new areas (Moller 1996; Holway *et al.* 2002; Korb and Hartfelder 2008; Rust and Su 2012; Hanna *et al.* 2013). In temperate habitats, subterranean termites of the genera *Coptotermes* and *Reticulitermes* (Rhinotermitidae) are extremely common and frequently infest anthropogenic structures (Su and Scheffrahn 1990; Evans *et al.* 2013; Buczkowski and Bertelsmeier 2017). Many studies have examined these termites' spatial foraging dynamics and colony breeding patterns, yielding fundamental knowledge on social organization systems and means of improving control strategies (Vargo *et al.* 2003; Vargo 2003a; DeHeer *et al.* 2005; Husseneder *et al.* 2005; Vargo and Carlson 2006; Aluko and Husseneder 2007; Husseneder *et al.* 2008; Nobre *et al.* 2008; Husseneder *et al.* 2012). The results have revealed the existence of significant intra- and interspecific variation in social organization, breeding systems, and dispersal modes, which are factors that underlie the complexity of colony make-up.

To briefly summarize colony structure, subterranean termite colonies comprise several reproductive and non-reproductive castes; they can also display varying structure. New colonies are typically founded by a pair of primary reproductives (i.e., winged adults) that have mated during a swarming event. When a colony consists of just the royal couple and

their sterile offspring, it is called a simple family. Over time, after the death of one or both primary reproductives, secondary reproductives develop; they are called neotenics (non-winged reproductives) and interbreed among themselves (Buchli 1958). When a colony is headed by primary reproductives and neotenics or just neotenics alone, it is called an extended family (Thorne *et al.* 1999). Once colonies have become extended families, they can employ an alternative method of colony foundation: budding. Budding dispersal occurs when a group splits off from the main colony and establishes an independent daughter colony, thanks to the presence of neotenics. In some cases, mature colonies fuse into a single social unit, which is called a mixed family (DeHeer and Vargo 2004; Perdereau *et al.* 2010a).

The subterranean termite *Reticulitermes flavipes* Kollar is a major urban pest in both its native range and its introduced range (Evans *et al.* 2013). In the United States, its place of origin, it can be found from Texas to Iowa to Massachusetts (Vargo and Husseneder 2009; Perdereau *et al.* 2013a). It has been unintentionally introduced into other countries in the Americas (i.e., Chile and Canada) and in Europe (i.e., France, Germany, and Italy). A recent study contributed to our understanding of *R. flavipes*' origins by revealing that French populations of the termite (formerly known as *R. santonensis*) most likely came from Louisiana (Perdereau *et al.* 2013a). In most native populations, the majority of colonies are simple families and do not contain neotenics; in contrast, in invasive populations in France and Chile, colonies are either extended or mixed families and systematically contain dozens to hundreds of neotenics (Dronnet *et al.* 2005; Perdereau *et al.* 2010a, 2015). The production of neotenics and the propensity of colonies to fuse are both traits that are thought to enhance termite invasiveness, particularly because they may favor human-mediated dispersal and increase colony foundation (Perdereau *et al.* 2015). Interestingly, colonies in the presumed source population display the same breeding structure as do colonies in introduced populations in France and Chile, suggesting termites in the source population were pre-adapted to become successful invaders.

In its native range, *R. flavipes* usually lives in forests but is also encountered in anthropogenic structures that have wooden frames. Additionally, the termite's complex breeding system seems to enhance its ability to colonize urban areas, because the higher temperatures experienced in cities favor *R. flavipes* colony persistence during the colder months of the year (Botch and Houseman 2016). In France, *R. flavipes* has mostly been found in anthropogenic structures, although it also occurs in certain pine forests along the Atlantic coast, which is where it is thought to have been introduced (as a result of lumber shipments

between North America and Europe; Bagnères *et al.* 1990; Clément *et al.* 2001; Perdereau *et al.* 2013a). From the Saintonge region (i.e., near La Rochelle), its distribution extends southwards to Bordeaux and Marseille as well as northwards to Rouen. Paris has not been spared from *R. flavipes*' invasion and is one of the most infested cities in France and Europe.

The main objective of our study was to identify the environmental variables that favor or constrain the occurrence and spread of the termite species *R. flavipes* in the city of Paris. To this end, we analyzed urban environmental variables that could help explain the spatial distribution of the genetic clusters that characterize the termite population. Because of its habitat diversity and high infestation level, Paris represents an ideal study location for evaluating the impact of urban environments on termite populations. Moreover, local authorities have been monitoring termite infestations since 2000 and have thus identified infested areas. First, using these infestation records, we mapped out *R. flavipes*' distribution in Paris and examined its association with several environmental variables. Second, using termites we collected, we analyzed microsatellite markers to assess population genetic structure and colony breeding patterns. This molecular approach allowed us to spatially delineate colonies and to infer links between infestation events. Finally, using a landscape-level approach, we looked at the relationship between population genetic structure and the environmental variables found to be significant in the previous analysis, allowing us to highlight potential colonization routes utilized by colonies. This study contributes to our understanding of how colonies spread into new areas.

Methods

Sampling

Since 2000, a total of 2,106 termite infestations have been recorded in Paris. These data come from declarations made by private citizens, previous research projects (Dronnet *et al.* 2004; Dronnet *et al.* 2005; Dronnet *et al.* 2006), and monitoring efforts by the municipal government. Observations coming from private citizens were mapped using both the street address of the infested property and the address' spatial index position, which was supplied by the public agency APUR (Atelier Parisien d'URbanisme). Observations coming from research projects and municipal investigations had been localized using a GPS unit. We compiled all the observations in a geographical information system (GIS) shapefile; a coordinate system using a Lambert conformal conic projection (i.e., Lambert 93) (Fig. 1). Among the 2,106 recorded infestations, at 66 locations recorded between 2014 and 2016, we collected 10–20

foraging termite workers from buildings or trees (e.g., from mud tubes or wood fragments) and placed them in pure ethanol until their DNA could be extracted. Of these sampling points (Fig. 2), 33 were described in Baudouin et al. (2017).

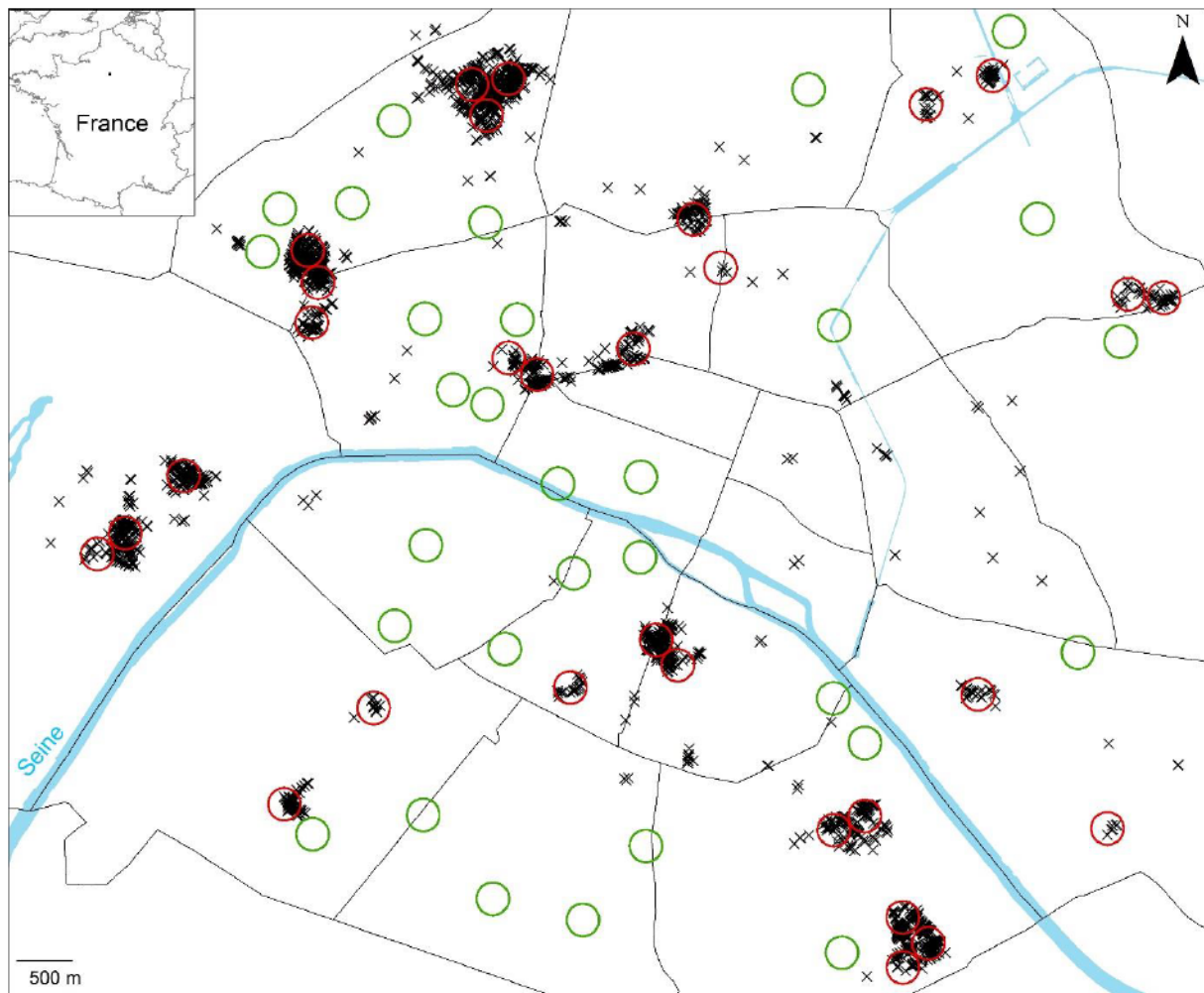


Fig. 1 Sample locations of *Reticulitermes flavipes* in Paris, showing infestation observations and plots of recorded environmental variables. Black crosses are observation measures of termite infestations. Circles are environmental variables collecting areas, red and empty ones are randomly areas taken in termite infestation areas, green and hatched ones are randomly areas taken in termite-free areas. Blue features are water body. This figure was created with ArcGIS [v. 10.3.1] (ESRI Inc.).

Genetic data

DNA was extracted from whole termites using the Wizard® Genomic Purification Kit (Promega) in accordance with the manufacturer's instructions. The samples were genotyped using nine multiplexed microsatellite loci (*Rf1-3*, *Rf6-1*, *Rf11-1*, *Rf15-2*, *RS15*, *Rf21-1*, *RS76*, *RS43*, and *RS1*) previously described by Baudouin *et al.* (2017). PCR amplifications were performed at Genoscreen (<http://www.genoscreen.fr>) (Lille, France). Genotyping of the microsatellite alleles was then performed using Geneious [v. 9.4] (Biomatters).

Infestation distribution pattern

We analyzed the basic spatial distribution of the infestations using ArcGIS [v. 10.3.1] (ESRI Inc.). We employed the *average nearest neighbor* tool (Ebdon 1985) to determine if infestations were randomly distributed, aggregated, or dispersed. This method computes the average distance between each infestation point and its nearest neighbor and then compares this distance with the expected average distance if the points were randomly distributed. The result is a nearest neighbor index, which is less than one if the distribution is aggregated or more than one if it is dispersed. Consequently, we were able to determine whether there was spatial autocorrelation in the infestation distribution pattern.

Urban environmental variables

Our first step was to identify urban environmental variables that could help explain the distribution of termite infestations. We started by randomly placing circular plots on the map of the study area; these plots had a 150-m radius, which corresponds to the mean dispersal distance of alates and neotenic (Suppo *et al.* in press; Su *et al.* 1993; Paulmier *et al.* 1997; Vargo and Carlson 2006; Perdereau *et al.* 2011). We then retained a set of 30 plots that contained infestation points (hereafter, infested plots) and a set of 30 plots that contained no infestation points (hereafter, uninfested plots) (Fig. 1). Using ArcGIS [v. 10.3.1] (ESRI Inc.), we extracted from each plot information on six urban environmental variables that could favor termite presence according to the literature. The first was the proportion of surface area covered by buildings (hereafter, building surface area; Andrieu *et al.* 2017; Ewart *et al.* 2017). The second was relative building age: we expected that older buildings, constructed with wooden beams, would provide more suitable habitat than newer buildings, constructed with metal girders. Buildings were assigned to one of eleven categorical values based on when they were built: (1) before 1800; (2) between 1801 and 1850; (3) between 1851 and 1914; (4) between 1915 and 1939; (5) between 1940 and 1967; (6) between 1968 and 1975; (7) between 1976 and 1981; (8) between 1982 and 1989; (9) between 1990 and 1999; (10) between 2000 and 2007; and (11) after 2008. The third was tree density because, even if termites generally do not attack living trees, they can consume their bark and roots. The fourth was the proportion of surface area under green cover (hereafter, vegetation cover), which was mostly provided by bushes and tree canopies. The fifth was the proportion of surface area covered by green spaces such as parks and gardens (hereafter, green surface area); flowerbeds covered by wood chips were included since they may serve as a point source for building infestations. The sixth was relative winter temperature, since temperatures during the colder parts of the

year may shape termite distributions (Vargo *et al.* 2013; Andrieu *et al.* 2017). Relative winter temperature values were characterized using a color-coded index (red, green, and blue) applied to a raster map of thermographic measurements taken in Paris in 2012; temperatures ranged from -5°C (index value of 53.67) to 9°C (index value of 121). All values for these variables came from raster maps and shapefiles (updated in 2015) provided by the APUR and the IGN (Institut National de l'Information Géographique et Forestière). We compared variable values for infested and uninfested plots using a Kruskal-Wallis test implemented in R with the *stats* package [v. 3.3.1] (Hollander and Wolfe 1973).

Our second step was to analyze an additional urban variable of potential importance: the railway network (APUR shapefile of existing, used, or unused rail lines; updated in 2015). While railways are not necessarily useful in explaining termite presence, they can help explain termite propagation (Andrieu *et al.* 2017; Suppo *et al.* in press). First, we calculated the distance between each observed infestation point and the nearest set of railway tracks. We then determined how well the resulting distribution of distances followed the rank-size rule, a form of Zipf's law (Pumain 2012) ; a good fit would be expected if railway tracks help explain the presence of infestations. Second, we generated 5 sets of 2,106 random points (corresponding to the number of observed termite infestations) that occurred within the study area using the *create random points* tool in ArcGIS [v. 10.3.1] (ESRI Inc.). Then, we compared the degree of fit of the observed distances versus the simulated distances using a linear model implemented with the *stats* package in R [v. 3.3.1] (Wilkinson and Rogers 1973; Chambers 1992). We wanted to identify the maximum distance at which the correlation between railway tracks and the presence of infestation was greatest and thus determine the subpattern explained by the railway network.

Population and colony genetic structures

To perform the analyses described below, we used a Bayesian clustering algorithm, GENELAND [v. 4.0.4.] (Guillot *et al.* 2005b). It allowed us to infer termite population genetic structure and to assign our sampling points to clusters based on multilocus genotype data and spatial coordinates. As termites occurring at a given location can be highly genetically similar, we randomly chose one individual per sampling point to use in these analyses to avoid potential problems arising from the non-independence of genotypes. The data for these individuals were combined to construct a data set. Each sampling point was resampled 20 times to generate 20 replicated data sets. We varied the number of clusters (K) from 1 to 30 across 10 independent runs to infer the most likely value of K for each data set. For the

Markov Chain Monte Carlo (MCMC) function, we used 1,000,000 iterations and a thinning interval of 100; we assumed correlated allele frequencies and activated the spatial model options. We used the default settings for the other parameters. For each set of 20 data sets, we estimated the value of K using the highest average posterior probability obtained over the 10 runs. Then, we estimated the number of clusters (i.e., subpopulations) within the population and used the results from the run with the highest average posterior probability to determine the posterior probability of subpopulation membership. Then, we determined the degree of genetic differentiation calculating F_{ST} values between all the pairs of inferred subpopulations (as per Weir and Cockerham 1984) using FSTAT [v. 2.9.3] (Goudet 2001; <http://www2.unil.ch/izea/software/fstat.html>). The significance level for the F_{ST} was defined using a nonparametric randomization test employing 1,000 permutations and the p value threshold was adjusted with the Bonferroni correction. We also estimated the number of colonies present in the study area by running analyses on each of the inferred subpopulations, using all the individuals obtained at each sampling point. We used the same parameters as previously. In certain cases, some sampling points were assigned to the same subcluster even though they were too geographically distant (>1 km away) to be part of the same colony (Baudouin *et al.* 2017); we thus treated them as distinct colonies.

Colony genetic diversity, and breeding structure

Within each colony, we tested for linkage disequilibrium using FSTAT [v. 2.9.3] (1000 permutations; Goudet 2001) and for deviation from Hardy-Weinberg equilibrium using GENELPOP on the Web (Raymond and Rousset 1995). First, the genetic diversity of the colonies we had identified was characterized using the number of alleles per locus (N_a), allelic richness (R_s), observed heterozygosity (H_o), and gene diversity (H_s) (Nei 1987), which were estimated using FSTAT [v. 2.9.3] (Goudet 2001). Second, we inferred colony breeding structure by comparing the observed frequencies of alleles and genotypes to the standard theoretical frequencies associated with the three family types (Vargo 2000; Bulmer *et al.* 2001; DeHeer and Vargo 2004; Vargo and Carlson 2006). Colonies were considered to be simple families when worker genotype patterns were consistent with those expected for the direct offspring of a single pair of reproductives. A G-test was used to determine whether the observed frequencies fit with the frequencies expected under Mendelian segregation of alleles from two parents ($p < 0.05$, with a combined Bonferroni correction applied across all loci). Colonies were considered to extended families when there were no more than four alleles at any locus and when worker genotype patterns were not consistent with those expected for the

direct offspring of a single pair of reproductives. Colonies were considered to be mixed families when more than four alleles were observed at one or more loci, a pattern that is consistent with offspring being produced by more than two unrelated reproductives. Third, we calculated colony-level *F-statistics* (Weir and Cockerham 1984) and the coefficient of relatedness (*r*) (Queller and Goodnight 1989) using FSTAT [v. 2.9.3] (Goudet 2001) to compare our results with those obtained using models simulating termite breeding structure (Thorne *et al.* 1999; Bulmer *et al.* 2001).

Effects of urban environmental variables on genetic structure

Using the results of the earlier analyses, we examined the relationship between environmental variables and termite population genetic structure. We also tested the ability of roads to act as barriers limiting gene flow between infestation points. We used data from four target areas in which sampling points were concentrated and for which infestations had long been identified. We employed a multi-model approach involving partial Mantel tests to analyze the relationships between genetic differentiation (the pairwise F_{ST} values) and two geographical distances: friction-map-based distances (i.e., least-cost path analysis) and Euclidian distances. First, in each of the four target areas, we created friction maps using ArcGIS [v. 10.3.1] (ESRI Inc.). On these maps, we attributed a low cost to the pixels with variable values that were favorable to termite presence, which allowed us to compute least-cost paths (LCPs) between sampling points (using the eight-neighbor rule; Devroye and Wagner 1982). For each area, we created a friction map focused on each of the urban environmental variables we had found to be significant in explaining termite distribution patterns. We attributed a cost of 10 out of 100 to each pixel associated with a significant variable value; if effects varied, a variable cost was attributed. The area-specific friction maps had the following resolutions: Area 1—2100 x 1101 p, Area 2—2439 x 2439 p, Area 3—2101 x 2101 p, and Area 4—1800 x 1200 p. On the maps focused on road networks (resolution: 298 x 250 p), road pixels were assigned the maximum cost of 100; non-road pixels were assigned a cost of 10.

To examine the relationships between the urban environmental variables and population genetic structure, we used partial Mantel tests to find the correlations between the pairwise F_{ST} matrix and each of the distance matrices (LCP and Euclidian) ; we employed the approach of Wasserman *et al.* (2010), which was carried out using the *landgenereport* function in the *GenPopReport* package [v. 3.0.0] in R (Gruber and Adamack 2015). Finally, at the city scale, we created a friction map of the railway network, which allowed us to construct LCP and Euclidian distance matrices to determine if the railway network helped explain termite

Table 1 Summary table of extracted variable comparisons between random plots with termite records and termite-free plots in Paris. Building surface % is the percentage of building surface within plots. Construction period of buildings is the Building age which was sorted out in 11 classes as follow = 1: before 1800; 2: 1801-1850; 3: 1851-1914; 4: 1915-1939; 5: 1940-1967; 6: 1968-1975; 7: 1976-1981; 8: 1982-1989; 9: 1990-1999; 10: 2000-2007; 11: after 2008. Tree density represents the number of trees per square kilometer within plots. Vegetation cover % is the percentage of tree canopy projected on surface within plots. Green park surface % is the percentage of park surface within plots. Temperature parameter is based on a scale representing color bands (Red, Green, Blue) code for temperature raster during winter in 2012, ranging from 53.67 (-5°C) to 121 (9°C). Values of each parameter to plot conditions (Mean $\pm$ SD) and range of value observed among plots.

Parameters	Plots with termite record (30)		Termite-free plots (30)		<i>P</i> value
	Mean $\pm$ SD	(min-max)	Mean $\pm$ SD	(min-max)	
Building surface %	43.99 $\pm$ 8.88	(22.13-57.83)	34.83 $\pm$ 13.96	(1.39-59.50)	<0.008
Construction period of buildings	6.33 $\pm$ 0.86	(4.00-7.89)	5.50 $\pm$ 1.44	(1.00-7.00)	<0.004
Tree density	14.26 $\pm$ 10.61	(0.99-50.83)	22.29 $\pm$ 18.91	(0.00-89.35)	NS
Vegetation cover %	11.35 $\pm$ 6.45	(1.92-31.43)	16.82 $\pm$ 12.02	(0.31-54.87)	NS
Green park surface %	1.33 $\pm$ 2.35	(0.00-7.67)	5.18 $\pm$ 11.26	(0.00-58.13)	NS
Temperature	108.0 $\pm$ 5.13	(95-114)	108.5 $\pm$ 4.47	(99-113)	NS

population genetics. A cost of 10 was attributed to railway pixels and a cost of 100 was attributed to non-railway pixels. The correlations between matrices were then determined as described above.

Results

Infestation distribution pattern

The value of the nearest neighbor index was 0.197. The corresponding Z-score was -70.496, which is highly significant ($p < 0.01$). The mean observed distance between infestations was 20.22 meters. Infestation points were clustered and thus spatially autocorrelated (Fig. 1).

Urban environmental variables

Building surface area and relative building age (Table 1) significantly explained the distribution of termite infestations in Paris. The railway network significantly explained termite propagation within Paris. Building surface area was significantly greater in infested plots than in uninfested plots (0.44 vs. 0.35, Kruskal-Wallis chi-squared = 7.24, $df = 1$, $p = 0.005$), suggesting buildings promote termite infestations. Mean relative building age was 6.33 (± 0.86) for infested plots, which indicated that such plots largely contained buildings built between 1968 and 1975. On uninfested plots, mean relative building age was 5.50 (± 1.44)—buildings constructed between 1940 and 1967 predominated (Kruskal-Wallis chi-squared = 4.35, $df = 1$, $p = 0.037$; Table 1). However, it is important to note that 86.26% of the buildings in Paris were built before 1967, and most were built between 1851 and 1914 (57,337 buildings) which strongly reinforced results obtained below. The other variables did not significantly differ between infested and uninfested plots (Kruskal-Wallis tests, $p > 0.05$; Table 1). The R^2 for the correlation between the rank-size rule and the distribution of observed distances was 0.89; the maximum R^2 value of 0.99 was achieved by a subsample of 697 infestations located less than 96.05 meters from railway tracks. When these results were compared with the results from the five randomly generated distance distributions, there was a significant difference (adjusted R^2 : 0.996, df : 2094, $p < 0.001$). The railway network explained 33.1% of the infestations that occurred within 96.05 meters of tracks, and this pattern was not due to a random effect of railway density in the city. This finding suggests that railways could be involved in the termite propagation within Paris.

Population and colony genetic structures

Subpopulations

The termite population of Paris forms four genetic clusters (i.e., four delineated subpopulations): Pop1 (7 sampling points), Pop2 (12 sampling points), Pop3 (15 sampling points), and Pop4 (32 sampling points) (Fig. 2; F_{ST} estimates: Pop1 vs. Pop2 = 0.38, $p < 0.008$ at a pre-correction threshold level of 5%; Pop1 vs. Pop3 = 0.33, $p < 0.008$; Pop1 vs. Pop4 = 0.36, $p < 0.008$; Pop2 vs. Pop3 = 0.15, $p < 0.008$; Pop2 vs. Pop4 = 0.16, $p < 0.008$; Pop3 vs. Pop4 = 0.13, $p < 0.008$) (Fig. 2, Table 2).

Colonies

We identified the colonies present within each of the four subpopulations (Pop1 to Pop4). In Pop1, the most likely value of K (i.e., subclusters) was 4, which meant there were four presumed colonies: C1 ($n=1$ [assigned sampling points]), C2 ($n=1$), C3 ($n=3$), and C4 ($n=2$) (Table 2). Given the geographical locations of the sampling points, it was reasonable to assume that each subcluster was a colony within Pop1. In Pop2, the most likely value of K was 5, but the fifth subcluster was composed of two sampling points that were separated by 5.52 km; we therefore considered each point to be a colony. The colonies of Pop2 were therefore named as follows: C5 ($n=1$), C6 ($n=1$), C7 ($n=6$), C8 ($n=2$), C9 ($n=1$; fifth subcluster), and C10 ($n=1$; fifth subcluster) (Table 2). In Pop3, the most likely value of K was 3 and the colonies were named as follows: C11 ($n=8$), C12 ($n=5$), and C13 ($n=2$) (Table 2). As in Pop1, each subcluster represented a colony. In Pop4, the most likely value of K was 12. However, in the fourth subcluster, one of the sampling points was actually located 5.65 km from the other two; in the ninth subcluster, one sampling point was located 6.37 km from the other two; and in the eleventh subcluster, one sampling point was located 7.02 km from the other two. Thus, those distant points were treated as distinct colonies. The colonies of Pop4 were therefore named as follows: C14 ($n=1$), C15 ($n=5$), C16 ($n=2$), C17 ($n=2$; fourth subcluster), C18 ($n=1$), C19 ($n=1$), C20 ($n=2$), C21 ($n=4$), C22 ($n=2$; ninth subcluster), C23 ($n=2$), C24 ($n=3$; eleventh subcluster), C25 ($n=4$), C26 ($n=1$; fourth subcluster), C27 ($n=1$; ninth subcluster), and C28 ($n=1$; eleventh subcluster) (Table 2).

Table 2 Genetic data for *R. flavipes* colonies identified in population in Paris. Microsatellite analyses: colonies identified by GENELAND analyses were assigned a code number to each population (Clust. Assign.). For each population (K) and subpopulation (C) (e.g. colony), the following information is provided: the number of termite workers genotyped (*n*), the family structure, the mean number of alleles per locus (*Na*), the maximum number of alleles (*Max Na*) and genotypes (*Max Ng*) per locus, and the number of loci with more than four alleles (*N loci 4+*).

Pop(K) and subPop(C)	n	Family type	loci+4	Na _{max}	Ng _{max}	Clust. Assign.
Pop1						
C1	1	Extended	0	4	5	1
C2	1	Extended	0	4	9	2
C3	3	Mixed	1	5	10	3
C4	2	Extended	0	4	8	4
Pop2						
C5	1	Extended	0	4	9	1
C6	1	Extended	0	3	6	2
C7	6	Extended	0	4	10	3
C8	2	Extended	0	3	5	4
C9	1	Extended	0	3	6	5
C10	1	Extended	0	4	4	5
Pop3						
C11	8	Mixed	2	7	17	1
C12	5	Extended	0	4	10	2
C13	2	Mixed	2	5	9	3
Pop4						
C14	1	Extended	0	4	8	1
C15	5	Extended	0	4	10	2
C16	2	Mixed	1	5	10	3
C17	2	Extended	0	4	9	4
C18	1	Mixed	2	5	8	5
C19	1	Extended	0	4	8	6
C20	2	Extended	0	4	8	7
C21	4	Mixed	1	5	9	8
C22	2	Extended	0	4	9	9
C23	2	Extended	0	4	8	10
C24	3	Extended	0	4	8	11
C25	4	Mixed	1	5	10	12
C26	1	Extended	0	4	9	4
C27	1	Extended	0	4	8	9
C28	1	Extended	0	4	7	11

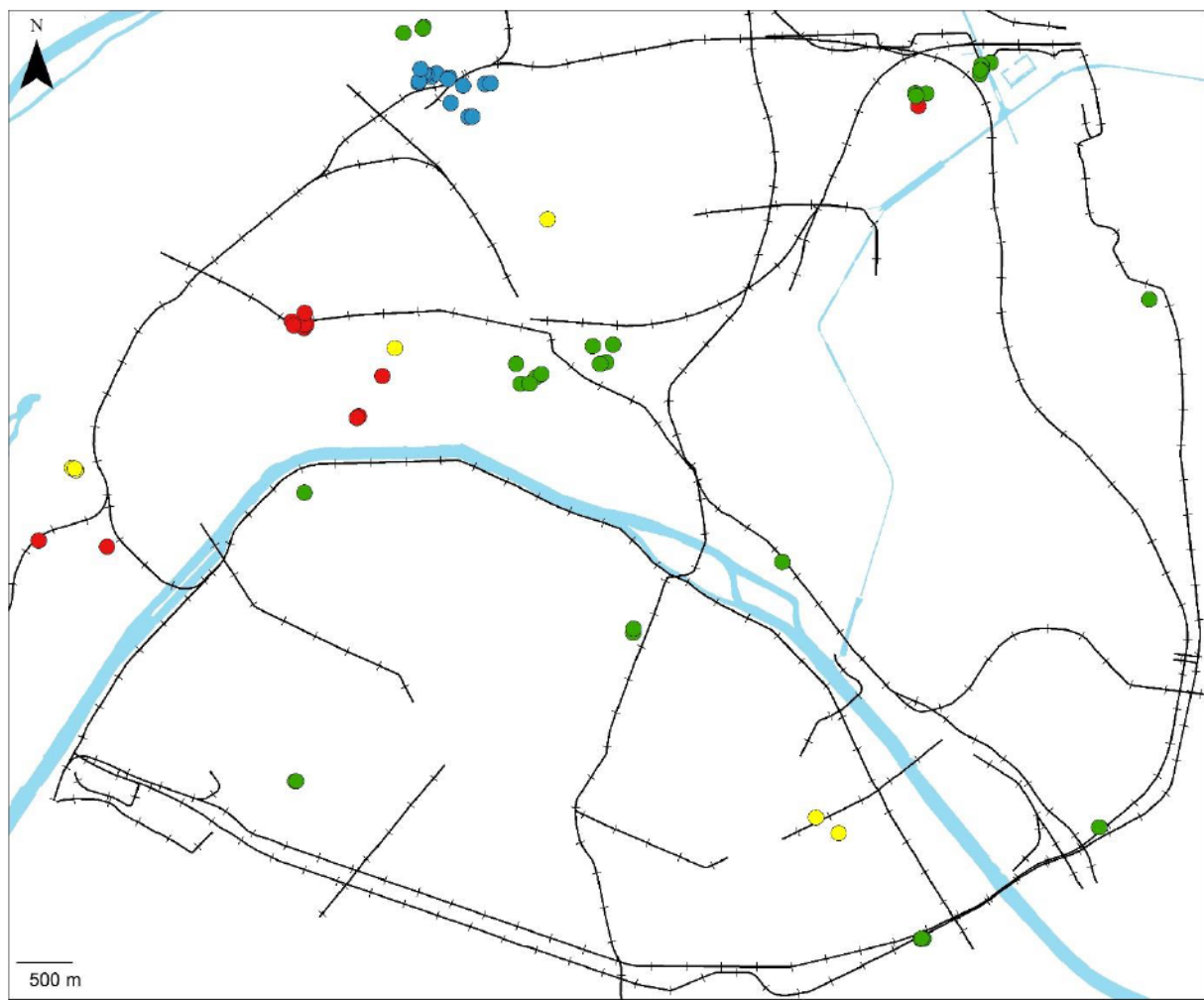


Fig. 2 Genetic sample locations of *Reticulitermes flavipes* in Paris, showing railroad network and designated populations. Black lines with sticks are railroad features. Symbols of the same color belong to the same potential genetic clusters from GENELAND analyses ($K = 4$), Pop1 in yellow ($n=7$), Pop2 in red ($n=12$), Pop3 in blue ($n=15$) and Pop4 in green ($n=32$). This figure was created with ArcGIS [v. 10.3.1] (ESRI Inc.).

Colony genetic diversity, and breeding structure

All the microsatellite loci were polymorphic. The number of alleles per loci (N_a) ranged from 3 to 12, and mean allelic richness (R_s) was 3.612. Observed heterozygosity (H_o) ranged from 0.294 to 0.556, and gene diversity (H_s) ranged from 0.326 to 0.564 (Table 3). Thirteen of the 28 colonies inferred in this analysis deviated from Hardy-Weinberg equilibrium ($p < 0.05$), but no genotypic disequilibrium was observed at the microsatellite loci.

Table 3 Genetic diversity of *R. flavipes* colonies in Paris. Seven hundred workers were genotyped at nine microsatellite loci. The number of alleles (Na), allelic richness (RS), observed heterozygosity (Ho), and gene diversity (HS) were calculated using FSTAT.

Locus	Ho	HS	RS	Na
Rf11-1	0.503	0.509	2.826	3
Rf6-1	0.483	0.495	5.483	12
RS1	0.548	0.564	4.355	6
Rf21-1	0.339	0.551	5.038	11
RS43	0.294	0.326	2.009	3
Rs76	0.336	0.376	2.934	6
Rf15-2	0.383	0.419	2.838	5
Rs15	0.556	0.546	3.988	5
Rf1-3	0.344	0.360	3.037	4
Overall	0.421	0.461	3.612	6.11

Based on their genotypes, none of the colonies were simple families. Indeed, most of the colonies had more than four genotypes for at least one locus, with the exception of colony C10, which had exactly four genotypes. In C10, however, the genotypic distribution did not correspond to the expected Mendelian distribution (G-test: 29.6, df: 18, $p < 0.05$; Table 2), indicating that some or all of the workers sampled from this colony were the offspring of inbreed reproduction (Ng_{max} ; Table 2). Of the 28 colonies, 21 (75%) were extended families since they had no more than four alleles at any locus. The remaining seven (25%) were mixed families since they had more than four alleles at one or more loci (Table 4). The F -statistics and worker-relatedness coefficients for the colonies (Table 4) were consistent with those expected for theoretical populations composed of colonies with hundreds of neotenics (Thorne *et al.* 1999; Bulmer *et al.* 2001). In addition, in C11, 93 female and 10 male brachypterous neotenics were collected (location: park in the 17th arrondissement of Paris), lending support to the idea that neoteny represents a common mode of reproduction in the *R. flavipes* population in Paris.

Table 4 F -statistics and worker-relatedness coefficient (r) for colonies in Paris. The values provided are the means and standard errors. The variable n refers to the number of colonies identified.

	F_{IT}	F_{CT}	F_{IC}	r
All (n=28)	0.275 (± 0.035)	0.213 (± 0.019)	0.078 (± 0.044)	0.335 (± 0.029)
Extended (n=21)	0.302 (± 0.040)	0.249 (± 0.023)	0.071 (± 0.052)	0.383 (± 0.034)
Mixed (n=7)	0.216 (± 0.039)	0.136 (± 0.028)	0.092 (± 0.034)	0.224 (± 0.041)

Effects of urban environmental variables on genetic structure

For each of the four target areas, we created three friction maps—the first was focused on building surface area, the second was focused on relative building age (building built before 1967 = cost of 10 out of 100 and building built after 1967 = cost of 40 out of 100), and the third was focused on roads. In three of the four areas, local genetic structure was not explained by urban environmental variables (Table 5; partial Mantel test, $p > 0.05$). However, in Area 3, when LCP distances were used, building surface area and relative building age favored termite gene flow, while roads impeded it (Fig. 3, Table 5). Therefore, at the local scale, urban environmental variables could affect termite genetic structure. In contrast, at the city scale, the railway network partially explained infestation patterns. When LCP distances were used, the railway network significantly explained genetic differentiation among sampling points (partial Mantel test; formula: Genetic distance matrix $\sim$ LCP distance matrix | Euclidian distance matrix, $r = 0.20$, $p = 0.025$).

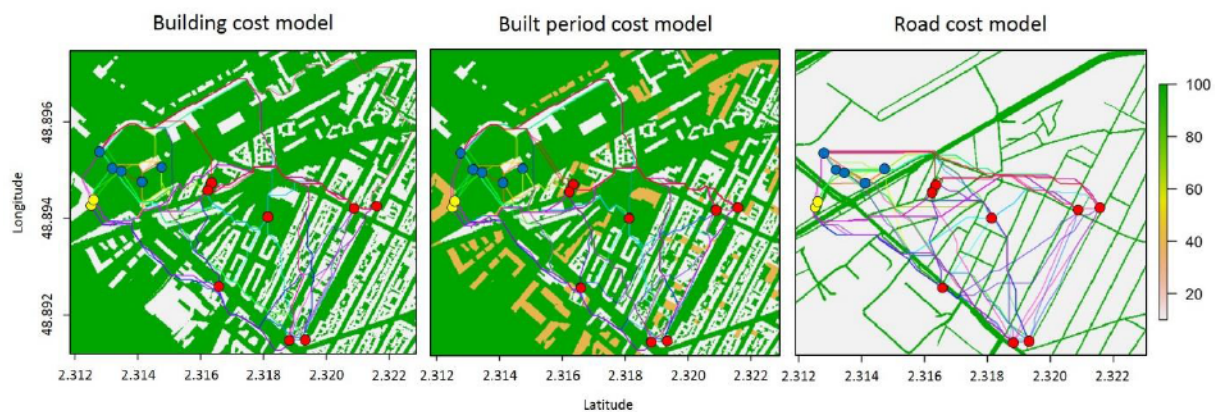


Fig. 3 Friction map models and least cost path distances of the Area 3 where partial Mantel tests were significant compared to Euclidian distances. Green to white scale is attribution to landscape feature costs. Yellow circles are sampling point assigned to colony C11, blue circles are sampling points assigned to colony C12 and red circles are sampling points assigned to colony C13. Colored lines represent the least cost path of each point paired-wise distance within the friction map. Friction map A sets the lowest cost to building features (cost of 10, white), friction map B sets lowest costs to buildings features built before 1967 (cost of 10, white) and buildings features built after 1967 (cost of 40, orange) and friction map C sets the highest cost to roads features (cost of 100, green). This figure was created with ArcGIS [v. 10.3.1] (ESRI Inc.).

Table 5 Statistical results of comparisons between landscape resistance models and Euclidian distances on the genetic structure of *R. flavipes* samples in four study areas in Paris. To each area *r* value of the partial Mantel test following methodology of Wassermann et al. (2011) and the *p*-value corresponding. Euclidian refers to the model test of Genetic matrix ~ Euclidian matrix | Cost model matrix and Cost model refers to the model test of Genetic matrix ~ Cost model matrix | Euclidian matrix.

	Building cost model		Built period cost model		Roads cost model	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Area1						
Euclidian	0.0403	0.455	0.0884	0.334	0.0747	0.36
Cost Model	-0.0185	0.527	-0.0628	0.596	-0.0488	0.562
Area2						
Euclidian	0.5571	0.052	0.4974	0.055	0.4723	0.087
Cost Model	-0.4368	0.905	-0.3679	0.879	-0.3892	0.909
Area3						
Euclidian	-0.2705	0.989	-0.2641	0.985	-0.1421	0.847
Cost Model	0.4294	0.002*	0.4291	0.002*	0.2253	0.04*
Area4						
Euclidian	0.3553	0.002*	0.4665	0.031*	0.2921	0.065
Cost Model	-0.2764	0.999	-0.4248	0.945	-0.2571	0.884

The asterisk indicates significant values at a risk level of 5%.

Discussion

Two main factors likely underlie the distribution and spread of *R. flavipes* infestations in Paris: the complex colony structure observed in the population, namely that only extended and mixed families were found, and the city's specific combination of urban environmental variables. More specifically, we discovered the important roles played by building surface area, relative building age, and the railway network. The analytical models we developed here can be used by local authorities in their efforts to identify and target buildings that may provide favorable habitat for termites.

Building-related variables should be expected to help explain termite distribution patterns in Paris because 60% of the city's surface area is covered by buildings. Paris is organized into "urban slabs", which are functional units formed by an extended row of buildings with a pronounced degree of wall sharing (Jallon *et al.* 2017). This characteristic may favor local termite propagation because foragers can travel from one building to the next in their search for food resources and may ultimately initiate a new infestation.

Surprisingly, our analyses revealed that there are termite infestations in more recent buildings, although most of the buildings in Paris were built before 1968. Indeed, after 1968, buildings were constructed with harder materials and more concrete, which is less favorable

to termites. Recent buildings may have been built on infested buildings, which could explain the continued presence of termites. In addition, detectability may be biasing the results: it is easier to detect termite tunnels made through concrete. Although detecting termites is not always easy, especially because of their cryptic lifestyle, our results should be fairly robust because they are based on yearly infestation records dating back to 2000. Indeed, we feel we have achieved an important initial step by identifying building-related variables that can help guide infestation control or prevention efforts.

Several studies have suggested that temperature and humidity could be major factors shaping termite distribution patterns (Vargo *et al.* 2013; Botch and Houseman 2016; Andrieu *et al.* 2017), but while cities do tend to have higher ambient temperatures, they also seem to have limited temperature variation (McKinney 2006). This phenomenon could mask the effects of temperature on termite distribution patterns. Moreover, termites have been observed in cities during colder months, suggesting temperature does not directly affect termite activity. Urbanization acts as a buffer against adverse environmental conditions, allowing the survival of species that are sensitive to environmental variation (Houseman *et al.* 2001). Urban areas also have higher building densities, which promote termite presence and persistence.

While urban environmental variables can play a role in termite genetic structure—as seen in Area 3—this pattern was not observed city wide. Indeed, two local-level patterns were seen. First, there was isolation by distance (IBD; Wright 1969) in Area 4: gene flow shaped infestation structure in accordance with the distance between sampling points (Euclidian; Table 5). This type of spatial pattern generally depends on an organism’s dispersal ability; it assumes straight-line movement and does not take into account environmental variables that may influence the particular structure observed (Manel *et al.* 2003). Several previous studies have detected IBD patterns in *R. flavipes*, in both native and introduced populations (Dronnet *et al.* 2005; Perdereau *et al.* 2010a; Arango *et al.* 2015; Perdereau *et al.* 2015). Moreover, another invasive species, *R. urbis*, displays an IBD pattern within a huge colony that has been spreading over several hectares in the city of Domène (southern France; Leniaud *et al.* 2009). Second, there was isolation by resistance (IBR; McRae 2006) in Area 3: gene flow was constrained by environmental variables such as the building surface area, relative building age, and roads (Fig. 3, Table 5). This constraint may have resulted in a non-random mating and non-random dispersal within the urban landscape (Landguth *et al.* 2010). The degree of non-random mating could be assessed by examining the level of inbreeding among related neotemics. When a group of individuals are separated from the reproductives of their nest, it

can result in differentiation and colony budding (Pichon *et al.* 2007; Korb and Hartfelder 2008; Leniaud *et al.* 2011).

The spread of infestations is shaped by foraging ability and resource availability (Long and Thorne 2006; Lee *et al.* 2007). Here, roads may have limited or split termite foraging areas. Using spatial and genetic data, we were able to infer the presence of different subclusters, or colonies, within our target areas (e.g., Area 3 had three distinct genetic subclusters/colonies—C11, C12, and C13; Fig. 2, Table 2), which suggests that some barriers to gene flow, such as roads, might impede termites from moving into neighboring areas. However, we cannot exclude the possibility that some areas suffered from small sample sizes, which could have reduced the robustness of our results. Moreover, even though we were able to use multiple years of data, it is likely that several colonies were missed during monitoring efforts, which could have influenced the performance of the IBR model, which is known to improve as a larger portion of the population is sampled (McRae 2006; Spear and Storfer 2010).

The colony breeding structure we observed underscores the involvement of neotenics in infestation propagation; it is likely that budding dispersal is common. Indeed, this urban landscape appears to favor budding dispersal and within-colony differentiation of neotenics throughout available habitat patches. The presence of numerous neotenics increases termite production, which increases the size of foraging areas and the exploitation of resources (Lenz *et al.* 2009). Larger colonies may be better able to survive during the colder months of the year because mortality is buffered and, thanks to reproduction by neotenics, new colony members can be rapidly generated when conditions are favorable (Kaspari and Vargo 1995; Thorne *et al.* 1999).

At the city scale, we observed disconnected genetic subclusters that may have resulted from the budding of colony fragments. It is strongly suspected that human-mediated dispersal events promote *R. flavipes*' spread in its introduced range (Bagnères *et al.* 1990; Vieau 1993; Dronnet *et al.* 2005; Perdereau *et al.* 2010a, 2015). Furthermore, given the termite's distribution patterns, it is unlikely that its spread was uniquely determined by its intrinsic dispersal abilities. Dispersal via swarming or via budding seems to be limited to a hundred meters (Grace 1990; Paulmier *et al.* 1997; Shelton *et al.* 2006; Vargo and Carlson 2006). In some cases, we observed distances of a thousand meters between sampling points assigned to the same genetic cluster (e.g., C9 and C10; Table 2). Although swarming is common in forest populations it appears to be rare in Paris (Lohou *et al.* 1997; Dronnet *et al.* 2005; personal observations). Moreover, new colonies can form quickly from just a few individuals as a

result of neotenic differentiation (Pichon *et al.* 2007; Leniaud *et al.* 2011). There may have been a shift towards wingless reproduction by termites living in habitats experiencing a high level of anthropogenic disturbance (Bourguignon *et al.* 2016). This change may even have occurred in the original source population (Louisiana, USA) (Perdereau *et al.* 2013a, 2015) and could be an additional reason why no simple families have been observed in either Paris or French forest habitat. Moreover, if alates were primarily responsible for founding new colonies, we would expect to see less genetic differentiation among population than we actually do (Thorne *et al.* 1999; Bulmer *et al.* 2001).

Our results highlight that the railway network may explain a non-negligible part (33.1%) of termite distribution patterns. Furthermore, even though railways do not fully explain termite distribution patterns, they may play a crucial role in transporting termites within regions. As we have seen, the genetic diversity of colonies within the Paris population (Table 3) was lower than the one observed on the Atlantic coast, which was itself lower than the source population (Perdereau *et al.* 2010a; 2015) suggesting consecutive events of introduction. Moreover, there is already evidence that railways play an important role in termite propagation at a larger scale, namely in allowing *R. flavipes* to spread throughout the Centre-Val de Loire region, which is close to Paris (about 100-200 km) (Andrieu *et al.* 2017; Suppo *et al.* in press). In this study, we went further and were able to discover links between the railway network and termite population genetic structure (Fig. 2). Railways greatly shaped transportation networks within French cities during the 19th century (Pecheux 1975) and may have thus greatly contributed to the spread of *R. flavipes*. Thus, the termite's presence in cities dotting the landscape from the Atlantic coast to Paris (Perdereau *et al.* 2013a) may have been the inadvertent result of railway construction and transport. Nowadays, termites can also be transported in other ways (e.g., in waste materials or lumber traveling by truck), but it is much harder to quantify the contribution of such transport methods.

Budding dispersal may not necessarily be a phenotypic response to urban living conditions per se; instead, the high level of disturbance in urban landscapes could induce neotenic differentiation, a strategy that may allow the termite to spread faster and further. In cities, generalist species have abundant resources available to them (Møller 2009). *Reticulitermes* species employ random search behavior (Long and Thorne 2006) and may thus easily encounter food resources in complex habitats where materials containing cellulose are common (e.g., wooden beams, plasterboard, wallpaper, and wood chips). Termite colonies in Paris extend over broad spatial areas and have a high tendency to fuse. They also appear to

contain numerous neotenic reproductives. Indeed, we identified a colony with hundreds of neotenics (colony C11; Table S1), which allowed us to confirm genetically inferred breeding structure (Dronnet *et al.* 2005; Perdereau *et al.* 2010a, 2015; Baudouin *et al.* 2017) a first for French populations. In France, especially in urban areas, it would seem that termite infestations were initially spread by human-mediated long-distance dispersal; then, once termites had arrived in cities, infestations were propagated thanks to the production of neotenics. The mechanisms underlying neotenic differentiation remain unknown, but as demonstrated by Perdereau *et al.* (2015), traits that allow this termite to invade new environments are also displayed in termites living in urban areas.

Conflict of Interest: The authors declare that they have no conflict of interest.

Acknowledgments

This study is part of G. Baudouin's PhD research. We are grateful to Simon Dupont for providing samples. We are also grateful to Tony Dié and Matthieu Vachon of Pharmabois for providing some of the 2016 samples. We wish to thank Claude Marès and Sylvain Genty of Paris City Hall for sharing their knowledge about termite in Paris. We also wish to thank J. Pearce for her English editing services, Dominique Andrieu for his comments on the first draft of the manuscript, and Stephanie Bankhead-Dronnet and Christelle Suppo for their helpful comments. This work was funded by a contract (to A-G Bagnères) that was established between the French National Center for Scientific Research (CNRS) and the city of Paris (Direction du Logement et de l'Habitat).

References

- Aluko GA, Husseneder C (2007) Colony dynamics of the formosan subterranean termite in a frequently disturbed urban landscape. *J Econ Entomol* 100:1037–1046.
- Andrieu D, Perdereau E, Robinet C, et al (2017) Géographie des termites souterrains en région Centre-Val de Loire: le risque d'une espèce invasive. *Cybergeol*. doi: 10.4000/cybergeol.28412.
- Arango RA, Marschalek DA, Green III F, et al (2015) Genetic analysis of termite colonies in Wisconsin. *Environ Entomol* 1–8.
- Ascunce MS, Yang C-C, Oakey J, et al (2011) Global invasion history of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Science* 331:1066–8.
- Bagnères A-G, Clément J-C, Blum MS, et al (1990) Cuticular hydrocarbons and defensive compounds of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and *R. santonensis* (Feytaud): polymorphism and chemotaxonomy. *J Chem Ecol* 16:3213–3244.
- Baudouin G, Dedeine F, Bech N, Bankhead-Dronnet S, Dupont S, Bagnères A-G (2017) An American termite in Paris: temporal colony dynamics. *Genetica*, DOI: 10.1007/s10709-017-9991-9
- Botch PS, Houseman RM (2016) Landscape patterns of colonization by subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) in Missouri neighborhoods. *J Econ Entomol* 109:800–808.

- Bourguignon T, Chisholm RA, Evans TA (2016) The termite worker phenotype evolved as a dispersal strategy for fertile wingless individuals before eusociality. *Am Nat* 187:372–387.
- Buchli HR (1958) L'origine des castes et les potentialités ontogéniques des Termites Européens du genre *Reticulitermes* (Holmgren). Masson, Paris.
- Buczkowski G, Bertelsmeier C (2017) Invasive termites in a changing climate: a global perspective. *Ecol Evol* 974–985.
- Bulmer MS, Adams ES, Traniello JFA (2001) Variation in colony structure in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. *Behav Ecol Sociobiol* 49:236–243.
- Chambers JM, Hastie TJ (1992) Linear models. Chapter 4 of Statistical models. In: Chambers JM and Hastie TJ (eds) *Statistical Models in S*. Wadsworth & Brooks/Cole.
- Clément J-L, Bagnères A-G, Uva P, et al (2001) Biosystematics of *Reticulitermes* termites in Europe: morphological, chemical and molecular data. *Insectes Soc* 48:202–215.
- DeHeer CJ, Kutnik M, Vargo EL, Bagnères A-G (2005) The breeding system and population structure of the termite *Reticulitermes grassei* in Southwestern France. *Heredity* 95:408–415.
- DeHeer CJ, Vargo EL (2004) Colony genetic organization and colony fusion in the termite *Reticulitermes flavipes* as revealed by foraging patterns over time and space. *Mol Biol Evol* 431–441.
- Devroye L, Wagner TJ (1982) Nearest neighbor methods in discrimination. In: Krishnaiah PR, Kanal LN (eds) *Handbook of Statistics*. North-Holland Publishing Company, pp 193–197.
- Dronnet S, Bagnères A-G, Juba TR, Vargo EL (2004) Polymorphic microsatellite loci in the European subterranean termite, *Reticulitermes santonensis* Feytaud. *Mol Ecol Notes* 4:127–129.
- Dronnet S, Chapuisat M, Vargo EL, et al (2005) Genetic analysis of the breeding system of an invasive subterranean termite, *Reticulitermes santonensis*, in urban and natural habitats. *Mol Ecol* 14:1311–20.
- Dronnet S, Lohou C, Christidès J-P, Bagnères A-G (2006) Cuticular hydrocarbon composition reflects genetic relationship among colonies of the introduced termite *Reticulitermes santonensis* (Feytaud). *J Chem Ecol* 32:1027–42.
- Ebdon D (1985) *Statistics in geography*. Blackwell, Oxford.
- Evans TA, Forschler BT, Grace JK (2013) Biology of invasive termites: a worldwide review. *Annu Rev Entomol* 58:455–74.
- Ewart D, Nunes L, De Troya T, Kutnik M (2017) Termite and a changing climate. In: Dhang P (ed) *Climate Change Impact on Urban Pests*, CABI. Wallingford, pp 80–94.
- Goudet J (2001) FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices.
- Grace JK (1990) Mark-recapture studies with *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 16:297–303.
- Gruber B, Adamack AT (2015) landgenreport: a new R function to simplify landscape genetic analysis using resistance surface layers. *Mol Ecol Resour* 15:1172–1178.
- Guillot G, Mortier F, Estoup A (2005a) GENELAND: a computer package for landscape genetics. *Mol Ecol Notes* 5:712–715.
- Hanna C, Cook ED, Thompson AR, et al (2013) Colony social structure in native and invasive populations of the social wasp *Vespula pensylvanica*. *Biol Invasions* 16:283–294.
- Holway DA, Lach L, Suarez A V, et al (2002) The causes and consequences of ant invasions. *Annu Rev Ecol Syst* 33:181–233.
- Houseman RM, Gold RE, Pawson BM (2001) Resource partitioning in two sympatric species of subterranean termites, *Reticulitermes flavipes* and *Reticulitermes hageni* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Environ Entomol* 30:673–685.
- Husseneder C, Messenger MT, Su N, et al (2005) Colony social organization and population genetic structure of an introduced population of formosan subterranean termite from New Orleans, Louisiana. *J Econ Entomol* 98:1421–1434.

- Husseneder C, Powell JE, Grace JK, et al (2008) Worker size in the formosan subterranean termite in relation to colony breeding structure as inferred from molecular markers. *Environ Entomol* 37:400–8.
- Husseneder C, Simms DM, Delatte JR, et al (2012) Genetic diversity and colony breeding structure in native and introduced ranges of the formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus*. *Biol Invasions* 14:419–437.
- Hollander M and Wolfe DA (1973) Nonparametric statistical methods. John Wiley & Sons, New York, pp 115–120.
- Jallon B, Napolitano U, Boutté F (2017) Paris Haussmann a model's relevance. Pavillon de l'Arsenal, Paris & Park Books, Zürich, pp 263.
- Kaspari M, Vargo EL (1995) Colony size as a buffer against seasonality Bergmann's rule in social insects. *Am Nat* 145:610–632.
- Korb J, Hartfelder K (2008) Life history and development: a framework for understanding developmental plasticity in lower termites. *Biol Rev* 83:295–313.
- Landguth EL, Cushman SA, Schwartz MK, et al (2010) Quantifying the lag time to detect barriers in landscape genetics. *Mol Ecol* 19:4179–4191.
- Lee S-H, Su N-Y, Bardunias P (2007) Exploring landscape structure effect on termite territory size using a model approach. *Biosystems* 90:890–6.
- Leniaud L, Darrouzet E, Dedeine F, et al (2011) Ontogenic potentialities of the worker caste in two sympatric subterranean termites in France. *Evol Dev* 13:138–48.
- Leniaud L, Pichon A, Uva P, Bagnères A-G (2009) Unicoloniality in *Reticulitermes urbis*: a novel feature in a potentially invasive termite species. *Bull Entomol Res* 99:1–10.
- Lenz M, Kard B, Evans TA, et al (2009) Differential use of identical food resources by *Reticulitermes flavipes* (Isoptera : Rhinotermitidae) in two types of habitats. *Entomol Soc Am* 38:35–42.
- Lesne P (1923) Une station nouvelle du termite lucifuge. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris*.
- Lohou C, Burban G, Clément J-L (1997) Protection des arbres d'alignement contre les termites souterrains: l'expérience menée à Paris. *Phytoma - la défense des végétaux* 492:42–44.
- Long C., Thorne BL (2006) Resource fidelity, brood distribution and foraging dynamics in complete laboratory colonies of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ethol Ecol Evol* 18:113–125.
- Manel S, Schwartz MK, Luikart G, Taberlet P (2003) Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends Ecol Evol* 18:189–197.
- McDonnell MJ, Hahs AK (2015) Adaptation and adaptedness of organisms to urban environments. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 46:261–280.
- McKinney ML (2008) Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. *Urban Ecosyst* 11:161–176.
- McKinney ML (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol Conserv* 27:247–206.
- McRae BH (2006) Isolation by resistance. *Evolution* 60:1551.
- Møller AP (2009) Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. *Oecologia* 159:849–858.
- Moller H (1996) Lessons for invasion theory from social insects. *Biol Conserv* 78:125–142.
- Nei M (1987) Molecular evolutionary genetics. Columbia university press. New York.
- Nobre T, Nunes L, Bignell DE (2008) Colony interactions in *Reticulitermes grassei* population assessed by molecular genetic methods. *Insectes Soc* 55:66–73.
- Paulmier I, Vauchot B, Pruvost A., et al (1997) Evaluation of two populations of *Reticulitermes santonensis* Feytaud (Isoptera) by triple mark-recapture procedure. In: 28th Annual Meeting of the International group of Wood Preservation. Whistler, pp 25–30.
- Pêcheux J (1975) L'Age d'or du rail Européen 1850-1900, Berger-Lev. Paris, pp 253.

- Perdereau E, Bagnères A-G, Bankhead-Dronnet S, et al (2013a) Global genetic analysis reveals the putative native source of the invasive termite, *Reticulitermes flavipes*, in France. *Mol Ecol* 22:1105–19.
- Perdereau E, Bagnères A-G, Dupont S, Dedeine F (2010a) High occurrence of colony fusion in a European population of the American termite *Reticulitermes flavipes*. *Insectes Soc* 57:393–402.
- Perdereau E, Bagnères A-G, Vargo EL, et al (2015) Relationship between invasion success and colony breeding structure in a subterranean termite. *Mol Ecol* 24:2125–2142.
- Perdereau E, Dedeine F, Christidès J-P, et al (2011) Competition between invasive and indigenous species : an insular case study of subterranean termites. *Biol Invasions* 13:1457–1470.
- Pichon A, Kutnik M, Leniaud L, et al (2007) Development of experimentally orphaned termite worker colonies of two *Reticulitermes* species (Isoptera : Rhinotermitidae). *Sociobiology* 50:1015–1034.
- Pumain D (2012) Une théorie géographique pour la loi de Zipf. *Région et Développement* 36:31–54.
- Queller DC, Goodnight KF (1989) Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* 43:258–275.
- Raymond M, Rousset F (1995) GENEPOP (Version 1.2): Population genetics software for exact tests and Ecumenicism. *J Hered* 86:248–249.
- Rust MK, Su N (2012) Managing social insects of urban importance. *Annu Rev Entomol* 57:355–375.
- Shelton TG, Hu XP, Appel AG, Wagner TL (2006) Flight speed of tethered *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae) alates. *J Insect Behav* 19:115–128.
- Spear SF, Storfer A (2010) Anthropogenic and natural disturbance lead to differing patterns of gene flow in the Rocky Mountain tailed frog, *Ascaphus montanus*. *Biol Conserv* 143:778–786.
- Su N-Y, Ban PM, Scheffrahn RH (1993) Foraging populations and territories of the eastern subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) in Southeastern Florida. *Entomol Sci* 22:1113–1117.
- Su N-Y, Scheffrahn RH (1990) Economically important termites in the United States and their control. *Sociobiology* 17:77–94.
- Sukopp H (2008) On the early history of urban ecology in Europe. In: Marzluff J, Shulenberger E, Endlicher W, et al. (eds) *Urban ecology. An international perspective on the interaction between humans and nature*. Springer Science + Business Media, New York, pp 79–97.
- Suppo C, Robinet C, Perdereau E, et al (in press) Potential spread of the invasive North American termite, *Reticulitermes flavipes*, and the impact of climate warming. *Biol Invasions*.
- Thorne BL, Traniello JFA, Adams ES, Bulmer M (1999) Reproductive dynamics and colony structure of subterranean termites of the genus *Reticulitermes* (Isoptera Rhinotermitidae): a review of the evidence from behavioral, ecological, and genetic studies. *Ethol Ecol Evol* 11:149–169.
- Vargo EL (2000) Polymorphism at trinucleotide microsatellite loci in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. *Mol Ecol* 9:817–20.
- Vargo EL (2003a) Hierarchical analysis of colony and population genetic structure of the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes*, using two classes of molecular markers. *Evolution* 57:2805–18.
- Vargo EL, Carlson JR (2006) Comparative study of breeding systems of sympatric subterranean termites (*Reticulitermes flavipes* and *R. hageni*) in central North Carolina using two classes of molecular genetic markers. *Environ Entomol* 35:173–187.
- Vargo EL, Husseneder C (2009) Biology of subterranean termites: insights from molecular studies of *Reticulitermes* and *Coptotermes*. *Annu Rev Entomol* 54:379–403.
- Vargo EL, Husseneder C, Grace JK (2003) Colony and population genetic structure of the formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus*, in Japan. *Mol Ecol* 12:2599–2608.
- Vargo EL, Leniaud L, Swoboda LE, et al (2013) Clinal variation in colony breeding structure and level of inbreeding in the subterranean termites *Reticulitermes flavipes* and *R. grassei*. *Mol Ecol* 22:1447–62.
- Vieau F (1993) Le termite de Saintonge *Reticulitermes santonensis* Feytaud: Termite urbain. *Bull Société Zool Fr* 118:125–133.

- Vieau F (2001) Comparison of the spatial distribution and reproductive cycle of *Reticulitermes santonensis* Feytaud and *Reticulitermes lucifugus grassei* Clément (Isoptera, Rhinotermitidae) suggests that they represent introduced and native species, respectively. *Insectes Soc* 48:57–62.
- Vitousek P, Mooney H, Lubchenko J, Melillo J (1997) Human domination of earth's ecosystems. *Science* (80) 277:494–499.
- Wasserman TN, Cushman SA, Schwartz MK, Wallin DO (2010) Spatial scaling and multi-model inference in landscape genetics : *Martes americana* in northern Idaho. *Landscape Ecol* 25:1601–1612.
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358–1370.
- Wilkinson GN and Rogers CE (1973) Symbolic descriptions of factorial models for analysis of variance. *Appl Stat* 22:392–399.
- Williams NSG, Hahs AK, Vesk PA (2015) Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 17:78–86.
- Wright S (1969) Evolution and the genetics of populations. In: *The theory of gene frequencies*, Vol 2. University of Chicago Press, Chicago.

Étude 3 : Analyses génétiques des infestations d'une espèce invasive de termite à différentes échelles spatiales en France.



Synthèse de l'article 3

Contexte et objectifs

Les processus d'invasions biologiques peuvent être résumés en deux étapes cruciales : l'installation d'une espèce exotique dans une nouvelle zone géographique et la propagation de cette espèce dans ce nouveau territoire. Un élément clé dans la compréhension des invasions biologiques est de pouvoir identifier l'histoire invasive de l'espèce et les routes empruntées par les individus fondateurs pour ainsi tenter de prévenir de nouvelles introductions (Ascune *et al.* 2011). La phase initiale d'installation, l'identification des populations sources et les conséquences biologiques et évolutives de l'arrivée dans un nouvel environnement ont été largement étudiées (Dlugosch and Parker 2008 ; Estoup and Guillemaud 2010). Cependant, peu d'études se sont penchées sur les patterns de propagation ayant suivi l'installation (Suarez *et al.* 2001).

Reticulitermes flavipes, dans son aire introduite en France, est très souvent retrouvé en ville ou à proximité d'habitations, bien qu'il soit relativement bien établi dans quelques forêts de pins le long de la côte atlantique (Dronnet *et al.* 2005 ; Perdereau *et al.* 2010a) ; forêts dans lesquelles on suppose fortement qu'il a été introduit à partir début du XVIII^{ème} siècle avec le transport de marchandises entre la Louisiane et la France (Bagnères *et al.* 1990 ; Clément *et al.* 2001 ; Perdereau *et al.* 2013a ; voir deuxième partie p73). On a pu voir que les traits qui ont permis à cette espèce d'être invasive en France sont également des traits que l'on retrouve en milieu urbain (Études 1 p85 et 2 p117).

Le premier objectif de cette étude a été de déterminer les liens génétiques entre les infestations des populations françaises afin d'identifier les possibles routes d'invasion utilisées par cette espèce. Ces relations ont été étudiées à des échelles régionales et nationales, en se concentrant plus particulièrement sur les régions Centre-Val de Loire et Île-de-France, dans le but d'évaluer les variations au sein des populations à travers des régions adjacentes. En combinant des approches de phylogénie, phylogéographie et de génétique des populations, nous avons suivi les lignées maternelles (c.-à-d., les haplotypes du gène COII) et identifié la structure génétique des infestations (avec des marqueurs microsatellites) dans l'aire d'expansion de ce termite. **Le second objectif de cette étude était de confirmer le système de reproduction des colonies de termites en zone urbaine,** le long de son aire d'expansion depuis la côte vers la capitale. Nous allons étudier pour cela une population située dans la région de Tours (Indre-et-Loire) qui est fortement touchée par les infestations

de ce terme, que l'on a comparé avec les autres populations étudiées à Oléron, Olonne et Paris.

Méthodes

Pour mener à bien cette étude, nous avons collecté, entre 2012 et 2016, 45 échantillons de termites dans la région Île-de-France (IDF) et 93 échantillons de termites dans la région Centre-Val de Loire (CVL), dont 33 ont été utilisés uniquement pour les analyses sur les systèmes de reproduction dans la région de Tours (Figure 18). Pour les analyses conduites sur une échelle nationale, nous avons ajouté à ce nouvel échantillonnage les données collectées par Perdereau et al. (2013).

L'ADN d'un total de 107 ouvriers a été extrait et séquencé sur 8 loci microsatellites (*Rf1-3*, *Rf6-1*, *Rf15-2*, *Rf21-1*, *Rf11-1*, *RS1*, *RS15* et *RS43*) et la séquence du gène COII pour réaliser les analyses de phylogéographie et de génétique des populations à l'échelle nationale. À chacun des 33 points de collecte, à l'échelle locale de Tours pour les analyses des systèmes de reproduction, nous avons extrait l'ADN de 20 ouvriers que l'on a séquencé sur 10 loci microsatellites (*Rf6-1*, *RS1*, *Rf11-1*, *Rf-21-1*, *RS43*, *Rf24-2*, *RS15*, *Rf1-3*, *RS76* et *Rf15-2*). La différence de nombre de marqueurs microsatellites utilisés entre les deux analyses est due au fait que certains marqueurs ne sont pas amplifiés en IDF (*Rf24-2*) et en CVL (*RS76*), pour l'analyse globale ; dans un souci d'harmonisation, ces marqueurs n'ont pas été inclus dans les analyses.

À l'échelle locale (c.-à-d., infestations collectés en Indre et Loire à Joué-Lès-Tours, La Riche et Tours), l'analyse des systèmes de reproduction a été réalisée sur des colonies dont les limites ont été déterminées en utilisant un test statistique G de différenciation génétique (GENEPOP on the web) entre les points de collecte, basés sur la distribution des génotypes des ouvriers. Les types familiaux ont ensuite été inférés sur le nombre d'allèles et de génotypes observés par loci dans chaque colonie, comme dans les deux études précédentes (Études 1 p85 et 2 p117).

Afin de détecter la structure génétique et spatiale de la population française, nous avons utilisé deux algorithmes de clusterisation²¹ par inférence bayésienne implémentés dans STRUCTURE (Pritchard *et al.* 2000) et dans GENELAND (Guillot *et al.* 2005b ; 2009). Ce dernier

²¹ Terme francisé signifiant « mettre en cluster »

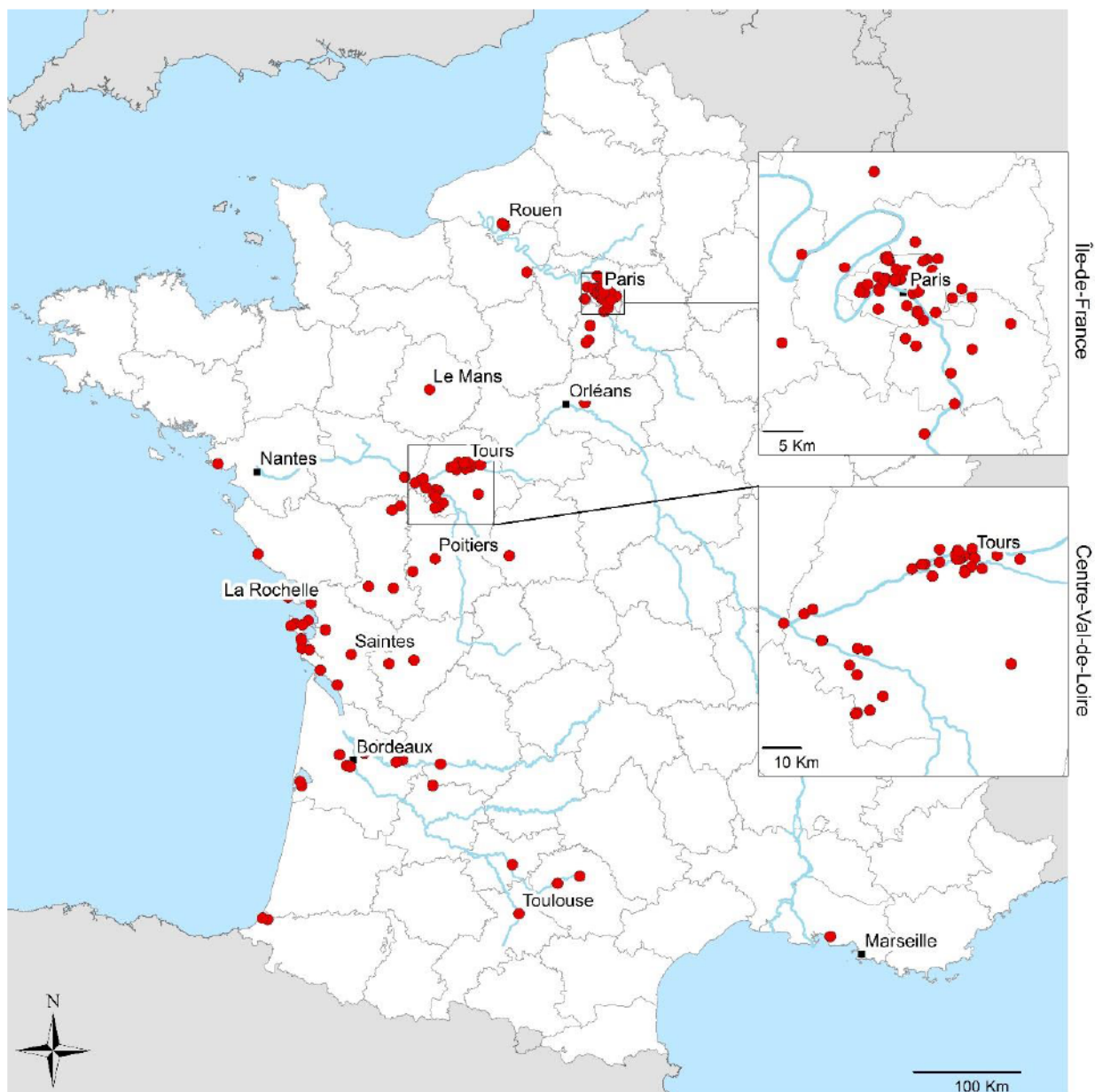


Figure 18 : Carte des échantillons (en rouge) de *Reticulitermes flavipes* collectés en France (Perdereau *et al.* 2013a) et dans les régions Centre-Val de Loire et Île-de-France, et utilisés dans l'étude 3. Cette figure a été réalisée avec ArcGIS [v. 10.3.1] (ESRI Inc.) ; source : EuroGeographics.

prend en compte, en supplément de STRUCTURE, les coordonnées spatiales des individus. Nous avons pour cela utilisé la même approche qui a été décrite dans l'étude 2 (p117) pour la population parisienne. Pour identifier les relations entre les différentes lignées maternelles observées, nous avons réalisé les analyses de phylogénie en utilisant les méthodes de maximum de parcimonie (MP), neighbour-joining (NJ), maximum de vraisemblance (ML) et une méthode d'inférence bayésienne (BI). Enfin, pour identifier les relations entre les différents clusters inférés, nous avons analysé la diversité génétique de ces groupes : pour les données microsatellites sur la base du nombre d'allèles moyen par locus, la richesse allélique et la diversité génique, et pour les données mitochondriales sur la base de la diversité haplotypique et nucléotidique.

Résultats / Discussion

Les résultats obtenus à l'échelle locale ont montré que chacun des groupes d'échantillons de chaque site d'étude (Joué-Lès-Tours, La Riche et Tours) formaient chacun une seule et même vaste colonie. Les trois colonies ainsi identifiées possèdent toutes trois une faible diversité génétique, à tel point que 4 des 10 loci microsatellites utilisés étaient monomorphes. L'analyse du nombre d'allèles et des génotypes des ouvriers au sein de ces colonies a révélé qu'elles étaient toutes de type famille étendue. Le faible nombre d'allèles à chaque locus (N_a moyen 2.3) n'a pas permis de pouvoir identifier de potentielles colonies de type famille mixte, seule mesure qui permet de les différencier des colonies de type famille étendue. Le peu de colonies identifiées et la faible diversité génétique n'ont pas permis non plus d'inférer le nombre de reproducteurs présents au sein des colonies avec les analyses de F -statistiques. De plus, aucun effet d'isolement par la distance n'a été détecté. Malgré cela, la détection de colonies de type famille étendue nous permet de penser et de confirmer que la structure reproductrice de ces colonies reste conforme avec celles déjà inférées chez les autres populations étudiées en France (Dronnet *et al.* 2005 ; Perdereau *et al.* 2010a, 2015 ; Études 1 p85 et 2 p117).

Les deux méthodes de clusterisation bayésienne (c.-à-d., STRUCTURE et GENELAND) effectuées sur les données microsatellites ont révélé un nombre de groupes variables à l'échelle nationale (4 clusters avec STRUCTURE et 7 clusters avec GENELAND). Cette différence résulte probablement de l'utilisation ou non de données spatiales. Bien que l'utilisation d'algorithmes incluant des données spatiales semble plus fiable au regard des

distances entre les infestations et des flux de gènes qui peuvent avoir lieu, cela peut également sous-estimer les relations génétiques pouvant exister entre les infestations. La faible diversité génétique de la population invasive ($R_s = 2.97$ GENELAND, $R_s = 5.63$ STRUCTURE) a pu engendrer une mauvaise clusterisation, ce qui peut être observé dans les cas d'introduction successives (Lombaert *et al.* 2016). En effet, les deux algorithmes utilisés présupposent que les clusters inférés sont des unités panmictiques (Pritchard *et al.* 2000 ; Guillot *et al.* 2005b), or on sait qu'en France, les colonies et populations identifiées expriment de la viscosité génétique intra- et inter-coloniale (Dronnet *et al.* 2005 ; Perdereau *et al.* 2010a, 2015 ; Études 1 p85 et 2 p117). Cette viscosité génétique est issue d'un isolement par la distance et d'un appariement non-aléatoire entre les individus reproducteurs des colonies. Cet appariement se produit lors de bouturage colonial créant des nids apparentés à proximité où *via* le transport par l'homme sur de longues distances. Nous pouvons alors penser que, dans ce contexte, les individus assignés dans le même groupe génétique proviennent probablement de colonies issues du bouturage d'une même colonie ou population originelle et ceci est encore plus vrai s'ils possèdent tous deux le même haplotype. On a pu voir que dans l'analyse sans modèle spatial, les 4 clusters identifiés ont été retrouvés en IDF (Article 3, Fig. 1A) mais, contrairement à ce que l'on s'attendait, les clusters inférés ne sont pas des unités géographiques continues. En revanche, l'analyse utilisant un modèle spatial propose des résultats plus stringents liés à la distribution géographique des échantillons. En prenant en compte les remarques précédentes, sur l'appariement non-aléatoire des reproducteurs, l'analyse sans modèle spatial reflète probablement une origine commune entre les échantillons assignés aux mêmes clusters génétiques.

Grâce à l'utilisation du gène COII, nous avons pu identifier 12 haplotypes distincts dans les populations françaises dont 6 ont été retrouvés en IDF et 4 en CVL. Une grande partie de ces haplotypes ont déjà été identifiés en France (Perdereau *et al.* 2013a), à l'exception du nouvel haplotype CE découvert dans le département du Loiret. Les analyses de phylogéographie ont révélé que la distribution de ces haplotypes sur le territoire est très variable. En effet, en région IDF, la distribution des variants mitochondriaux est très hétérogène alors que ceux observés en région CVL semblent agrégés (Article 3, Fig. 2). Associés à la distribution des groupes génétiques, basés sur l'analyse des marqueurs microsatellites, on peut alors penser que dans les régions IDF et CVL plusieurs introductions indépendantes ont eu lieu. Cependant, peu de flux de gènes sont exprimés entre les infestations localisées en région IDF,

malgré leur proximité géographique, contrairement à ceux de la région CVL où les groupes d'infestation sont bien distincts (Article 3, Fig. 1). À noter également que deux variants mitochondriaux, D et F, sont uniquement présents en IDF et à Paris et n'ont jamais été identifiés ailleurs dans le monde, suggérant l'existence d'introductions directes depuis des populations non identifiées aux États-Unis, ou de l'émergence de nouveaux variants du gène COII dans les populations françaises. De plus, le variant CE lui a été identifié comme étant proche génétiquement d'un variant retrouvé en Caroline du Nord et en Géorgie (haplotype BV : GenBank JQ280708.1) (3 substitutions entre les deux variants). Il est possible qu'il y ait eu de nouvelles substitutions qui soient apparues depuis l'introduction en France. En effet, il est supposé que l'introduction de cette espèce sur le territoire remonterait à 200 ans, au début du XVIII^{ème} siècle, rendant possible l'apparition de nouveaux variants et leur maintien dans la population introduite.

Les infestations observées sur la côte atlantique semble être reliées à la plupart des infestations françaises. On peut remarquer également que 2 des clusters génétiques identifiés sont retrouvés en IDF et CVL, suggérant des liens entre ces différentes infestations. Certaines de ces infestations en CVL, par exemple, peuvent alors être issues *via* le bouturage et le transport longue distance d'autres infestations déjà établi en IDF. Ceci soutient l'hypothèse selon laquelle les infestations identifiées dans la région de la Saintonge (Charente-Maritime) étaient probablement les introductions originelles depuis la Louisiane. Celles-ci auraient ensuite été transportées de villes en villes par des événements d'introductions successifs *via* les activités humaines et probablement lors de l'expansion du réseau de chemin de fer à la fin du XIX^{ème} siècle.

Cette troisième étude a mis en avant la dynamique d'expansion de *R. flavipes* qui a montré des patterns de distribution variés, reflétant les caractéristiques propres aux populations invasives en France. Nos résultats sur la structure reproductrice des colonies collectées dans l'agglomération Tourangelle, ont confirmés les traits précédemment observés en ville. De plus, les analyses aux échelles régionales et nationales de la structure des infestations nous ont permis de mieux comprendre les liens qui existent entre ces différentes infestations et ainsi proposer un scénario crédible expliquant l'expansion de cette espèce à l'échelle de la France.

Article 3 : Genetic analysis of termite pest infestations at different spatial scales in France.

En préparation pour *Biological Invasions*

E. Perdereau*^{†1}, **G. Baudouin**^{†1}, S. Bankhead-Dronnet², Z. Chevalier¹, M. Zimmermann¹, S. Dupont¹, F. Dedeine^{†1} and A-G Bagnères^{†1,3}.

¹IRBI, UMR 7261 CNRS-Université de Tours. Avenue Monges, Parc Grandmont, 37200 Tours, France.

²LBLGC, INRA, Université d'Orléans, USC 1328, 45067 Orléans, France.

³CEFE, CNRS UMR5175, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France.

[†] These authors contributed equally.

*Corresponding Author: Elfie Perdereau

Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte
UMR – CNRS 7261, Université de Tours,
Faculté des Sciences, Parc de Grandmont
37 200 Tours - France
Phone: +33 (0)2 47 36 73 72
E-mail: perdereau@univ-tours.fr

Abstract

Among social insects, termites are characterized as major pests which cause considerable economic and biological damages. This is the case of *Reticulitermes flavipes*, a subterranean species which produces significant damage to human-built structures. Recent study had shown that this termite would have been introduced into Europe from Louisiana during the 18th century and has become invasive in several areas of France. Phylogeographic and population genetic analyses can provide crucial information into origin and patterns of introduction, and in elucidating the causes and mechanisms by which introduced species became successful invaders. To determine the extent to which introduced populations had spread within France, expansion patterns was studied at different spatial scales in urban areas (local, regional and national). At local scale, results showed that each of the three urban sites formed only one wide colony which contained several secondary reproductives, confirming results on previous urban colony studies in France. At regional scale, the genetic distribution of mitochondrial variants and genetic clusters were heterogeneous in the Parisian region Île-de-France and aggregative in the Centre-Val de Loire region, suggesting several independent termite colony introductions in both regions. At the national scale, results suggest a scenario of successive introductions of termite infestations from the Atlantic coast to the Northern and

Eastern part of the invasive range arriving to the Parisian region. Possible secondary infestations may occurred from the Île-de-France region toward other regions such as the Centre-Val de Loire region where the genetic diversity of infestations was lower.

Keywords: range expansion; social insect; *Reticulitermes flavipes*; phylogeography; STRUCTURE; GENELAND.

Introduction

The biological process of invasion can be seen as two following steps: the initial establishment of a species in a new environment, and the spread of this species in space. A key in understanding biological invasions is to understand the history of the invasion process of the species, including the geographical pathway followed by the founders of the invading population (Ascunce *et al.* 2011). It is also important to understand the expansion way of such invading population in order to understand spread patterns into the new areas. The initial phase of establishment identifying species source population and biological and evolutionary consequences of establishment in a new environment have been intensively studied (Dlugosch and Parker 2008; Estoup and Guillemaud 2010). But few studies have focused on the pattern of spread post-establishment within a new environment (Suarez *et al.* 2001).

Social insects, some of the world's most successful invaders, are among those whose introduction and spread has been favored by conditions in large cities (Ascunce *et al.* 2011). Furthermore, their success has been largely attributed to their complex and flexible social organization, which may reduce the costs of dispersal and could increase the probability of foundation success in new areas (Moller 1996; Holway *et al.* 2002; Korb and Hartfelder 2008; Rust and Su 2012; Hanna *et al.* 2013). In temperate habitats, subterranean termites of the genera *Coptotermes* and *Reticulitermes* (Rhinotermitidae) are extremely common and frequently infest anthropogenic structures (Su and Scheffrahn 1990; Evans *et al.* 2013; Buczkowski and Bertelsmeier 2017).

This study aims to understand the range expansion of an invasive pest termite, *Reticulitermes flavipes* (Rhinotermitidae), in order to suggest possible scenario of the spread history of this species. *R. flavipes* is a subterranean termite that lives in forest ecosystems and in urban areas where it can cause significant damage to human-built wooden structures. Originating from the US, this species is widespread in the eastern part of the US from Texas to Nebraska in the west and from Florida to Massachusetts in the east. It has been

unintentionally introduced into other countries in the Americas (i.e., Chile and Canada) and in Europe (i.e., France, Germany, and Italy). A recent study contributed to our understanding of *R. flavipes*' origins by revealing that French populations of the termite (formerly known as *R. santonensis*) most likely came from Louisiana (Perdereau *et al.* 2013a). Like most subterranean termites, *R. flavipes* has cryptic nesting habits and forms complex colonies with diffuse nests and multiple feeding sites connected by underground tunnels. To briefly summarize colony structure, subterranean termite colonies comprise several reproductive and non-reproductive castes; they can also display varying structure. New colonies are typically founded by a pair of primary reproductives (i.e., winged adults) that have mated during a swarming event. When a colony consists of just the royal couple and their sterile offspring, it is called a simple family. Over time, after the death of one or both primary reproductives, secondary reproductives develop; they are called neotenics (non-winged reproductives) and interbreed among themselves (Buchli 1958). When a colony is headed by primary reproductives and neotenics or just neotenics alone, it is called an extended family (Thorne *et al.* 1999). Once colonies have become extended families, they can employ an alternative method of colony foundation: budding. Budding dispersal occurs when a group splits off from the main colony and establishes an independent daughter colony, thanks to the presence of neotenics. In some cases, mature colonies fuse into a single social unit, which is called a mixed family (Deheer and Vargo 2004; Perdereau *et al.* 2010a).

Studies conducted on *R. flavipes* reveal that the colony breeding structure strongly varies between introduced French and native US populations. A first difference is that mixed families are much more frequent in French populations than in the US populations (Vargo and Husseneder 2009; Perdereau *et al.* 2010a; Baudouin *et al.* 2017). A second major difference between French and US populations concerns the number of functional neotenics heading colonies. All French colonies studied so far contained numerous (hundreds) neotenics, while native populations in the US show high variability with some populations comprised of mostly colonies headed by monogamous pairs of primary reproductives (simple families) and other populations comprised of mainly extended-family and mixed-family colonies (Vargo and Husseneder 2009; 2011). A high number of neotenics in French colonies seems to be consistent with their extremely large spatial expansiveness, which commonly exceeds several hundred meters (Dronnet *et al.* 2005; Perdereau *et al.* 2010a; 2015; Baudouin *et al.* 2017). These two colony-level traits of introduced French populations may have contributed to the

colonization success of *R. flavipes* in France by helping them to become established and reproduce right after their introduction, and by increasing their spread by human-mediated dispersal. In France, *R. flavipes* has mostly been found in anthropogenic structures, although it also occurs in certain pine forests along the Atlantic coast (Dronnet *et al.* 2005; Perdereau *et al.* 2010), which is where it is thought to have been introduced (as a result of lumber shipments between North America and Europe; Bagnères *et al.* 1990; Clément *et al.* 2001; Perdereau *et al.* 2013a). Traits that allow this termite to invade new environments are also known to be displayed in termites living in urban areas (Baudouin *et al.* submitted).

The first objective of this study was to identifying and evaluate the genetic links between infestations of the French invasive populations in order to identify possible routes of invasions. We studied those relations over both regional and national analysis scale focusing on two highly infested regions, the Île-de-France (centered on Paris) and the Centre-Val de Loire (centered on Tours) regions, with the intent of evaluating population variations across regions. Using phylogeographic and population genetic structure approaches we assessed maternal lineage (i.e., haplotypes) and population genetic structure (i.e., microsatellite genotypic distribution) over the French range expansion of *R. flavipes*. This study contributes to our understanding of how colonies spread over new introduced environment and expend their distribution range. The second objective was to confirm the breeding system of termite colonies in urbanized areas along the invasion expansion from the west to the North-east in the region of Tours and will be compared with other French populations previously studied in the expansion range.

Materials and methods

Sample collections

Termites were collected from two populations of *R. flavipes* introduced in France one within region named “Région Île-de-France” (IDF) which included the city of Paris and the second one away from 150 km within region named “Région Centre-Val de Loire” (CVL) which included the cities of Tours and Orléans. Samples were collected from wood fragments or damaged wooden constructions or in pitfall using artificial feeding stations in 2012 and 2013 for CVL and in 2014 to 2016 for IDF. Workers collected at each collection points were stored at 96% ethanol at 4°C until DNA extractions. Forty-five collection points have been sampled in IDF (numbered to PP1 to PP45) and 93 collection points have been sampled in CVL (62

samples have been numbered to TC01 to TC62), these samples encompassing on 36 towns (Table S1). The sampling of 93 collection points in CVL comprising 33 collection points collected at a local scale on three sites located within the most infested urban districts in this region; Tours with 15 collection points (numbered to TCT01 to TCT15), Joué-les-Tours with 11 collection points (numbered to TCJT01 to TCJT11) and La Riche with 7 collection points (numbered to TCLR01 to TCLR07) (Table S2). This focus of sample collection allowing to determine colonial structure and breeding system has already been determined for IDF in Baudouin *et al.* (2017). In addition, we added 64 sample points from data of Perdereau *et al.* (2013a) (i.e., microsatellites and mitochondrial data) which permitted to assess population infestations across the country.

Molecular procedures

DNA from individual specimens was extracted using the Wizard® Genomic Purification Kit (Promega). To investigate dispersion at regional and national scales, a total of 107 workers (one per colony, 45 for IDF and 62 for CVL) were genotyped at the eight highly polymorphic microsatellite loci of the multiplex sets developed in Baudouin *et al.* (2017): *Rf1-3*, *Rf6-1*, *Rf15-2*, *Rf21-1*, *Rf11-1*, *RS1*, *RS15* and *RS43* all previously described by Vargo (2000), Dronnet *et al.* (2004) and DeHeer *et al.* (2005). At the local scale, 660 workers (20 workers from each of the 33 collection points) were genotyped using the ten highly polymorphic microsatellite loci observed in Perdereau *et al.* (2013a): *Rf6-1*, *RS1*, *Rf11-1*, *Rf-21-1*, *RS43*, *Rf24-2*, *RS15*, *Rf1-3*, *RS76* and *Rf15-2*. PCR amplifications were performed following the Genoscreen's instructions (<http://www.genoscreen.fr>) (Lille, France) and PCR products were then sent at Genoscreen for genotyping. We scored alleles using Geneious [v. 9.4] (Biomatters).

A 658-bp fragment of the cytochrome oxidase II (COII) genes of the mitochondrial DNA was amplified and sequenced from 100 individuals using the primers modified A-tLeu (50-CAGATAAGTGC-ATTG GATTT-30) (Miura *et al.* 2000) and TK-N-3785 (50- GTT TAA GAG ACC AGT ACT TG-30) (Simon *et al.* 1994). PCR amplification was performed with multiplex PCR Kit (Qiagen, Valencia, CA, USA) following the manufacturer's instructions. PCR templates were sequenced by Genoscreen platform (Lille, France) using BigDye [v. 3.1] and a 96-capillary Applied Biosystems 3730xl DNA Analyzer (Applied Biosystems). The genotyping of the microsatellite alleles and the alignment and correction of the COII sequences were performed using Geneious [v. 9.4] (Biomatters). Then, we carried out a

BLAST search for the COII sequences in GenBank to see if they had already been referenced and thus determine the associated haplotypes. If new sequences were observed, they were deposited in GenBank under the accession numbers shown in Table S1.

Genetic data analyses at regional and national scale

Microsatellite loci analyses

To detect genetic and spatial structure population, we used two Bayesian clustering algorithms implemented in STRUCTURE [v. 2.3.4] (Pritchard *et al.* 2000) and in GENELAND [v.4.0.6] an R package (Guillot *et al.* 2005b; 2009) using microsatellite data. These software's infer population structure (i.e., the number of clusters, K) and to (probabilistically) assign individuals to clusters based on the multilocus genotype data. Both of the algorithms assume that clusters are panmictic units with distinct allele frequencies. In the STRUCTURE analysis, each run consisted of a burn-in period of length 10 000 followed by 100 000 MCMC simulations using the admixture model. We varied the number of clusters (K) from 1 to 20 across 10 independent runs to infer the most likely value of K. The optimal value of K was calculated using the ΔK methods (Evanno *et al.* 2005) in STRUCTURE HARVESTER [v. 0.6] (Earl and VonHoldt 2012). We used GENELAND to infer population structure and genetic boundaries (Guillot *et al.* 2005b; 2009); the GENELAND algorithm with spatial model may better define genetic units because it integrates the spatial coordinates of samples (Frantz *et al.* 2009). This software infers population structure and to assign individuals to clusters based on the multilocus genotype data and the spatial position of samples. We used two input files: one with the microsatellite data (i.e., codominant markers file) and one with the geographic coordinates of the sampling points (i.e., coordinate file) (Guillot *et al.* 2012). We varied the number of clusters (K) from 1 to 50 across 10 independent runs to infer the most likely value of K. Runs were performed by assessing probabilities through 100 000 MCMC iterations using a thinning interval of 10 with spatial model option activated and we used the default settings for the other parameters. The Dirichlet model was used as the prior distribution for all the allele frequencies. We estimated the value of K from the highest average posterior probability and used the results from the run to determine the posterior probability of subpopulation membership for each pixel of the spatial domain (500 x 500 pixels).

Table 1 Variability at six microsatellite loci in *R. flavipes* colonies in the region of Tours, France. The number of alleles (*Na*), allelic richness (*Rs*) and gene diversity (*Hs*) were calculated for the entire set of samples.

Locus	<i>Na</i>	Tours		Joué-Les-Tours		La Riche	
		<i>Rs</i>	<i>Hs</i>	<i>Rs</i>	<i>Hs</i>	<i>Rs</i>	<i>Hs</i>
<i>Rf6-1</i>	3	2.55	0.561	2.60	0.590	2.88	0.643
<i>RS1</i>	2	1.42	0.149	1.20	0.062	1.90	0.335
<i>Rf11-1</i>	3	2.41	0.557	2.72	0.683	2.58	0.502
<i>Rf21-1</i>	2	1.85	0.380	1.77	0.349	1.86	0.306
<i>Rf24-2</i>	2	1.93	0.474	1.94	0.469	1.99	0.472
<i>RS15</i>	2	1.59	0.242	1.70	0.241	1.94	0.359
Mean	2.33	1.96	0.394	1.99	0.399	2.19	0.436
± SD	± 0.52	± 0.44 (a)		± 0.58 (a)		± 0.43 (a)	

Letters inside parentheses indicate significant differences between colonies (Kruskal–Wallis tests, nonparametric ANOVA, *Rs* $\chi^2 =$, d.f. = , $P > 0.05$).

We calculated pairwise F_{ST} values between clusters from the results of the both algorithm (as per Weir and Cockerham 1984) using FSTAT [v. 2.9.3] (Goudet 2001). The significance level for the F -statistics was defined using a nonparametric randomization test employing 1,000 permutations and the p value threshold was adjusted with the Bonferroni correction.

Mitochondrial data

Phylogenetic analyses were performed using four methods: maximum parsimony (MP), neighbour-joining (NJ), maximum-likelihood (ML) and Bayesian methods of inference (BI). The MP and NJ methods were applied using SEAVIEW (Galtier *et al.* 1996), and the ML method using PHYML [v.3.0] (Guindon and Gascuel 2003). jModelTest was used to find an appropriate sequence evolution model for the data (Nylander 2004). BI were carried out using MRBAYES [v. 3.2.1] (Huelsenbeck and Ronquist 2001) running it for 5 000 000 generations. No a priori assumptions about tree topology were made, and analyses were done using uniform priors. Phylogenetic analyses were performed using COII sequences, then concatenated using SEAVIEW (Galtier *et al.* 1996). The relationships between haplotypes at a national scale were represented as a haplotype network obtained using TCS [v. 1.21] (Clement *et al.* 2000).

Genetic data analyses at local scale

Colony boundaries

Microsatellite analyses were carried out to determine whether different collection points belonged to the same colony. Genotypic frequencies were compared for all pairs of collection points using a log-likelihood (G)-based differentiation test from GENETPOP on the Web (Raymond and Rousset 1995). The overall significance was determined using Fisher's combined probability test, with a Bonferroni correction for multiple comparisons. Samples from two collection points were considered to belong to different colonies if genotypic differentiation was statistically significant (Vargo 2003a; Deheer and Vargo 2004; Dronnet *et al.* 2005). G -tests have proven useful and are widely used to delineate colonies of social insects (Vargo and Husseneder 2011).

Breeding structure of colonies

The breeding structure of each colony was determined using GENETPOP on the Web (Raymond and Rousset 1995) and then classified them among the three family types (i.e., simple,

extended and mixed families). To do this, the number and frequency of alleles and genotypes observed in colonies were compared to expected genotypes according to standard criteria for the three family types (Vargo 2000; Bulmer *et al.* 2001; DeHeer and Vargo 2004; Vargo and Carlson 2006). Colonies were classified as simple families when worker genotypes were consistent with direct offspring of a single pair of reproductives and when the observed frequencies did not differ significantly from those expected under Mendelian segregation of alleles from two parents. Significance was determined by a G -test ($P < 0.05$) combined across all loci. Colonies were considered extended families when there were no more than four alleles at any one locus and when worker genotypes were not consistent with a single pair of reproductives (e.g. more than four genotypes at a locus or three or more homozygote genotypes) or when genotype frequencies deviated significantly from those expected in simple families. Colonies were considered mixed families when more than four alleles were found at one or more loci, a pattern that is consistent with offspring produced by more than two unrelated reproductives.

Isolation by distance

Isolation by distance (a positive correlation between geographic distance and genetic differentiation) was calculated for all collection points for each site (Tours, Jou  -les-Tours and La Riche). The correlation coefficient between $F_{ST}/(1 - F_{ST})$ and Ln of geographic distances between collection points (Slatkin 1993; Rousset 1997) was obtained by using the Mantel test in GENETPOP on the web.

Genetic diversity measures

Haplotype and nucleotide diversities were calculated from mitochondrial data. The microsatellite data were used to estimate the number of alleles (N_a) per locus, allelic richness (R_s) and gene diversity (H_s) (Nei 1987) were estimated using FSTAT [v. 2.9.3] (Goudet 2001). The significance of any differences between populations in the latter metrics was determined using Kruskal-Wallis tests implemented in the stats package [v.3.3.1] in R (R Development Core team 2015). GENETPOP on the Web (Raymond and Rousset 1995) was used to test the deviation from Hardy-Weinberg equilibrium in sampling and was also used to test the genotypic disequilibrium.

Results

Genetic data analyses at regional and national scale

Mitochondrial DNA analysis

At regional scale, the alignment of the 100 COII sequences from IDF and CVL revealed 32 variable positions giving 8 haplotypes (named A, B, C, D, F, H, K and CE in reference to Perdereau et al. 2013) with 6 haplotypes (A, B, C, D, F and H) present in IDF and 4 (A, B, K and CE) in CVL with a haplotype diversity of 0.561 and 0.531 respectively (Table S3). In integrating national data from Perdereau et al. 2013, parsimony network analysis showed the relationship between the 12 COII haplotypes present in France (Fig. S1). Haplotype divergence varied from one to 16 mutations (Fig. S1), the newly identified haplotype CE being the most divergent. The alignment of 18 COII sequences, corresponding to the 12 haplotypes present in France and 6 other haplotypes present in US (Perdereau *et al.* 2013a) revealed 44 variable positions of the total 658 bp. The phylogenetic trees constructed by the four methods (MP, NJ, ML and BI) show congruent topologies and also two principal clades as previously observed in Perdereau *et al.* (2013a) with a focus on French locations (Fig. 2). One clade comprised haplotype CE found in CVL and haplotypes from Atlantic coast of US. The second clade comprising the 11 remaining haplotypes present in France, is divided into two subclades: one comprised haplotypes A, B, D, F, G, H, I, J and K and the second subclade comprised the two haplotypes C and E. Seven haplotypes were exclusively found in France (B, D, F, G, I, J and CE) and 5 haplotypes also occurred in Louisiana the putative source populations (Perdereau *et al.* 2013a). The haplotype dominated in IDF (haplotype A) is the predominant haplotype in France. In CVL, the haplotype B prevailed. The distribution of mitochondrial variant is heterogeneous in IDF and is in aggregate in CVL. Each aggregate is represented by one haplotype.

Microsatellite loci analyses

The STRUCTURE analyse revealed that the 164 colonies in France were grouped into four genetic clusters ($K = 4$, numbered S1 to S4) (Fig. 1A). The S1 cluster (yellow cluster) which grouped 36 of sampled individuals located around Tours, next to Orléans and one in the IDF region. The S2 cluster (red cluster) which grouped 43 of sampled individuals was comprised from the western edge of the CVL region, the IDF region where most of the samples were in Paris city and one location next to Rouen city. The S3 cluster (blue cluster) which grouped 24 of sampled individuals was mostly located in IDF region with some other location in CVL region and few isolated locations in the South-western (i.e., Montans, Eymet and Île d'Aix). Finally, the S4 cluster (green cluster) contained all the remaining samples (61) from the

South-western part of France and IDF region. The genetic differentiations between populations inferred by STRUCTURE were significant and S1 population showed higher differentiation from the other three populations (F_{ST} estimates: S1 *versus* S2:0.48, S1 *versus* S3:0.47, S1 *versus* S4:0.44, S2 *versus* S3:0.26, S2 *versus* S4:0.26, S3 *versus* S4:0.22; $P < 0.017$, at a pre-correction threshold level of 5%).

In contrast, the GENELAND analysis, which took into account spatial structure, estimated that there were seven genetic clusters ($K = 7$, numbered G1 to G7) among the 164 colonies sampled (Fig. 1B). The cluster G1 (blue cluster) is comparable to the yellow cluster determined by STRUCTURE and contained 33 samples. The clusters G2 (grey cluster) was located in the south part of the IDF region (i.e., Essonne and Val-de-Marne) and contained 11 samples. The G3 cluster (green cluster) was located in the Western part of the CVL region next to Richelieu city and contained 18 samples. The G4 cluster (yellow cluster) which contained 31 samples was mainly located on the West of France with some location next to Rouen (Petit Quevilly, Fr01, Table S1) and Evreux (Pacy sur Eure, Fr02, Table S1). The G5 cluster (orange cluster) contained only 4 samples located on the edge of the CVL region next to Saumur city. The G6 cluster (black cluster) ranged from the West coast to the South of France and contained 16 samples. Finally, the G7 cluster (red cluster) was mainly located in the North of the IDF region with one location next to Le Mans and on next to Rouen. The genetic differentiations between populations inferred by GENELAND were significant (F_{ST} estimates, $P < 0.00048$, at a pre-correction threshold level of 5%) and G1 population showed higher differentiation (pairwise F_{ST} estimates ranged from 0.38 to 0.66) from the other six populations (pairwise F_{ST} estimates ranged from 0.11 to 0.40) (Table 2).

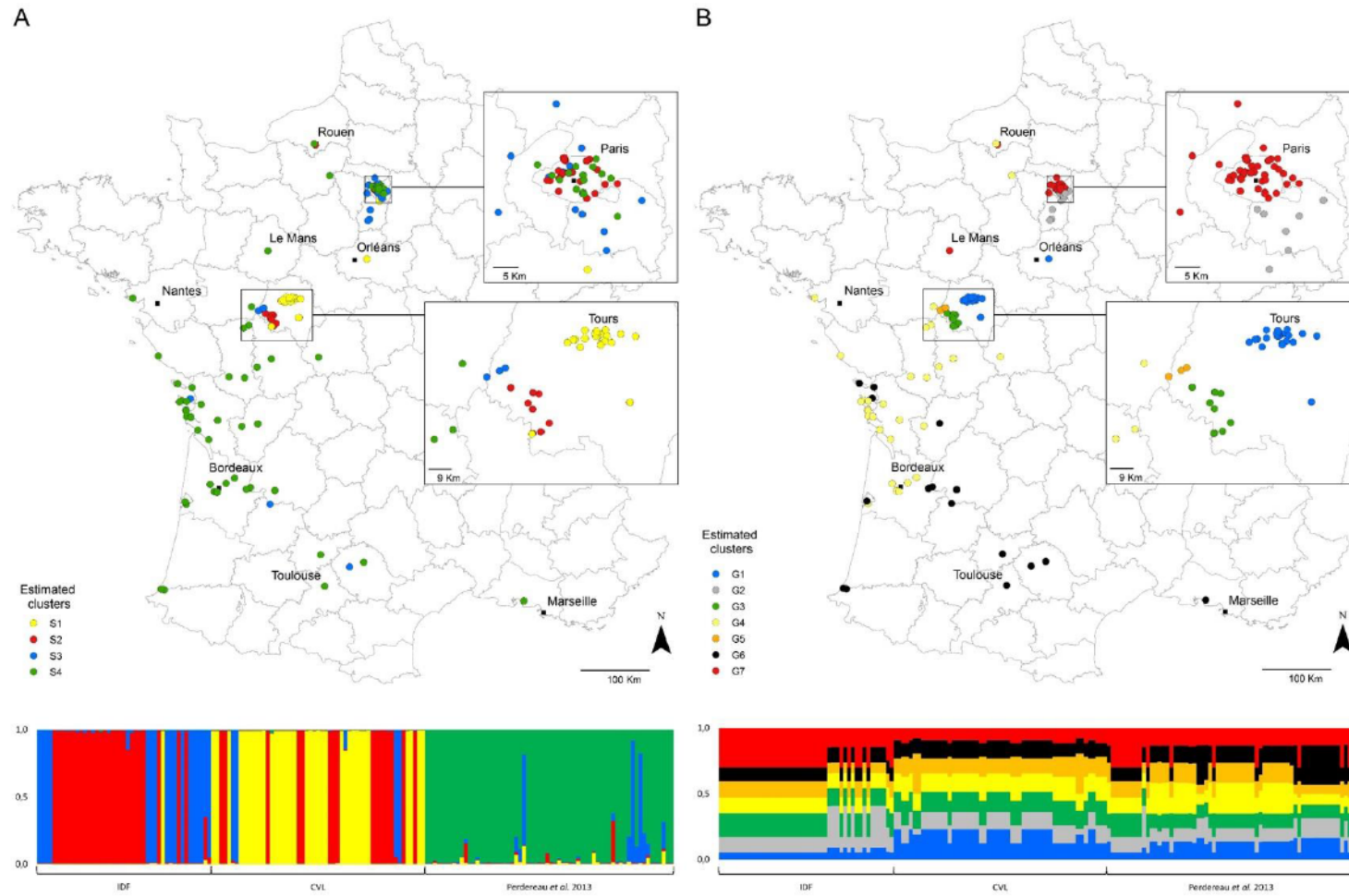


Fig. 1 Maps of the sampling points where *R. flavipes* workers were collected in France. The map was created using ArcMap (ArcGIS v. 10.3.1). Below the maps, a cumulative histogram of probabilities for each individuals belonging to clusters inferred based on eight microsatellite loci with: A) STRUCTURE, where four clusters were inferred: S1 in yellow (total n=36), S2 in red (total n=43), S3 in blue (total n=24) and S4 in green (total n=61) ; and B) GENELAND, where seven clusters were inferred: G1 in blue (total n=33), G2 in grey (total n=11), G3 in green (total n=18), G4 in yellow (total n=31), G5 in orange (total n=4), G6 in black (total n=16) and G7 in red (total n=51).

Table 2 Genetic diversity of *R. flavipes* between populations inferred with STRUCTURE. At eight microsatellite loci, 164 workers were genotyped and the STRUCTURE analysis grouped samples into four clusters numbered from S1 to S4. The number of alleles (*Na*), allelic richness (*Rs*) and gene diversity (*Hs*) were calculated for the entire set of samples.

Locus	<i>Na</i>				<i>Rs</i>				<i>Hs</i>			
	S1	S2	S3	S4	S1	S2	S3	S4	S1	S2	S3	S4
<i>Rf11-1</i>	3	3	6	7	3	2.97	6	5.96	0.565	0.524	0.774	0.659
<i>Rf6-1</i>	4	6	9	15	3.67	5.28	9	12.42	0.667	0.706	0.859	0.890
<i>Rs1</i>	2	4	6	17	1.67	4	6	14.10	0.028	0.756	0.539	0.913
<i>Rf21-1</i>	2	4	11	30	2	3.56	11	22.20	0.417	0.558	0.856	0.955
<i>Rs43</i>	1	2	4	4	1	2	4	3.05	0.000	0.506	0.358	0.150
<i>Rf15-2</i>	1	4	3	5	1	3.98	3	4.57	0.000	0.632	0.624	0.599
<i>Rs15</i>	3	4	3	21	2.67	3.97	3	16.08	0.323	0.654	0.439	0.904
<i>Rf1-3</i>	1	2	7	10	1	2	7	9	0.000	0.307	0.736	0.840
Mean	2.1	3.6	6.1	13.6	2.0	3.5	6.1	10.9	0.250	0.580	0.648	0.739
± SD	± 1.1 (a)	± 1.3 (b)	± 2.9 (b,c)	± 8.9 (c)	± 1.0 (a)	± 1.1 (b)	± 2.9 (c)	± 6.5 (c)	(a)	(b)	(b)	(b)

Letters inside parentheses indicate significant differences between populations (Kruskal–Wallis tests, nonparametric ANOVA, *Na* $\chi^2 = 19.6$, d.f. = 3, $P < 0.01$; *Rs* $\chi^2 = 19.5$, d.f. = 3, $P < 0.01$; *Hs* $\chi^2 = 12.1$, d.f. = 3, $P < 0.001$).

Table 3 Genetic differentiation between populations inferred with GENELAND of *R. flavipes* in France. At eight microsatellite loci, 164 workers were genotyped and the GENELAND analysis grouped samples into seven clusters numbered from G1 to G7. Pairwise population F_{ST} values were obtained after 1000 permutations.

	G2	G3	G4	G5	G6	G7
G1	0.49*	0.49*	0.49*	0.66*	0.50*	0.38*
G2		0.28*	0.26*	0.33*	0.22*	0.14*
G3			0.30*	0.40*	0.29*	0.12*
G4				0.31*	0.11*	0.11*
G5					0.26*	0.23*
G6						0.12*

Asterisk indicates significant test with an adjusted nominal level (5%) of 0.00048.

Table 4 Genetic diversity of *R. flavipes* between populations inferred with GENELAND. At eight microsatellite loci, 164 workers were genotyped and the GENELAND analysis grouped samples into seven clusters numbered from G1 to G7. The number of alleles (*Na*), allelic richness (*Rs*) and gene diversity (*Hs*) were calculated for the entire set of samples.

<i>Na</i>							
Locus	G1	G2	G3	G4	G5	G6	G7
<i>Rf11-1</i>	3	5	4	5	1	7	5
<i>Rf6-1</i>	4	7	5	9	3	11	15
<i>Rs1</i>	2	4	5	13	2	9	15
<i>Rf21-1</i>	2	6	4	22	3	17	20
<i>Rs43</i>	1	2	2	2	2	4	4
<i>Rf15-2</i>	1	4	5	4	2	5	5
<i>Rs15</i>	3	3	3	18	3	5	15
<i>Rf1-3</i>	1	5	2	9	2	4	9
Mean	2.1	4.5	3.8	10.3	2.3	7.8	11.0
± SD	± 1.1 (a)	± 1.6 (b)	± 1.3 (b)	± 7.0 (b,c)	± 0.7 (a)	± 4.5 (b,c)	± 6.0 (c,d)
<i>Rs</i>							
Locus	G1	G2	G3	G4	G5	G6	G7
<i>Rf11-1</i>	2.6	3.6	2.7	3.1	1	4.6	3.5
<i>Rf6-1</i>	3	4.8	3.5	5.1	3	5.5	5.3
<i>Rs1</i>	1.1	3	3.4	5.4	2	4.8	5
<i>Rf21-1</i>	2	4.1	2.8	6.6	3	6.6	5.4
<i>Rs43</i>	1	1.6	1.9	1.5	2	2.4	3
<i>Rf15-2</i>	1	2.7	4.2	2.2	2	3.4	3.1
<i>Rs15</i>	2	2.1	2.4	6	3	3.2	5.2
<i>Rf1-3</i>	1	3.3	1.8	5.1	2	2.4	3.6
Mean	1.7	3.2	2.8	4.4	2.3	4.1	4.3
± SD	± 0.8 (b)	± 1.0 (a)	± 0.8 (a,c)	± 1.9 (a,c,d)	± 0.7 (a,b,c)	± 1.5 (a,c,d,e)	± 1.1 (a,d,e)
<i>Hs</i>							
Locus	G1	G2	G3	G4	G5	G6	G7
<i>Rf11-1</i>	0.548	0.745	0.565	0.643	0	0.833	0.704
<i>Rf6-1</i>	0.676	0.850	0.690	0.866	0.792	0.896	0.858
<i>Rs1</i>	0.030	0.536	0.608	0.875	0.667	0.825	0.846
<i>Rf21-1</i>	0.427	0.791	0.607	0.943	0.750	0.950	0.866
<i>Rs43</i>	0	0.182	0.418	0.140	0.250	0.419	0.679
<i>Rf15-2</i>	0	0.545	0.835	0.522	0.500	0.681	0.609
<i>Rs15</i>	0.328	0.336	0.422	0.913	0.708	0.629	0.864
<i>Rf1-3</i>	0	0.655	0.288	0.861	0.417	0.479	0.693
Mean	0.251	0.580	0.554	0.720	0.511	0.714	0.765
± SD	(b)	(a,c)	(a)	(a,d)	(a,b)	(a,e)	(c,d,e)

Letters inside parentheses indicate significant differences between populations (Kruskal–Wallis tests, nonparametric ANOVA, *Na* $\chi^2 = 33.1$, d.f. = 6, $P < 0.01$; *Rs* $\chi^2 = 24.6$, d.f. = 6, $P < 0.01$; *Hs* $\chi^2 = 19.3$, d.f. = 6, $P < 0.001$).

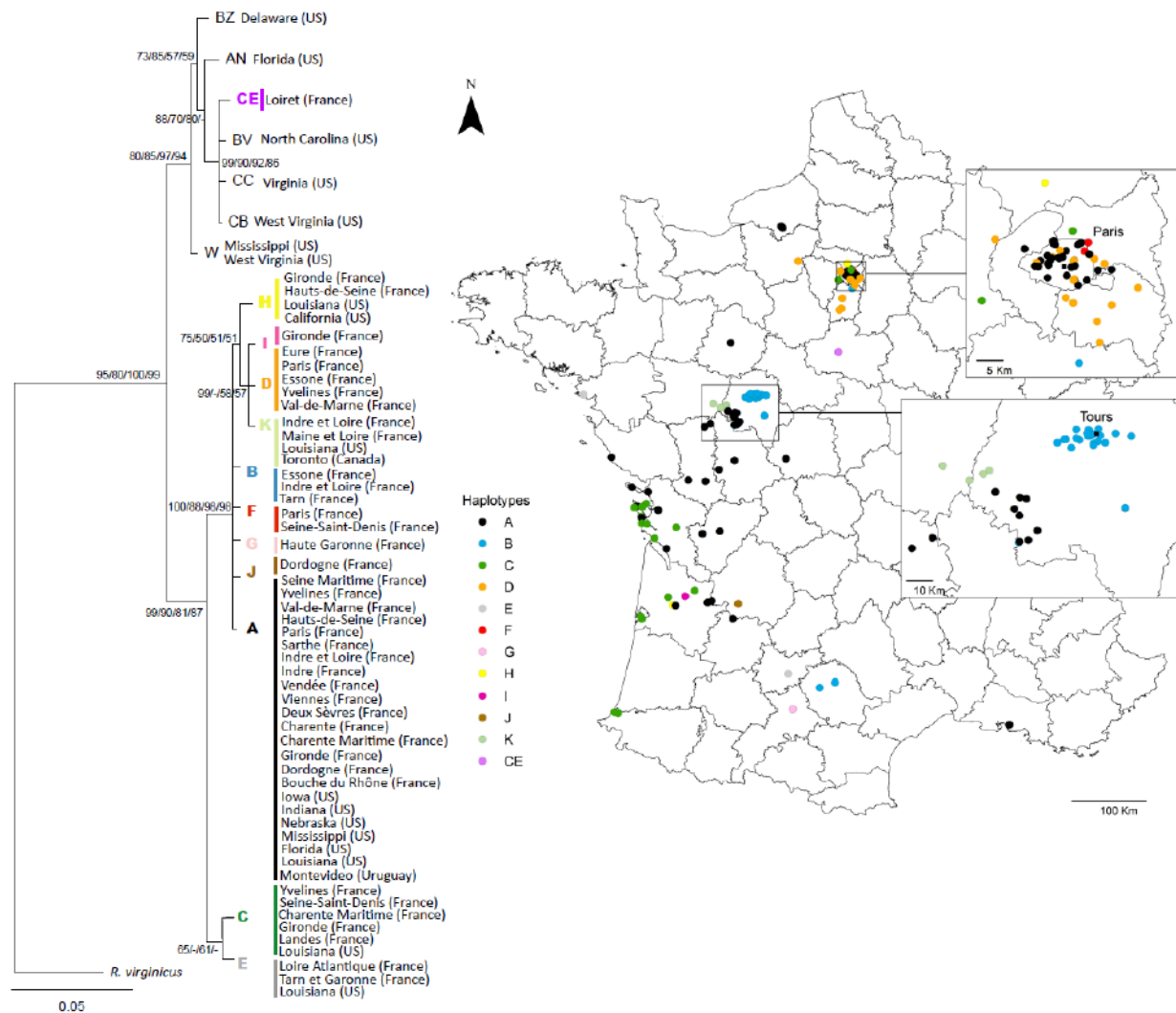


Fig. 2 Bayesian phylogenetic tree of mtDNA haplotypes from *Reticulitermes flavipes*. Haplotypes are indicated by colored letters and circles. Color map present the geographic distribution of samples.

Genetic analyses at local scale: Colony boundaries and breeding structure

At a local scale, only six loci have been used for analyses because four loci have been found monomorphic (*RS43*, *Rf1-3*, *RS76* and *Rf15-2*). The six microsatellite loci had on average of 2.3 alleles per locus (range 2-3) (Table 1). There was no significant difference in the mean of allelic richness (R_s) among sites with an allelic richness of 1.96 in Tours, 1.99 in Joué-Les-Tours and 2.19 in La Riche (Table 1). The average gene diversity (H_s) was respectively of 0.394 in Tours, 0.399 in Joué-Les-Tours and 0.436 in La Riche (Table 1). None of the loci showed consistent pattern of genotypic disequilibrium. Genotypic differentiation tests grouped the 15 collection points into one colony for Tours, the 11 collection points into one colony for Joué-Les-Tours and the 7 collection points into one colony for La Riche (G-test values between pairs of collection points for Tours $p > 0.0003$; for Joué-Les-Tours $p >$

0.0004; and for La Riche $p > 0.0007$). Based on the number of genotypes per colony, the three colonies identified were classified as extended-family. The limited number of alleles per locus observed in Tours and its agglomeration did not allow us to detect mixed-family colonies where more of 4 alleles per locus were necessary to discriminate this family type. None significant isolation by distance has been detected for the three sites (Mantel tests: $n = 15$, $r^2 = 0.001$, $p = 0.348$ for Tours; $n = 11$, $r^2 = 0.003$, $p = 0.024$ for Joué-Les-Tours; and $n = 7$, $r^2 = 0.053$, $p = 0.261$ for La Riche).

Genetic diversity measures

Regarding the microsatellites analyses, in STRUCTURE, three out of four deviated from Hardy-Weinberg equilibrium (S1 $p > 0.05$), and in GENELAND, five out of seven populations deviated from Hardy-Weinberg equilibrium (G1 and G5 $p > 0.05$), but no genotypic disequilibrium was observed at the microsatellite loci examined in the two analyses. Genetic diversity analyses of STRUCTURE populations showed that S1 population had also lower genetic diversity (i.e., mean Na : 2.1, Rs : 2.0 and Hs : 0.250; Kruskal-Wallis test: $P < 0.01$) than the other 3 populations and S2 population had lower genetic diversity (i.e., mean Na : 3.6, Rs : 3.5; Kruskal-Wallis test: $P < 0.01$) than S3 and S4 which had both similar genetic diversity levels (Table 3). Genetic diversity analyses of GENELAND populations showed that G1 and G5 populations had lower number of alleles (Na) per loci than the other populations and G4 and G7 populations had higher Na per loci (Kruskal-Wallis test: $P < 0.01$). In contrast, only G1 population had the lower allelic richness (Rs) while other populations had similar levels of Rs and gene diversity (Hs) was lower in G1 and G5 populations while other population had similar levels of Hs (Table 4).

Discussion

The dynamic of the expansion range of *Reticulitermes flavipes* is quite complex and express different distribution patterns likely linked to its dispersal and breeding structure characteristics. Our results on colony breeding structure of an intermediate population along the suggested route of invasion confirming the invasion traits observed in the termite French populations studied until now. Moreover, regional and national scale analyses of the infestation structures permitted us to better understand genetic links between infestations and to propose a credible scenario explaining the expansion pattern of this invasive species in France.

Genetic results at local scale in the CVL region, reveal that each urban site formed only one colony containing several collection points. Each colony was appeared extremely large extending over at least 3500 m² for Tours, 7600 m² for Jou -Les-Tours and 2 600 m² for La Riche. Wide colonies are often encountered in introduced population of *R. flavipes* both in forest and urban areas (Dronnet *et al.* 2005; Perdereau *et al.* 2010a; 2015 Baudouin *et al.* 2017). The breeding system of the three colonies was extended-family type which contained several secondary reproductives. Nevertheless, we cannot exclude that mixed-family type did not occur in Tours and its agglomeration because the low genetic diversity in introduced populations makes it more difficult to detect mixed-family (Perdereau *et al.* 2010a). The number of alleles per locus represents the only measure that can differentiate mixed families from extended. The population of Tours and its agglomeration exhibited indeed the lowest average number of alleles (2.33 ± 0.52) found in any *R. flavipes* populations (see Perdereau *et al.* 2015; Baudouin *et al.* 2017). The poor genetic diversity and the few of colonies determined in the studied population we prevented to estimate the number of neotenics within colonies by *F*-statistics. Recently, a study has highlighted that all introduced populations of *R. flavipes* as its source population in New Orleans exhibited a particular colony breeding structure that is characterized by hundreds of neotenics and by a propensity of colonies to fuse (Perdereau *et al.* 2015). These two colony-level traits would have allowed introduced populations to successfully invade new ranges (Perdereau *et al.* 2015). In the present study, the lack of genetic variability at local scale did not permit to determine whether the population of Tours and its agglomeration possess these two pre-adapted colony-level traits. Nevertheless, the allelic frequency distribution for each colony (Tours, Jou -Les-Tours, La Riche) suggested that these three infestations were relatively recent and originated a same source in the CVL region.

Phylogeographic analysis has revealed different haplotype distribution within the two-studied regions. The distribution of mitochondrial variant is heterogeneous in IDF and is aggregative in CVL. Bayesian clustering analyses with nuclear markers, at the national scale reveal two different number of cluster four in STRUCTURE analysis and seven in the GENELAND analysis. Difference in inferring population number between the two algorithms with or without spatial model may result in the population genetic diversity which was very low in the French populations of *R. flavipes* (*Rs* mean for STRUCTURE clusters: 5.63; GENELAND clusters: 2.97). While, using algorithm with spatial information seems more

reliable regarding distances between termite infestations and the gene flows which may occurred it may underestimate relationship between infestations. Low genetic diversity in invasive population may likely produce misleading clustering especially for successive introductions (Lombaert *et al.* 2016). Indeed, both algorithms with and without spatial information assumed that inferred clusters were panmictic units (Pritchard *et al.* 2000; Guillot *et al.* 2005b) but it is now well known that French termite colonies expressed intra- and inter-colonial genetic viscosity (Dronnet *et al.* 2005; Perdereau *et al.* 2010a, 2015; Baudouin *et al.* 2017). This genetic viscosity is associated to budding dispersal which may result from neotenic differentiation and reproduction in that alternative way of colony foundation. This budding dispersal may occur at local scale where colony infestations extend spatially and bud in several daughter colonies (Thorne *et al.* 1999) or at larger scale (i.e. national or global scale) where colony infestations bud foundation was assisted with human-mediated dispersal (Perdereau *et al.* 2013a; Andrieu *et al.* 2017; Baudouin *et al.* 2017). So we may think in that context that individuals assigned together may come from the same source population and it is more likely if they share the same haplotype.

The heterogeneous distribution of haplotypes found in the IDF region was also found with the microsatellite loci analysis without spatial model (i.e. STRUCTURE) where genetic clusters were not continuous units as expected under structured population. In this analysis all of the clusters identified in the French population were represented in the IDF region (Fig 1A). In including geographical informations, GENELAND analysis showed more stringent results linked to geographic distribution of samples. Taking account of our previous remarks, STRUCTURE analysis may likely reflect common origin of samples but have to be taken with cautions because results of genetic analysis here may result from founder effect and genetic drift (Simberloff 2009; Lawson Handley *et al.* 2011; Lombaert *et al.* 2016). We then may think in Paris and in the IDF region several independent introduction have occurred and few gene flow were expressed between localized infestations. Two of the genetic cluster identified were also found in the Atlantic coast (S3 and S4; Fig. 1A) and a third (S2; Fig. 1A) was only found in the CVL region and near Rouen city suggesting link between those infestations where some may derived from others.

In CVL, the haplotype B prevailed and infestations were genetically and geographically aggregated. Each aggregate is represented by one haplotype. Moreover this was confirmed by the both microsatellite analyses with and without spatial model where samples were assigned

to three genetic clusters which corresponded more or less to the haplotype distribution (except for haplotype CE). We here may think that the four haplotype aggregates could designated four termite outbreak. We could observe congruence between clusters distribution of STRUCTURE with the haplotype distribution of the COII gene (haplotype A and haplotype B; Fig. 2 with S1 and S2 clusters; Fig. 1A) between IDF and CVL regions. So infestations observed in both IDF and CVL regions should be related. Regarding the genetic diversity of the cluster within both region, it was possible that CVL infestations in the Indre-et-Loire French department may derived from Parisian or IDF infestations.

The genetic variant named haplotype A present in Richelieu and in Paris is the most common variant observed in France and well represented in the Saintonge region (i.e. Poitou-Charente). The genetic variant B found in Tours, its agglomeration (CVL region) and Juvisy-Sur-Orge (Essonne, IDF region) was also found in the Tarn department. The genetic variant K found in Chouzé-sur Loire (CVL region) was also found in the nearby city of Saumur. The C and G variants found in IDF region were also found in the Gironde and Poitou-Charente regions. The genetic variants D and F were only found in the IDF region and Paris in particular and had never been found everywhere else in the world suggesting direct introduction from unknown infestation in the US or new variant of the gene. The Atlantic coast infestations seem to mainly be related to most of French infestations with the Bayesian analysis results (S4 cluster; Figure 1A) but also with the haplotype distribution of COII gene (haplotype A; Fig. 2). This supports the hypothesis that the population located on the Atlantic coast within and around the Saintonge region (Poitou-Charente) was the primary introduced population where most of the other French infestations came from, with successive introductions which reached distant cities in the North (i.e., Rouen and Paris) and in the South (i.e., Toulouse and Martigue). Finally, to date the variant observed in the Loiret department never found in France, analyses showed that it was genetically close to a variant found in North Carolina and Georgie US states suggesting independent and direct introduction from the Atlantic coast of US to the Loiret department.

Cities are sustainable habitat to termite installation and spread (Baudouin *et al.* 2017). Authors have recently shown that Paris termite infestations may spread along the rail track which was also observed at the CVL region scale in Andrieu *et al.* (2017). In France, the rail road network started in 1847 in Paris (St Lazare train station) and its expansion spread from Paris to regions and most of its actual structure was built in 50 years. It may have been

concomitant with the arrival of *R. flavipes* in France, supposed to occurred at the end of the 18th century on the Atlantic coast and the Saintonge region which was reached by train in early stage of rail road network development (i.e., before 1860; Schwartz *et al.* 2011). We may think that Paris had been quickly infested by its termite species but the first record of termite presence in the capital went back to 1922 (Lesne 1923). In the CVL region the first record of termite presence went back to 1965 in Chouzé-sur-Loire and more recent observations in 1980's for Tours agglomeration (Andrieu *et al.* 2017). Moreover, colonies identified in this study have been found at less than 200 meters from rail way tracks connecting colonies of the area together and with the North (i.e., Paris) and the South-west (i.e., Bordeaux) of France where termite infestations are very dense. These elements would confirm our hypothesis of successive introductions from the West coast, step by step, from one city to another, to the North and the South of France.

Acknowledgments

This study is a part of G. Baudouin's PhD research. We are grateful to Tony Dié and Matthieu Vachon of Pharmaboïs Company, Nicolas Alexandre of Hygiène Office Company and Emeric Rivard of Techmo Hygiène Company for providing some of the IDF samples. We wish to thank J. Pearce for her English editing services. This work was funded by a contract between the French National Center for Scientific Research (CNRS) and the city of Paris (Direction du Logement et de l'Habitat) and also by a grant from the Région Centre-Val de Loire for the project TermiCentre to A-G Bagnères.

References

- Andrieu D, Perdereau E, Robinet C, et al (2017) Géographie des termites souterrains en région Centre-Val de Loire: le risque d'une espèce invasive. *Cybergeol*. doi: 10.4000/cybergeol.28412.
- Ascunce MS, Yang C-C, Oakey J, et al (2011) Global Invasion History of the Fire Ant *Solenopsis invicta*. *Science* (80) 331:1066–1068.
- Bagnères AG, Clément JL, Blum MS, et al (1990) Cuticular hydrocarbons and defensive compounds of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and *R. santonensis* (Feytaud): Polymorphism and chemotaxonomy. *J Chem Ecol* 16:3213–3244.
- Baudouin G, Bech N, Bagnères A-G, Dedeine F (submitted) Spatial and genetic distribution of an American termite across the landscape of Paris. *Urban Ecosyst*.
- Baudouin G, Dedeine F, Bech N, et al (2017) An American termite in Paris: temporal colony dynamics. *Genetica*, DOI: 10.1007/s10709-017-9991-9
- Buchli H (1958) L'origine des castes et les potentialités ontogéniques des termites européen du genre *Reticulitermes* (Holmgren). Masson, Paris
- Buczkowski G, Bertelsmeier C (2017) Invasive termites in a changing climate: A global perspective. *Ecol Evol* 7:974–985.

- Bulmer MS, Adams ES, Traniello JFA (2001) Variation in colony structure in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. *Behav Ecol Sociobiol* 49:236–243.
- Clément J-L, Bagnères A-G, Uva P, et al (2001) Biosystematics of *Reticulitermes* termites in Europe: Morphological, chemical and molecular data. *Insectes Soc* 48:202–215.
- Clement M, Posada D, Crandall KA (2000) TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Mol Ecol* 9:1657–1660.
- DeHeer CJ, Kutnik M, Vargo EL, Bagnères A-G (2005) The breeding system and population structure of the termite *Reticulitermes grassei* in Southwestern France. *Heredity (Edinb)* 95:408–415.
- DeHeer CJ, Vargo EL (2004) Colony genetic organization and colony fusion in the termite *Reticulitermes flavipes* as revealed by foraging patterns over time and space. *Mol Ecol* 13:431–441.
- Dlugosch KM, Parker IM (2008) Founding events in species invasions: Genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Mol Ecol* 17:431–449.
- Dronnet S, Bagnères AG, Juba TR, Vargo EL (2004) Polymorphic microsatellite loci in the European subterranean termite, *Reticulitermes santonensis* Feytaud. *Mol Ecol Notes* 4:127–129.
- Dronnet S, Chapuisat M, Vargo EL, et al (2005) Genetic analysis of the breeding system of an invasive subterranean termite, *Reticulitermes santonensis*, in urban and natural habitats. *Mol Ecol* 14:1311–1320.
- Earl DA, VonHoldt BM (2012) STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv Genet Resour* 4:359–361.
- Estoup A, Guillemaud T (2010) Reconstructing routes of invasion using genetic data: Why, how and so what? *Mol Ecol* 19:4113–4130.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Mol Ecol* 14:2611–2620.
- Evans TA, Forschler BT, Grace JK (2013) Biology of invasive termites: A worldwide review. *Annu Rev Entomol* 58:455–474.
- Frantz AC, Cellina S, Krier A, et al (2009) Using spatial Bayesian methods to determine the genetic structure of a continuously distributed population: Clusters or isolation by distance? *J Appl Ecol* 46:493–505.
- Galtier N, Gouy M, Gautier C (1996) SEAVIEW and PHYLO_WIN: two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny. *Comput Appl Biosci* 12:543–548.
- Goudet J (2001) FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (Version 2.9.3).
- Guillot G, Leblois R, Coulon A, Frantz AC (2009) Statistical methods in spatial genetics. *Mol Ecol* 18:4734–4756.
- Guillot G, Mortier F, Estoup A (2005b) GENELAND: A computer package for landscape genetics. *Mol Ecol Notes* 5:712–715.
- Guillot G, Renaud S, Ledevin R, et al (2012) A unifying model for the analysis of phenotypic, genetic, and geographic data. *Syst Biol* 61:897–911.
- Guindon S, Gascuel O (2003) A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by Maximum Likelihood. *Syst Biol* 52:696–704.
- Hanna C, Cook ED, Thompson AR, et al (2013) Colony social structure in native and invasive populations of the social wasp *Vespula pensylvanica*. *Biol Invasions* 16:283–294.
- Holway DA, Lach L, Suarez A V., et al (2002) The causes and consequences of ant invasions. *Annu Rev Ecol Syst* 33:181–233.
- Huelsenbeck JP, Ronquist F (2001) MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17:754–755.
- Korb J, Hartfelder K (2008) Life history and development - A framework for understanding developmental plasticity in lower termites. *Biol Rev* 83:295–313.

- Lawson Handley LJ, Estoup A, Evans DM, et al (2011) Ecological genetics of invasive alien species. *BioControl* 56:409–428.
- Lesne P (1923) Une station nouvelle du termite lucifuge. *Compte rendu de l'Académie des sciences* pp1507–1508.
- Lombaert E, Guillemaud T, Deleury E, Lombaert E (2016) A simulation-based evaluation of STRUCTURE software for exploring the introduction routes of invasive species. *BioRxiv* 1–28.
- Miura T, Roisin Y, Matsumoto T (2000) Molecular phylogeny and biogeography of the nasute termite genus *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) in the Pacific tropics. *Mol Phylogenet Evol* 17:1–10.
- Moller H (1996) Lessons for invasion theory from social insects. *Biol Conserv* 78:125–142.
- Nei M (1987) *Molecular evolutionary genetics*. Columbia university press.
- Nylander J (2004) *MRAIC.pl*. Program distributed by the author.
- Perdereau E, Bagnères AG, Bankhead-Dronnet S, et al (2013a) Global genetic analysis reveals the putative native source of the invasive termite, *Reticulitermes flavipes*, in France. *Mol Ecol* 22:1105–1119.
- Perdereau E, Bagnères AG, Dupont S, Dedeine F (2010a) High occurrence of colony fusion in a European population of the American termite *Reticulitermes flavipes*. *Insectes Soc* 57:393–402.
- Perdereau E, Bagnères AG, Vargo EL, et al (2015) Relationship between invasion success and colony breeding structure in a subterranean termite. *Mol Ecol*.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945–959.
- Raymond M, Rousset F (1995) GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J Hered* 86:9–10.
- Rousset F (1997) Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation by distance. *Genetics* 145:1219–1228.
- Rust MK, Su N-Y (2012) Managing social insects of urban importance. *Annu Rev Entomol* 57:355–375.
- Schwartz R, Gregory I, Thévenin T (2011) Spatial history: railways, uneven development, and population change in France and Great Britain, 1850–1914. *J Interdiscip Hist* 42:53–88.
- Simberloff D (2009) The role of propagule pressure in biological invasions. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:81–102.
- Simon C, Frati F, Beckenbach A, et al (1994) Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Ann Entomol Soc Am* 87:651–701.
- Slatkin M (1993) Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* 47:264–279.
- Su N-Y, Scheffrahn RH (1990) Economically important termite in the United States and their control. *Sociobiology* 17:77–94.
- Suarez A V., Holway DA, Case TJ (2001) Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: Insights from Argentine ants. *Proc Natl Acad Sci* 98:1095–1100.
- Thorne BL, Traniello JFA, Adams ES, Bulmer M (1999) Reproductive dynamics and colony structure of subterranean termites of the genus *Reticulitermes* (Isoptera Rhinotermitidae): a review of the evidence from behavioral, ecological, and genetic studies. *Ethol Ecol Evol* 11:149–169.
- Vargo EL (2003a) Hierarchical analysis of colony and population genetic structure of the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes*, using two classes of molecular markers. *Evolution* 57:2805–2518.
- Vargo EL (2000) Polymorphism at trinucleotide microsatellite loci in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. *Molecular-Ecology* 9:817–829.
- Vargo EL, Carlson JR (2006) Comparative study of breeding systems of sympatric subterranean termites (*Reticulitermes flavipes* and *R. hageni*) in central North Carolina using two classes of molecular genetic markers. *Environ Entomol* 35:173–187.

- Vargo EL, Husseneder C (2009) Biology of subterranean termites: insights from molecular studies of *Reticulitermes* and *Coptotermes*. *Annu Rev Entomol* 54:379–403.
- Vargo EL, Husseneder C (2011) Genetic structure of termite colonies and populations. In: Bignell DE, Roisin Y, Lo N (eds) *Biology of Termites: a modern synthesis*. Springer Science + Business Media, Dordrecht, pp 321–347
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358–1370.

Fig. S1 Minimum-spanning network of mtDNA haplotypes from *Reticulitermes flavipes*. Colors differentiate distinct haplotypes and their number of samples between parentheses.

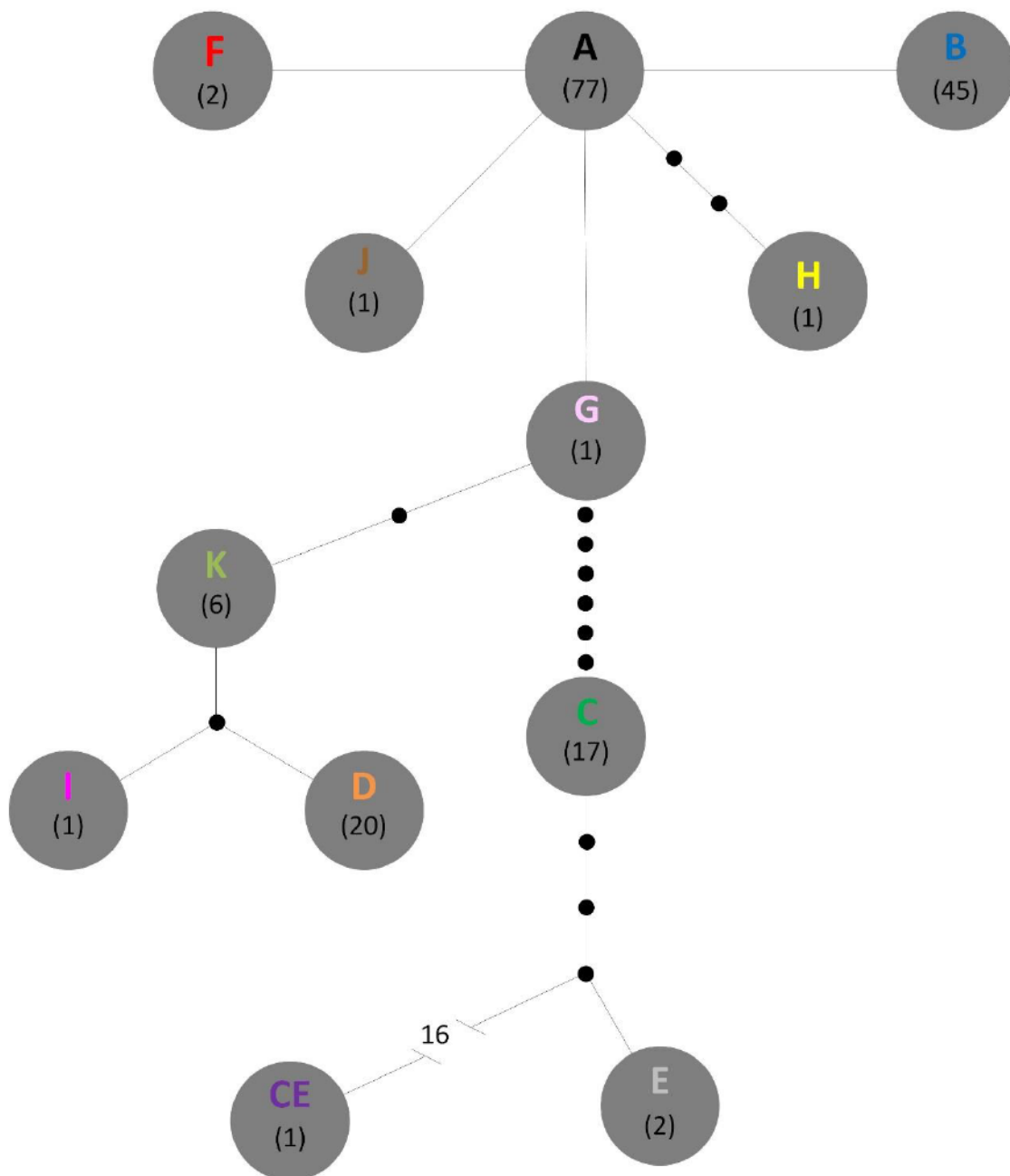


Table S1 Samples information's of *Reticulitermes flavipes* referring to locations and GPS positions (Lat/Lon), mtDNA COII haplotypes, inferred clusters with STRUCTURE (S) and with GENELAND (G) on eight microsatellite loci of samples collected in Centre-Val de Loire (CVL) region, Île-de-France (IDF) region and from the article of Perdereau *et al.* 2013a.

Sample references	Location	Region	GPS coordinates		Genbank Accession Number	Markers		Estimated populations	
			Lat	Lon		mtDNA COII	nuclear DNA	STRUCTURE	GENELAND
TC01	Joué-lès-Tours	CVL	0.672386	47.352804	MF447379	B	X	S1	G1
TC02	Joué-lès-Tours	CVL	0.672552	47.352256	MF447380	B	X	S1	G1
TC03	Richelieu	CVL	0.318788	47.012432	MF447381	A	X	S2	G3
TC04	Richelieu	CVL	0.361836	47.018821	MF447382	A	X	S2	G3
TC05	Tours	CVL	0.668824	47.385258	MF447383	B	X	S1	G1
TC06	Chouzé sur Loire	CVL	0.126416	47.238239	MF447384	K	X	S3	G5
TC07	Chouzé sur Loire	CVL	0.057419	47.214058	MF447385	K	X	S3	G5
TC08	Chouzé sur Loire	CVL	0.057418	47.214058	MF447386	K	-	-	-
TC09	La Ville aux Dames	CVL	0.780485	47.389017	MF447387	B	X	S1	G1
TC10	La Ville aux Dames	CVL	0.780304	47.389065	MF447388	B	X	S1	G1
TC11	St Genouph	CVL	0.601660	47.364034	MF447389	B	-	-	-
TC12	La Riche	CVL	0.653515	47.378117	MF447390	B	X	S1	G1
TC13	Berthenay	CVL	0.523843	47.363269	MF447391	B	X	S1	G1
TC14	Fondettes	CVL	0.645456	47.398418	MF447392	B	X	S1	G1
TC15	Saint Avertin	CVL	0.730555	47.357361	MF447393	B	X	S1	G1
TC16	Tours	CVL	0.704274	47.380846	MF447394	B	X	S1	G1
TC17	Lemeré	CVL	0.313972	47.100947	MF447395	A	X	S2	G3
TC18	La Ville aux Dames	CVL	0.780485	47.389017	MF447396	B	X	S1	G1
TC19	St Genouph	CVL	0.584546	47.369234	MF447397	B	X	S1	G1
TC20	Berthenay	CVL	0.534227	47.364001	MF447398	B	X	S1	G1
TC21	Montlouis sur Loire	CVL	0.859446	47.381838	MF447399	B	X	S1	G1
TC22	La Riche	CVL	0.651186	47.377883	MF447400	B	X	S1	G1
TC23	Tours	CVL	0.693902	47.360997	MF447401	B	X	S1	G1

Sample references	Location	Region	GPS coordinates		Genbank Accession Number	Markers		Estimated populations	
			Lat	Lon		mtDNA COII	nuclear DNA	STRUCTURE	GENELAND
TC24	Manthelan	CVL	0.839098	47.136961	MF447402	B	X	S1	G1
TC25	Cravant les Coteaux	CVL	0.345702	47.158618	MF447403	A	X	S2	G3
TC26	Chaveignes	CVL	0.405129	47.052326	MF447404	A	X	S2	G3
TC27	Savonnières	CVL	0.561769	47.336450	MF447405	B	-	-	-
TC28	Savonnières	CVL	0.561572	47.336345	MF447406	B	X	S1	G1
TC29	La Riche	CVL	0.648383	47.385851	MF447407	B	X	S1	G1
TC30	La Riche	CVL	0.648383	47.385851	MF447408	B	X	S1	G1
TC31	Berthenay	CVL	0.490155	47.351929	MF447409	B	X	S1	G1
TC32	Berthenay	CVL	0.490155	47.351929	MF447410	B	X	S1	G1
TC33	Joué-lès-Tours	CVL	0.671869	47.346523	MF447411	B	X	S1	G1
TC34	Beaumont en Véron	CVL	0.189572	47.178468	MF447412	A	X	S2	G3
TC35	Cravant les Coteaux	CVL	0.312551	47.162484	MF447413	A	X	S2	G3
TC36	Cravant les Coteaux	CVL	0.313507	47.162481	MF447414	A	X	S2	G3
TC37	Cravant les Coteaux	CVL	0.314891	47.162313	MF447415	A	-	-	-
TC38	Savonnières	CVL	0.561769	47.336450	MF447416	B	X	S1	G1
TC39	Fay aux loges	CVL	2.144386	47.923287	MF447417	CE	X	S1	G1
TC40	Berthenay	CVL	0.523818	47.363357	MF447418	B	X	S1	G1
TC41	La Riche	CVL	0.660084	47.380681	MF447419	B	-	-	-
TC42	La Riche	CVL	0.642519	47.378285	MF447420	B	X	S1	G1
TC43	La Riche	CVL	0.638916	47.387371	MF447421	B	X	S1	G1
TC44	Berthenay	CVL	0.524826	47.362359	MF447422	B	-	-	-
TC45	Fondettes	CVL	0.583159	47.398897	MF447423	B	X	S1	G1
TC46	Tours	CVL	0.695069	47.402991	MF447424	B	X	S1	G1
TC47	Manthelan	CVL	0.838949	47.137636	MF447425	B	-	-	-
TC48	Manthelan	CVL	0.839400	47.137772	MF447426	B	X	S1	G1
TC49	Beaumont en Véron	CVL	0.190431	47.178306	MF447427	A	X	S2	G3
TC50	Beaumont en Véron	CVL	0.189979	47.178763	MF447428	A	X	S2	G3

Sample references	Location	Region	GPS coordinates		Genbank Accession Number	Markers		Estimated populations	
			Lat	Lon		mtDNA COII	nuclear DNA	STRUCTURE	GENELAND
TC51	Beaumont en Véron	CVL	0.189782	47.178548	MF447429	A	X	S2	G3
TC52	Beaumont en Véron	CVL	0.190341	47.178579	MF447430	A	X	S2	G3
TC53	Beaumont en Véron	CVL	0.189460	47.177700	MF447431	A	X	S2	G3
TC54	Beaumont en Véron	CVL	0.190146	47.178141	MF447432	A	X	S2	G3
TC55	Chouzé sur Loire	CVL	0.155466	47.249421	MF447433	K	X	S3	G5
TC56	Chouzé sur Loire	CVL	0.155466	47.249421	MF447434	K	X	S3	G5
TC57	Ligré	CVL	0.287359	47.122481	MF447435	A	X	S2	G3
TC58	Berthenay	CVL	0.523357	47.363168	MF447436	B	X	S1	G1
TC59	St Cyr sur Loire	CVL	0.648244	47.396521	MF447437	B	X	S1	G1
TC60	Lemeré	CVL	0.313992	47.100907	MF447438	A	X	S2	G3
TC61	Richelieu	CVL	0.315087	47.009289	MF447439	B	X	S1	G3
TC62	Richelieu	CVL	0.315087	47.009289	MF447440	B	X	S1	G3
PP01	Paris 9 th	IDF	2.328885	48.883059	MF447334	D	X	S3	G7
PP02	Paris 8 th	IDF	2.309844	48.872253	MF447335	D	X	S3	G7
PP03	Paris 16 th	IDF	2.269412	48.862134	MF447336	D	X	S3	G7
PP04	Paris 13 th	IDF	2.366112	48.832472	MF447337	D	X	S3	G7
PP05	Paris 16 th	IDF	2.273899	48.855622	MF447338	A	X	S2	G7
PP06	Paris 16 th	IDF	2.265278	48.856083	MF447339	A	X	S2	G7
PP07	Paris 8 th	IDF	2.297101	48.874092	MF447340	A	X	S2	G7
PP08	Paris 8 th	IDF	2.305418	48.866640	MF447341	A	X	S2	G7
PP09	Paris 8 th	IDF	2.308376	48.869948	MF447342	A	X	S2	G7
PP10	Paris 19 th	IDF	2.375387	48.892660	MF447343	A	X	S2	G7
PP11	Paris 17 th	IDF	2.316588	48.892582	MF447344	A	X	S2	G7
PP12	Paris 17 th	IDF	2.314745	48.895147	MF447345	A	X	S2	G7
PP13	Paris 17 th	IDF	2.312607	48.894377	MF447346	A	X	S2	G7
PP14	Paris 4 th	IDF	2.358742	48.854871	MF447347	A	X	S2	G7

Sample references	Location	Region	GPS coordinates		Genbank Accession Number	Markers		Estimated populations	
			Lat	Lon		mtDNA COII	nuclear DNA	STRUCTURE	GENELAND
PP15	Paris 19 th	IDF	2.383244	48.895670	MF447348	A	X	S2	G7
PP16	Paris 15 th	IDF	2.297947	48.836407	MF447349	A	X	S2	G7
PP17	Paris 6 th	IDF	2.340149	48.849259	MF447350	A	X	S2	G7
PP18	Paris 2 nd	IDF	2.326792	48.869445	MF447351	A	X	S2	G7
PP19	Clichy	IDF	2.310576	48.898353	MF447352	A	X	S2	G7
PP20	Paris 2 nd	IDF	2.336417	48.871278	MF447353	A	X	S2	G7
PP21	Paris 8 th	IDF	2.325101	48.871073	MF447354	A	X	S2	G7
PP22	Paris 9 th	IDF	2.334690	48.872598	MF447355	A	X	S2	G7
PP23	Paris 17 th	IDF	2.313111	48.898861	MF447356	A	X	S2	G7
PP24	Paris 13 th	IDF	2.376889	48.823810	MF447357	A	X	S2	G7
PP25	Paris 19 th	IDF	2.376382	48.893711	MF447358	A	X	S2	G7
PP26	Paris 20 th	IDF	2.404611	48.876833	MF447359	A	X	S2	G7
PP27	Paris 12 th	IDF	2.398848	48.833127	MF447360	A	X	S2	G7
PP28	Paris 7 th	IDF	2.298639	48.860268	MF447361	A	X	S2	G7
PP29	Morigny champigny	IDF	2.345548	48.802870	MF447362	D	X	S3	G2
PP30	Etampes	IDF	2.189168	48.451230	MF447363	D	X	S3	G2
PP31	Kremlin-Bicêtre	IDF	2.155279	48.431944	MF447364	D	X	S3	G2
PP32	Sotteville-Lès-Rouen	-	1.081944	49.413889	MF447365	A	X	S2	G7
PP33	Juvisy-Sur-Orge	IDF	2.380556	48.693056	MF447366	B	X	S1	G2
PP34	Puteaux	IDF	2.288889	48.996667	MF447367	H	X	S3	G7
PP35	Etampes	IDF	2.2027778	48.573333	MF447368	D	X	S3	G2
PP36	Chatou	IDF	2.163333	48.900556	MF447369	D	X	S3	G7
PP37	Fontenay sous Bois	IDF	2.461945	48.850833	MF447370	A	X	S2	G7
PP38	Champigny sur Marne	IDF	2.529722	48.820833	MF447371	D	X	S3	G2
PP39	Paris 17 th	IDF	2.312791	48.895372	MF447372	A	X	S2	G7
PP40	Villeneuve le roi	IDF	2.432681	48.727928	MF447373	D	X	S3	G2

Sample references	Location	Region	GPS coordinates		Genbank Accession Number	Markers		Estimated populations	
			Lat	Lon		mtDNA COII	nuclear DNA	STRUCTURE	GENELAND
PP41	Villejuif	IDF	2.364362	48.794416	MF447374	D	X	S3	G2
PP42	Villejuif	IDF	2.364602	48.794454	MF447375	D	X	S3	G2
PP43	Choisy le roi	IDF	2.425551	48.763443	MF447376	D	X	S3	G2
PP44	Versailles	IDF	2.130490	48.796663	MF447377	C	X	S3	G7
PP45	Saint Denis	IDF	2.361577	48.916058	MF447378	C	X	S3	G7
Fr01	Petit Quevilly	-	1.05388900	49.43111100	JQ280596	A	X	S4	G4
Fr02	Pacy sur Eure	-	1.38280000	49.01670000	JQ280576	D	X	S4	G4
Fr03	Paris 7 th	IDF	2.30026880	48.85758130	JQ280605	A	X	S4	G7
Fr04	Paris 8 th	IDF	2.34769810	48.84049180	JQ280604	A	X	S4	G7
Fr05	Paris 8 th	IDF	2.32608690	48.87057530	JQ280603	A	X	S4	G7
Fr06	Paris 9 th	IDF	2.34567040	48.88236550	JQ280606	A	X	S4	G7
Fr07	Paris 11 th	IDF	2.36571720	48.86661990	JQ280607	A	X	S4	G7
Fr08	Paris 11 th	IDF	2.36543040	48.86636790	JQ280572	D	X	S4	G7
Fr09	Paris 11 th	IDF	2.36822810	48.85693410	JQ280571	A	X	S4	G7
Fr10	Paris 13 th	IDF	2.36623980	48.83447990	JQ280577	D	X	S4	G7
Fr11	Paris 13 th	IDF	2.36828200	48.83175880	JQ280578	A	X	S4	G7
Fr12	Paris 16 th	IDF	2.39252190	48.88214850	JQ280579	F	X	S4	G7
Fr13	Paris 16 th	IDF	2.27917550	48.86543140	JQ280580	A	X	S4	G7
Fr14	Puteaux	IDF	2.23888900	48.88500000	JQ280582	A	X	S4	G7
Fr15	Pantin	IDF	2.40168000	48.89658000	JQ280584	F	X	S4	G7
Fr16	Bagnolet	IDF	2.41810000	48.86920000	JQ280581	D	X	S4	G7
Fr17	Montreuil	IDF	2.44361100	48.86111100	JQ280583	D	X	S4	G7
Fr18	Créteil	IDF	2.46277800	48.79111100	JQ280585	D	X	S4	G2
Fr19	Le Mans	-	0.19694400	48.00416700	JQ280575	A	X	S4	G7
Fr20	La Baule-Escoublac	-	-2.39080000	47.28670000	JQ280554	E	X	S4	G4
Fr21	Saumur	-	-0.07694410	47.26000000	JQ280566	K	X	S4	G4

Sample references	Location	Region	GPS coordinates		Genbank Accession Number	Markers		Estimated populations	
			Lat	Lon		mtDNA COII	nuclear DNA	STRUCTURE	GENELAND
Fr28	St Martin de Macon	-	-0.11416700	47.01440000	JQ280555	A	X	S4	G4
Fr29	Thouars	-	-0.21416700	46.97583290	JQ280587	A	X	S4	G4
Fr30	Ciron Château de Romefort	-	1.23750000	46.62222200	JQ280558	A	X	S4	G4
Fr31	Poitiers	-	0.33611200	46.58194500	JQ280573	A	X	S4	G4
Fr32	Jazeneuil	-	0.06972190	46.46583300	JQ280588	A	X	S4	G4
Fr33	La Couarde	-	-0.15930010	46.32000000	JQ280589	A	X	S4	G4
Fr34	Niort	-	-0.46055600	46.32583300	JQ280556	A	X	S4	G4
Fr35	Olonnes	-	-1.82749990	46.54944000	JQ280590	A	X	S4	G4
Fr36	Ile de Ré	-	-1.43377990	46.20130000	JQ280591	A	X	S4	G6
Fr37	La Rochelle	-	-1.14996000	46.16003700	JQ280549	A	X	S4	G6
Fr38	Ile d'Aix	-	-1.17249990	46.01280000	JQ280574	C	X	S3	G6
Fr39	Ile d'Oléron Boyardville	-	-1.33166700	45.97972200	JQ280594	A	X	S4	G4
Fr40	Ile d'Oléron Saumonard	-	-1.24052900	45.97316800	JQ280593	C	X	S4	G4
Fr41	Ile d'Oléron Sables-Vigniers	-	-1.37841200	45.96117400	JQ280592	C	X	S4	G4
Fr42	Ile d'Oléron St Trojan	-	-1.24630500	45.85794500	JQ280597	C	X	S4	G4
Fr43	Ile d'Oléron St Trojan	-	-1.23995000	45.84185900	JQ280598	A	X	S4	G4
Fr44	Rochefort	-	-0.95878600	45.94211100	JQ280601	A	X	S4	G4
Fr45	La Coubre	-	-1.22812300	45.77558900	JQ280595	C	X	S4	G4
Fr46	La Tremblade	-	-1.14166700	45.76944400	JQ280542	C	X	S4	G4
Fr47	Saintes	-	-0.63330000	45.74640000	JQ280602	C	X	S4	G4
Fr48	St Georges de Didonne	-	-0.99783800	45.60271600	JQ280545	C	X	S4	G4
Fr49	Mortagne sur Gironde	-	-0.78361100	45.48361100	JQ280546	A	X	S4	G4
Fr50	Vindelle	-	0.12249990	45.72110000	JQ280557	A	X	S4	G6
Fr51	Jarnac	-	-0.17580000	45.68140000	JQ280540	A	X	S4	G4
Fr52	Galgon	-	-0.27138900	44.99222200	JQ280547	C	X	S4	G4
Fr53	St-Loubes	-	-0.42694390	44.91810000	JQ280563	I	X	S4	G4

Sample references	Location	Region	GPS coordinates		Genbank Accession Number	Markers		Estimated populations	
			Lat	Lon		mtDNA COII	nuclear DNA	STRUCTURE	GENELAND
Fr54	Pessac	-	-0.63111100	44.80666700	JQ280565	H	X	S4	G4
Fr55	Talence	-	-0.58400000	44.80000000	JQ280564	A	X	S4	G4
Fr56	St-Médard en Jalles	-	-0.71638900	44.89638900	JQ280544	C	X	S4	G4
Fr57	St-Médard en Jalles	-	-0.71638900	44.89639000	JQ280548	C	X	S4	G4
Fr58	La Teste-de-Buch	-	-1.14571100	44.62000000	JQ280551	C	X	S4	G4
Fr59	Arcachon	-	-1.16918600	44.65278000	JQ280550	C	X	S4	G6
Fr60	St-Michel de Montaigne	-	0.03083310	44.87500000	JQ280560	A	X	S4	G6
Fr61	Castillon-la-Bataille	-	-0.04333300	44.85416700	JQ280543	A	X	S4	G6
Fr62	Bergerac	-	0.48305500	44.85194390	JQ280561	J	X	S4	G6
Fr63	Eymet	-	0.39888900	44.66861100	JQ280553	A	X	S3	G6
Fr64	Montauban	-	1.35583290	44.01805600	JQ280541	E	X	S4	G6
Fr65	Montans	-	1.88611100	43.86722200	JQ280539	B	X	S3	G6
Fr66	Albi	-	2.14638900	43.92888900	JQ280599	B	X	S4	G6
Fr67	St Pierre d'Irube	-	-1.45777800	43.47719990	JQ280562	C	X	S4	G6
Fr68	Anglet	-	-1.51833400	43.48499990	JQ280559	C	X	S4	G6
Fr69	Toulouse	-	1.44396190	43.60448200	JQ280552	G	X	S4	G6
Fr70	Martigues	-	5.04750000	43.40527800	JQ280600	A	X	S4	G6

Table S2 Samples information's of *Reticulitermes flavipes* referring to locations and GPS positions (Lat / Lon) collected at the local scale of the Tours agglomeration.

Sample references	Location	GPS coordinates	
		Lat	Lon
Tours			
TCT01	Allée Pr G. Louis	0.695303	47.359534
TCT02	Allée J. de la Bruyère	0.694249	47.359721
TCT03	Allée J. de la Bruyère	0.693971	47.359811
TCT04	Allée J. de la Bruyère	0.693946	47.360151
TCT05	Allée J. de la Bruyère	0.693904	47.360420
TCT06	Allée J. de la Bruyère	0.693762	47.360717
TCT07	Allée J. de la Bruyère	0.693902	47.360997
TCT08	Allée J. de la Bruyère	0.693935	47.360907
TCT09	Allée J. de la Bruyère	0.694258	47.360896
TCT10	Allée J. de la Bruyère	0.694274	47.360410
TCT11	Allée Pr G. Louis	0.695283	47.359898
TCT12	Rue Bergeonnerie	0.694774	47.359074
TCT13	Allée J. de la Bruyère	0.693725	47.361527
TCT14	Allée J. de la Bruyère	0.693781	47.361768
TCT15	Allée J. de la Bruyère	0.694171	47.362130
Joué les Tours			
TCJT01	Parc de la Rabière	0.671906	47.34668
TCJT02	Parc de la Rabière	0.671869	47.346523
TCJT03	Parc de la Rabière	0.671634	47.346157
TCJT04	Parc de la Rabière	0.671609	47.345956
TCJT05	Parc de la Rabière	0.671402	47.345772
TCJT06	Rue de la rabière	0.666619	47.345647
TCJT07	Rue Verdun	0.665254	47.346108
TCJT08	Rue Verdun	0.666043	47.346282
TCJT09	Rue Verdun	0.665917	47.346431
TCJT10	Rue Verdun	0.665732	47.346712
TCJT11	Rue Verdun	0.665874	47.346844
La Riche			
TCLR01	Chemin du Vivier	0.642519	47.378285
TCLR02	Chemin du Vivier	0.641321	47.377959
TCLR03	Rue des Montils	0.641614	47.377159
TCLR04	Chemin du Vivier	0.642656	47.377928
TCLR05	Rue des Montils	0.642832	47.377237
TCLR06	Rue des Montils	0.643455	47.376065
TCLR07	Rue des Montils	0.642518	47.376374

Table S3 Haplotypic diversity of the mitochondrial gene COII (Cytochrome Oxidases subunit II) of *Reticulitermes flavipes* samples in the French population.

	<i>n</i>	<i>Nh</i>	<i>Hd</i>	<i>Nd (Pi)</i>
Region				
Ile de France	63	6	0.561 ± 0.047	0.0032
Centre-Val de Loire	62	4	0.531 ± 0.053	0.0024
France	175	12	0.720 ± 0.024	0.0047

Quatrième partie

- Discussion -

Au cours de cette thèse, nous avons cherché à déterminer quelles pouvaient être les caractéristiques permettant au termite invasif *R. flavipes* de s'installer et persister en milieu urbain et plus particulièrement dans la ville de Paris.

L'ensemble des résultats obtenus confirme que certaines caractéristiques de l'organisation sociale de ce termite, observées dans la population source et dans les zones forestières de son aire d'introduction, sont retrouvées en milieu urbain et pourraient lui permettre de s'installer et de persister dans ce milieu particulier. De plus, on a pu voir que cet habitat possède les caractéristiques idéales pour que cette espèce s'installe et prolifère. Nous allons ici discuter plus particulièrement de l'implication de ces caractéristiques biologiques et paysagères sur le succès invasif de cette espèce. Grâce aux données obtenues au cours de cette thèse, nous proposerons ensuite quelques scénarios sur l'histoire de l'invasion de ce termite en France, puis nous présenterons quelques outils et préconisations qui pourraient permettre, selon nous, d'améliorer la lutte contre cet insecte nuisible en ville.

A. Une organisation sociale urbaine

La capacité à fusionner et le grand nombre de reproducteurs actifs au sein des colonies de *R. flavipes* en milieu urbain confirment les traits biologiques propres aux populations invasives de ce termite.

1. Structures reproductrices

On sait que la structure reproductrice au sein des colonies de *Reticulitermes flavipes*, peuvent être variables dans son aire d'origine (Vargo *et al.* 2013 ; Perdereau *et al.* 2015). Comme cela a été constaté dans les études précédentes effectuées dans son aire d'introduction (Dronnet *et al.* 2005 ; Perdereau *et al.* 2010a ; Perdereau *et al.* 2015), nous n'avons toujours pas identifié de familles simples dans les populations urbaines. Nous avons également constaté que le pourcentage de familles mixtes est très élevé en France (entre 25% et 38,9%) (Études 1 p85 et 2 p117), comparé aux pourcentages observés aux États-Unis (entre 0% et 13,6%, Vargo et Husseneder 2009). De plus, il est possible que le pourcentage de familles mixtes en France soit sous-estimé. En effet, comme le précisait Perdereau *et al.* (2010a), notre capacité à distinguer les familles mixtes des familles étendues se base uniquement sur le nombre d'allèles présents dans la colonie. Au vu de la faible diversité génétique des populations françaises reflétée par des marqueurs microsatellites peu polymorphes et des valeurs de richesse allélique très faibles ($R_s = [1,96 ; 4.73]$, contre 10,4 à la Nouvelle Orléans ; Perdereau *et al.* 2015), notre capacité à détecter les familles mixtes en est d'autant plus réduite. En effet, dans l'étude 1 (p85), qui reprenait une partie des individus échantillonnés par S. Dronnet durant sa thèse, on a pu identifier des familles mixtes avec l'utilisation de 2 loci microsatellites différents (*Rf6-1* et *Rf21-1*). Ces loci plus polymorphes n'avaient pas été utilisés à l'époque et c'est probablement la raison principale par laquelle aucune famille mixte n'avait pu être détectée (Dronnet *et al.* 2005 ; Dronnet *et al.* 2006). De plus, dans l'étude 3 (p149), par exemple, toutes les colonies identifiées étaient des familles étendues mais 4 loci microsatellites étaient monomorphes et la richesse allélique était très faible ($R_s = [1,96 ; 2,19]$). Nous ne pouvons donc pas exclure le fait que certaines de ces colonies considérées comme familles étendues, après analyse, étaient en réalité des familles issues de fusion coloniale, mais nous ne sommes pas en mesure de le démontrer.

On a pu, pour la première fois, trouver 103 reproducteurs néoténiques au sein d'une colonie de *Reticulitermes flavipes* et ce en ville (Étude 2, Figure 17 p121). Cette découverte corrobore les résultats trouvés par les inférences génétiques qui nous indiquaient qu'un grand nombre de reproducteurs néoténiques (supérieur à 100) étaient actifs dans les colonies de l'aire invasive. L'inférence de la présence de ce grand nombre de reproducteurs suggère que les colonies s'étendent en réseaux très vastes de nids apparentés et interconnectés. De plus, l'apparement fort qu'il en résulte augmente les taux de consanguinité au sein des colonies ($F_{CT} = [0.20 - 0.25]$). Il est connu que la dépression de consanguinité affecte de nombreuses espèces animales. Ce phénomène peut avoir de nombreuses conséquences allant de l'évolution des systèmes de reproduction à la disparition des populations (Pusey and Wolf 1996 ; Hedrick and Kalinowski 2000). Même s'il est commun de l'observer chez les insectes sociaux (Cook and Crozier 1995 ; Darvill *et al.* 2006) et chez les termites en particulier (Myles 1999 ; Thorne *et al.* 1999), certains mécanismes d'évitement sont mis en place, tels que l'évitement de partenaires apparentés lors des vols d'essaimage, avec par exemple une temporalité décalée dans l'envol d'un sexe par rapport à l'autre (Bulmer 1983 ; DeHeer and Vargo 2006). Cependant, l'absence d'observation de famille simple et l'abondance de ces reproducteurs néoténiques dans les colonies ne permettent pas de mettre en évidence ce type de mécanismes dans les populations françaises. Malgré tout, il a été observé que la structure ouverte des colonies et leur capacité à fusionner entre elles permettraient de compenser les effets potentiellement néfastes de la consanguinité induite par la néoténie (DeHeer and Vargo 2004 ; Perdureau *et al.* 2010a, b). On ne connaît pas encore aujourd'hui les mécanismes qui sont à l'origine de cette différenciation en néoténiques mais plusieurs pistes sont à l'étude (Su *et al.* 2017 ; Sun *et al.* 2017), telle que la détermination génétique (E.L Vargo, données non publiées).

Chez un autre termite souterrain, *Coptotermes formosanus*, très invasif dans le monde et notamment aux États-Unis, le pattern d'invasion est très différent de celui observé chez *R. flavipes*. La faible diversité génétique observée dans les populations invasives de ce termite n'entraîne pas la formation de vastes colonies polygynes comme chez les autres espèces de termites (p.ex., *Reticulitermes* spp.) et chez certaines espèces de fourmis invasives (p.ex., La fourmi de feu et la fourmi d'Argentine) (Husseneder *et al.* 2012 ; Helanterä *et al.* 2009). En effet, les populations natives de *C. formosanus* présentent principalement des colonies étendues avec un grand nombre de reproducteurs néoténiques et les populations invasives

présentent principalement des colonies simples (Husseneder et al. 2012). Cependant, il a été observé que certaines populations en milieu urbain pouvaient, contrairement à populations étudiées en milieux moins urbanisés, avoir un grand nombre de colonies étendues (avec peu de néoténiques toutefois) (Aluko et Husseneder 2007). De plus, comme pour *R. flavipes*, l'expansion de l'aire d'invasion de cette espèce aux États-Unis est supposée être associée aux activités ferroviaires (Jenkins et al. 2002). Comme nous l'avons vu pour *R. flavipes*, le milieu urbain pourrait jouer un rôle dans la dynamique d'invasion d'autres espèces invasives et ainsi la production de colonies étendues ainsi que la dispersion *via* les activités humaines seraient peut-être des réponses évolutives aux pressions de ce milieu urbain.

2. Modes de dispersion

On a pu voir en introduction qu'il existait, chez les espèces du genre *Reticulitermes*, deux modes de dispersion : l'essaimage via les adultes ailés et le bouturage via la différenciation de néoténiques (p54). Dans la majorité des espèces de termites, l'essaimage est le principal mode de dispersion qui permet une homogénéisation des flux de gènes au sein des populations. En effet, l'appariement aléatoire des individus, dans ce type de reproduction, contribue au croisement génétique entre les colonies. Il en résulte souvent une structuration en une seule population sur une grande zone géographique correspondant plus ou moins aux distances de dispersion des ailés (Bulmer 1983 ; Thorne et al. 1999 ; Bulmer et al. 2001). Le bouturage en revanche va créer de la viscosité génétique associée à un isolement par la distance (IBD) (Wright 1943). En effet, la différenciation d'individus en néoténiques et leur reproduction consanguine associée va créer par bouturages successifs de la différenciation génétique avec la distance qui sépare les nids bouturés (Dronnet et al. 2005 ; Leniaud et al. 2009 ; Perdereau et al. 2010a ; Perdereau et al. 2015). Les différentes études que nous avons réalisées ici ont pu mettre en évidence cette structure particulière de bouturage colonial et l'observation d'IBD au sein des colonies de *R. flavipes*. De plus, à l'échelle de la ville de Paris, on a pu observer des groupes génétiques déconnectés géographiquement (Étude 2, Fig. 2 p 136). Ces groupes sont probablement le fruit de fragments coloniaux bouturés par l'Homme. En effet, il est fortement suggéré que dans son aire invasive, la dispersion de *R. flavipes* soit avant tout favorisée par l'homme (Bagnères et al. 1990 ; Vieau 1993 ; Dronnet et al. 2005 ; Perdereau et al. 2010a ; Perdereau et al. 2015), ce que l'on a pu mettre en avant dans l'étude 2 (p117). De plus, étant donné le pattern de distribution des termites, il est peu probable que l'expansion soit uniquement déterminée par leur capacité de dispersion intrinsèque. La dispersion par

essaimage (sur de moyennes distances) ou par bouturage (sans l'aide de l'homme, sur de courtes distances) est limitée à une centaine de mètres chez cette espèce (Grace 1990 ; Shelton *et al.* 2006 ; Vargo and Carlson 2006). Bien que les essaimage soient fréquents dans les forêts de la côte atlantique (Vieau 2001 ; Perdereau *et al.* 2010a ; Brossette *et al.* 2017), ils sont relativement rares à Paris et restent anecdotiques (Lohou *et al.* 1997). De plus, si un essaimage se produit en milieu urbain, la probabilité qu'il ait lieu dans un bâtiment est très élevée et la probabilité qu'un individu trouve un partenaire d'une autre colonie en ville est extrêmement faible. Dans certains cas, à Paris, on a observé des distances de l'ordre du kilomètre entre deux points assignés à la même colonie. On peut attribuer ce résultat au fait qu'une partie d'une infestation ait été transportée pour fonder une seconde infestation expliquant la similarité des entités génétiques observées. Cependant, on ne peut pas exclure que deux infestations (ou plus) aient été fondées indépendamment et possèdent des distributions génotypique similaires.

La fondation coloniale par le bouturage semble alors être une stratégie bien plus efficace que l'essaimage. Fonder une nouvelle colonie rapidement avec peu d'individus grâce à la différenciation de néoténiques en quelques mois, permet de se répandre très vite et très loin (Pichon *et al.* 2007 ; Leniaud *et al.* 2011). Le bouturage permet également de survivre aux variations climatiques (hiver) dans les premiers stades de la fondation via la production rapide d'un grand nombre d'individus, contrairement à la fondation par essaimage qui nécessite un temps beaucoup plus long pour obtenir les premiers individus (Janowiecki *et al.* 2013 ; Brossette *et al.* 2017). Il est possible alors qu'il y ait eu un changement de stratégie de reproduction, de l'essaimage vers le bouturage, pour les populations vivant dans des habitats soumis à de fortes perturbations humaines (Bourguignon *et al.* 2016). Ces changements se sont peut-être produits à l'origine en Louisiane (c.-à-d., dans la population source des populations de *R. flavipes* invasives), et peuvent être une des raisons pour lesquelles aucune famille simple n'ait été observée, ni dans les populations urbaines ni dans les populations forestières, que ce soit en France mais aussi au Chili (Perdereau *et al.* 2015).

3. Délimitation coloniale

L'identification des limites coloniales et les implications que cela entraîne sur l'étude des termites souterrains restent un grand défi malgré les avancées significatives que nous avons pu obtenir. Nous avons pu identifier et voir l'évolution dans le temps d'entités génétiques

(colonies) grâce à l'utilisation de la génétique du paysage, qui permet de tenir compte à la fois de la distribution des génotypes des individus échantillonnés et de la distribution spatiale de ces échantillons. La plupart des études qui se penchent sur les analyses des patterns spatiaux au sein des structures génétiques mettent en avant l'importance des procédures et la taille des échantillonnages influençant les résultats (Balkenhol and Fortin 2016). Le mode de vie cryptique et la structure complexe des colonies de termites souterrains (toutes espèces confondues) rendent difficile l'étude de ces colonies dans leur intégralité. De plus, dans le paysage urbain plus particulièrement, l'échantillonnage des ouvriers fourrageurs est d'autant plus complexe car difficile à identifier au milieu de toutes les infrastructures présentes. Ainsi, leur échantillonnage ne peut être exhaustif (Vargo and Parman 2012). Une difficulté supplémentaire chez *R. flavipes*, en particulier dans les populations invasives, est sa structure coloniale unique qui rend la détermination des limites coloniales plus difficiles si l'on utilise les approches classiques qui se basent uniquement sur la différenciation génotypique entre points de collecte (Dronnet *et al.* 2005 ; Perdereau *et al.* 2010a ; Perdereau *et al.* 2015). Le défi reste important car, malgré l'identification de structures fortes et significatives, l'utilisation de ces approches se fait dans un cadre théorique où les populations sont considérées **panmictiques*** et à l'équilibre d'Hardy-Weinberg, ce qui n'est pas le cas de nos colonies au sein desquelles les niveaux de consanguinité sont très élevés. Cela nous permet cependant de discuter de la notion de colonie comme entité fonctionnelle, génétique et spatiale.

Au vu des résultats obtenus dans nos différentes études, il est nécessaire de redéfinir le terme « colonie » chez cette espèce, et plus généralement chez les termites souterrains. Comme nous l'avons vu en introduction (p55), chez les termites souterrains, les points d'échantillonnage ne présentant pas de différenciation génétique sont considérés comme appartenant à la même « colonie » (Dronnet *et al.* 2005 ; Aluko and Husseneder 2007 ; Vargo and Parman 2012 ; Perdereau *et al.* 2015). Comme cela a été observé par Dronnet *et al.* (2005) et lors de cette thèse, certains points d'échantillonnage peuvent être groupés ensemble sans pour autant être physiquement connectés et, même parfois distants de plusieurs kilomètres (exemple : Étude 1, p85 : 1492,78 mètres séparent deux points non différenciés génétiquement), et même de dizaines de kilomètres (Leniaud *et al.* 2010). Il a été observé et défini des « colonies » très étendues spatialement (plusieurs centaines de mètres) dans les forêts d'Olonne et Oléron, ainsi qu'à Paris (Dronnet *et al.* 2005 ; Perdereau *et al.* 2010a ;

Perdereau *et al.* 2015). De plus, la capacité de ces colonies à fusionner entre elles laisse penser que cette structure particulière fait référence à ce qui est défini chez les insectes sociaux par le terme « supercolonies » ou encore « entités unicoloniales », comme cela a été observé chez *R. urbis* dans la ville de Domène (Leniaud *et al.* 2009). Ce terme est régulièrement employé pour décrire les vastes colonies de fourmis polygynes (issues de multiples reines) et polydômes (issues de multiples nids) (Helanterä *et al.* 2009 ; Schultner *et al.* 2016). Cependant, ce terme non plus ne semble pas approprié ici, car la présence d'un pattern d'isolement par la distance entre les points d'une même « colonie » suggère la présence de réseaux avec des centres reproductifs indépendants révélant ainsi plusieurs nids bouturés. On peut, donc dans notre contexte d'étude, utiliser le terme « d'entités coloniales » faisant référence aux différents nids bouturés. Ceci semble plus approprié et décrit la structure coloniale de cette espèce dans son aire invasive, en faisant référence à des infestations spatialement structurées en plusieurs entités coloniales.

B. Structure urbaine particulière

Les traits biologiques observés dans les populations invasives de cette espèce ne permettent pas à eux seuls d'expliquer la structure et la dynamique d'invasion de ce termite. La forte densité d'infrastructures humaines et de bâtiments est fortement associée à la présence de termites, mais également à leur propagation. En effet, la structure du bâti parisien et son organisation générale en font un habitat favorable à l'installation et la prolifération de cet insecte. La présence de nombreuses sources de cellulose et la connectivité entre les structures permettent aux termites de survivre et de s'étendre facilement. Malgré un échantillonnage difficile et peu satisfaisant, au regard de ce qui est idéal dans les approches de génétique du paysage, nous avons pu associer et quantifier l'influence de variables environnementales sur la structuration des colonies et entités coloniales des populations de ce termite invasif.

1. Le bâti

La surface recouverte par un bâtiment à Paris représente 60% de la surface totale du territoire de la ville. Paris est la ville européenne la plus dense. Elle est comparable sur ce critère à celle de Mumbai en Inde (Jallon *et al.* 2017). Cette densité est organisée et structurée pour rendre la ville fonctionnelle. Cette structure est principalement héritée des grands travaux réalisés par le baron Haussmann. Ces travaux avaient pour but que Paris soit « agrandie, embellie et assainie »²². Durant 17 ans, les travaux dans la ville ont permis l'installation de 600km d'égouts, 175km de voirie et un renouvellement intégrale de 75% du bâti (Jallon *et al.* 2017). Haussmann donne, encore aujourd'hui, une limite à la ville et une forme particulière à son paysage. En effet, lorsque l'on regarde la distribution des périodes de construction des bâtiments de Paris (Figure 19), on constate que près de 50% du bâti actuel a été construit avant 1914, période durant laquelle les travaux haussmanniens se terminaient.

Haussmann a fait de la structure en îlots son principal instrument pour dessiner la ville. L'îlot, dans lequel le découpage de la parcelle est fait, est déterminé par la configuration future du bâti. Les îlots parisiens sont caractérisés par leur unité d'assemblage qui peut être

²² Programme de Napoléon III mis en œuvre par le baron Haussmann, préfet de la Seine de 1853 à 1870.

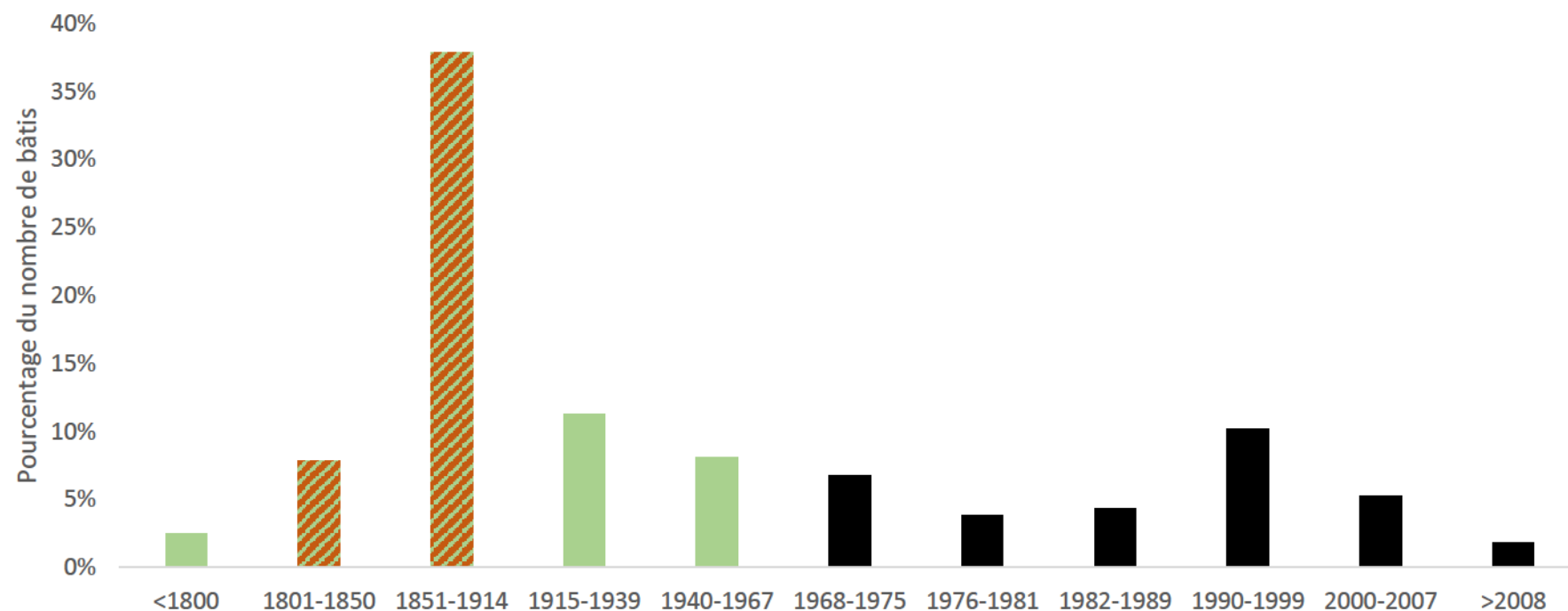


Figure 19 : Distribution du nombre de bâtiments dans Paris suivant leur période de construction. Les périodes de construction en orange hachurées correspondent aux bâtis construits durant les travaux haussmanniens, en vert celles où les matériaux utilisés dans la construction comprennent des poutres de bois et en noir celles où les matériaux utilisés comprennent du béton et de l'acier. Source APUR.

un bâtiment unique ou plusieurs unités indépendantes. Il est également possible de rénover ou de reconstruire certaines unités, tout en conservant la logique de l'ensemble. La mitoyenneté très élevée, l'agréation importante, l'inscription circonscrite de l'immeuble dans la parcelle expliquent la forte densité bâtie atteinte par l'îlot parisien. Le modèle haussmannien est un modèle évolutif qui a persisté dans le temps et où les immeubles évoluent mais continuent à construire la ville de manière homogène. Ces caractéristiques peuvent favoriser la propagation locale des termites, car les individus qui fourragent peuvent voyager d'un bâti à l'autre très facilement dans leur recherche de nourriture. Ils peuvent à terme fonder de nouvelles infestations. De plus, la densité de bâti est telle que les distances entre les îlots sont relativement faibles et sont souvent dépendantes de la taille de la rue.

Associé à cette densité et aux activités humaines, il est depuis longtemps montré à Paris l'existence du phénomène d'îlot de chaleur urbain (UHI) (De Munck *et al.* 2013 ; Norton *et al.* 2015). Il est possible que cette augmentation locale des températures puisse contribuer au développement des colonies de termites, bien qu'aucune corrélation n'ait pu le mettre en évidence dans nos études. Cependant, il reste tout à fait plausible que cet effet d'UHI ait été déterminant pour la persistance de ce termite invasif en milieu urbain, car c'est principalement dans les villes en France, et en particulier celles au nord de la Loire, qu'on les retrouve et qui sont des zones où la température est localement plus élevée. De plus, plusieurs études suggèrent fortement que la température et l'humidité sont des facteurs majeurs délimitant les patterns de distribution de cette espèce (Vargo *et al.* 2013 ; Botch and Houseman 2016 ; Andrieu *et al.* 2017 ; Suppo *et al.* sous presse).

Étant donné l'âge relativement ancien des bâtiments qui composent la ville de Paris, on s'attendait à ce que les bâtis les plus concernés par les infestations de termites soient ceux qui possèdent une structure avec des poutres en bois (Figure 19). Or, de façon surprenante, nos analyses ont mis en avant que l'âge moyen du bâti construit après 1968 est corrélé à la présence de termites. En effet, c'est après 1967 que la généralisation de l'utilisation de béton et d'acier dans les constructions a eu lieu à Paris et en France (Marchand 1993). L'utilisation de ces matériaux dans la construction paraît pourtant être moins favorable à la présence de termites qui se nourrissent de cellulose et vivent dans le bois. Cependant, il est possible que d'anciens bâtiments infestés par les termites aient été remplacés par de nouveaux et l'observation d'infestations dans ces constructions plus récentes en soit une des explications. De plus, leur mode de dispersion par bouturage leur permet de coloniser ou recoloniser un

bâtiment où ils avaient été chassés (p.ex., par excavation de terre) au même titre que lors de traitements. En effet, l'excavation lors de leurs constructions a peut-être favorisé l'expansion des colonies. Une autre possibilité est que, de part la nature dure des matériaux utilisés, les termites sont incapables de creuser dans les immeubles, l'observation de tunnels et cordonnets de terre y est alors plus fréquente et donc la détection de leur présence est plus facile que dans des poutres ou des menuiseries en bois dans lesquelles ils se cachent. On pourrait alors penser à un biais associé à un échantillonnage basé sur la détection de ces termites. Bien que la détection des termites ne soit pas toujours aisée, nos résultats sont relativement robustes car ils sont basés sur l'enregistrement de déclarations faites en mairie qui suivent l'évolution des infestations et attestent de la vérification de ces déclarations en exigeant un diagnostic complet de l'immeuble réalisé par une entreprise certifiée, et ce depuis 2003.

2. Les espaces verts

L'observation d'un grand nombre de néoténiques dans un parc du XVII^{ème} arrondissement (Étude 2 p117) laisse penser que les espaces verts et les zones de friches pourraient être des zones favorables à l'établissement de colonies de termites. Cependant, malgré des efforts de prospections importants au cours de cette thèse, où près de 60 parcs et espaces verts ont été inspectés (soit environ 50 ha), aucune autre colonie de termites n'a été observée dans ces espaces de la ville. Paris compte également deux grands bois : le bois de Boulogne à l'Ouest et le bois de Vincennes à l'Est, mais, à ce jour, aucune information concernant la présence de termites dans ces espaces n'a été recensée. De plus, la surface dédiée aux espaces verts et aux jardins dans Paris est relativement faible comparée à celle d'autres villes de taille équivalente (Bigorgne *et al.* 2004), réduisant ainsi la probabilité de fondation de colonies dans ce type d'infrastructure.

On a pu voir également que le nombre d'arbres d'alignement touchés par les infestations de termites à Paris était relativement importants. Il est rare que des termites de ce genre attaquent des arbres vivants bien que ce soit occasionnellement observé (Esenther 1969 ; Cooper and Grace 1987 ; Lohou *et al.* 1997). Leur présence sur les troncs des alignements d'arbre peut être expliquée par le fait que, dans une ville aussi dense que Paris, les arbres peuvent être vulnérables aux insectes xylophages. En effet, les défenses des arbres en ville sont affaiblies par la pollution, les vibrations liées au trafic et la proximité des routes et des trottoirs, qui sont régulièrement éventrés pour l'entretien des réseaux (eau, téléphone,

électricité ...) causant des dégâts aux racines des arbres (Jim 2003 ; Jim 2004). Même si cette question n'a été abordée que succinctement dans l'étude 3, nous avons néanmoins tenté de savoir si ces arbres pouvaient, d'une part, influencer la présence des termites et, d'autre part, nous avons voulu déterminer si les essences d'arbres étaient attaquées avec la même fréquence. Les résultats ont révélé que les platanes (*Platanus × hispanica*) étaient plus touchés que les autres essences, bien que ce résultat soit probablement dû à l'abondance importante de cette essence dans 38% des alignements d'arbres à Paris (Mairie de Paris / Direction des Espaces Verts et de l'Environnement). Néanmoins, les infestations retrouvées sur les alignements d'arbres sont d'ampleur moindre que celles observées dans les habitations, et nous avons vu que ce n'était pas un facteur déterminant de la distribution de cette espèce en ville. Cependant, l'observation de termites sur les arbres dans les rues peut être un bon indicateur de l'état d'infestation des bâtiments adjacents.

3. Les réseaux de transport

La distribution des infestations de termites en ville est fortement associée à la densité et à l'âge des bâtiments, mais également aux activités humaines et notamment les activités de transports. La dispersion par bouturage permet aux termites de fonder de nouvelles colonies et de s'étendre localement, soit par le transport d'individus soit en structurant la progression des infestations.

À l'échelle du quartier, l'étude 2 (p117) a révélé que les routes pouvaient jouer un rôle limitant la propagation des infestations. Les avenues et boulevards constituent très probablement des freins importants pour la diffusion des infestations, bien que les nombreuses ruelles qui structurent les îlots ne soient probablement pas suffisantes pour limiter fortement la dispersion de ce termite. L'expansion des infestations est modelée par les capacités motrices des fourrageurs et la disponibilité alimentaire présente dans leur environnement (Long and Thorne 2006 ; Lee *et al.* 2007). Ici, les routes ont pu limiter ou diviser les aires de fourragement des termites. A l'aide des outils de la génétique du paysage, nous avons pu identifier des colonies différenciées mais apparentées, comme nous l'avons vu dans le XVII^{ème} arrondissement (Études 1 p85 et 2 p117). La présence de ces colonies sœurs suggère que les routes peuvent agir comme des barrières aux flux de gènes et limiter et/ou orienter la propagation d'une infestation. Cependant, on ne peut pas exclure que, dans certaines zones, la

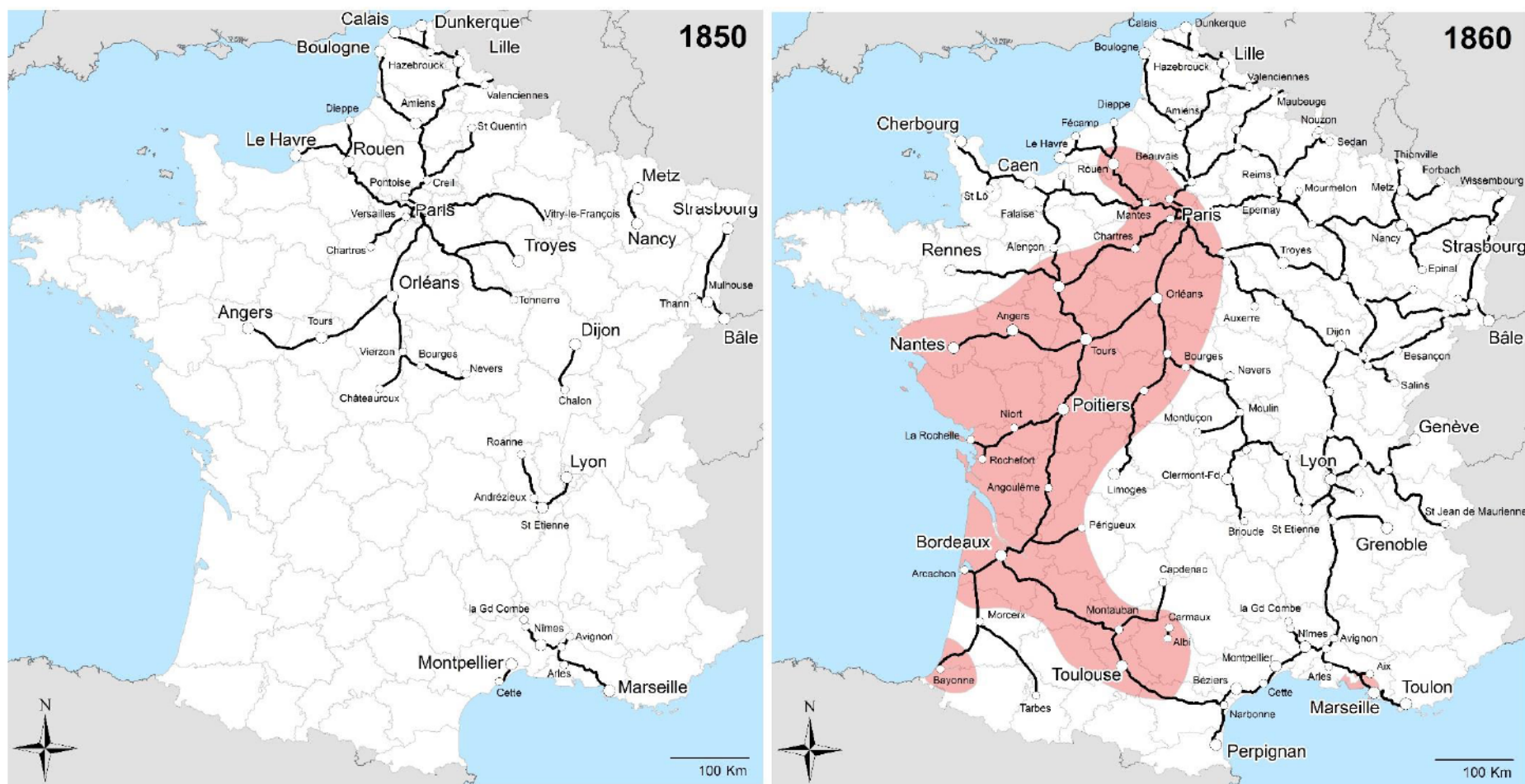


Figure 20 : Cartes montrant l'évolution du réseau de chemin de fer en France entre 1850 et 1860. L'aire délimitée en rouge sur la carte de 1860 correspond plus ou moins à l'aire invasive de *R. flavipes*. Réalisé d'après *Carte des chemins de fer française* Bibliothèque National de France avec ArcGIS [v. 10.3.1] (ESRI Inc.) ; source : SNCF RESEAU, EuroGeographics.

taille relativement faible de l'échantillonnage a pu réduire la détectabilité du phénomène. En effet, la robustesse des modèles d'isolement par résistance (IBR) est corrélée à la taille de l'échantillonnage et il est plus performant lorsque le nombre d'échantillons est plus important et représentatif des variables testées (McRae 2006 ; Spear and Storfer 2010).

À l'échelle de la ville, les études 2 et 3 (p117 et p149) ont mis en évidence que des groupes génétiques proches étaient disconnectés géographiquement et très probablement issus de fragments coloniaux bouturés. Nos résultats ont confirmé le rôle joué par la voie ferrée dans la dissémination des infestations de termites qui avait déjà été mis en évidence à l'échelle de la région Centre-Val de Loire lors du projet TermiCentre (Andrieu *et al.* 2017). Bien que seulement 33% des infestations de termites soient expliquées par la présence de voies ferrées à Paris et notamment avec la Petite Ceinture, qui connectait entre 1854 et 1934 l'ensemble des grandes gares parisiennes et servait initialement au transport de marchandises (Pitrou *et al.* 1981), son rôle dans la dissémination des infestations a été important. Ces voies étaient à leur construction montées avec des traverses de bois, traverses délaissées par la suite sur le côté des voies au profit de traverse en béton par exemple. Cependant, le rail n'explique pas à lui seul la distribution des termites observée dans la ville, mais ces résultats sont tout de même renforcés par la corrélation entre cette variable et la structure génétique des infestations. Ceci apporte une preuve solide de l'implication des activités ferroviaires dans l'introduction de termites dans de nouvelles zones à Paris. On peut aller plus loin et supposer que c'est l'activité ferroviaire qui a apporté les premières infestations à Paris et qui a pu disséminer les infestations dans toute l'Île-de-France, voir jusque dans la région Centre-Val de Loire qui est adjacente, et où des infestations de termites sont retrouvées à moins de 100km.

L'étude 3 (p149) nous a permis de mettre en évidence les liens qui existaient entre toutes les infestations françaises. La grande majorité de ces infestations, bien que présentes en milieu urbain, se trouvent également à proximité de voies ferrées. Si l'on s'intéresse un peu plus à l'histoire du réseau des chemins de fer en France, on s'aperçoit que la grande majorité du réseau fut mis en place en moins de 50 ans jusqu'à la fin du XIX^{ème} siècle (Schwartz *et al.* 2011 ; Martí-Henneberg 2013). L'origine de son développement est Paris, la capitale, où la première gare, la gare St Lazare dans le VIII^{ème} arrondissement, fut construite en 1837 (Pecheux 1975). Le réseau s'est ensuite développé vers la province et les premières localités connectées avec la capitale furent celles de la côte atlantique avec Bordeaux mais aussi avec Rochefort et la Rochelle vers 1860 (Figure 20) (Schwartz *et al.* 2011). La correspondance

entre les événements d'introduction depuis la Louisiane (supposés débutés dès le début du XVIII^{ème} siècles), le développement de la voie ferrée à la fin du XIX^{ème} siècle, et la présence de termites principalement en ville, laisse fortement supposer qu'une grande partie de la distribution de *R. flavipes* en France est probablement associé aux activités ferroviaires passées et à leurs constructions. Ce n'est pas forcément le transport par le train qui a permis aux infestations d'être disséminées, mais également le transport de matériaux utilisés pour la construction des voies ferrées, tels que de la terre pour les remblais ou le stockage de bois très utilisé à l'époque. Si la voie ferrée a bien contribué à l'expansion des infestations de termites, on peut alors se demander pourquoi nous n'observons pas d'infestations dans l'Est de la France. Plusieurs explications sont possibles. La première est que les villes présentes au Nord-Est de la France sont plus sujettes à des périodes de grand froid, ce qui est défavorable à l'installation des termites. La seconde est associée également à l'histoire ferroviaire et notamment à l'organisation du développement du réseau. En effet, lors de son développement, le réseau de chemin de fer a été construit par six grandes compagnies : la compagnie Paris-Lyon-Méditerranée, la compagnie d'Orléans, la compagnie du Midi, la compagnie du Nord, la compagnie de l'Est et la compagnie de l'Ouest (Demeur 1860). On remarque que la compagnie d'Orléans, créée à l'origine pour la jonction Paris Austerlitz-Orléans, a réalisé la plupart des travaux de développement du chemin de fer vers les villes de Nantes, Tours, Poitiers, Bordeaux et Rochefort (Demeur 1860), qui sont toutes des villes où *R. flavipes* a été observé. Les autres parties du réseau n'étant pas connectée avec l'aire d'introduction supposée de *R. flavipes* en Saintonge (Charente-Maritime), celles-ci ont pu échapper plus facilement à l'infestation. La présence d'infestations ponctuelles au Nord de Paris (en Normandie avec Rouen et dans le Nord-Pas-de-Calais) est probablement due à des arrivées plus récentes. En effet, aujourd'hui, l'expansion ferroviaire est bien moindre qu'auparavant, et le transport de matériaux propices à la dissémination des infestations est principalement réalisé par d'autres moyens de transport tel que les réseaux routiers.

C. Histoire de l'invasion

La fondation de la population parisienne semble avoir été le fait de plusieurs événements indépendants d'introduction. Malgré la faible diversité génétique des infestations en France, on a pu voir dans l'étude 3 (p149) qu'il existait une forte structuration entre les populations françaises. De plus, l'ensemble de nos résultats montrent que l'hypothèse selon laquelle toutes les infestations françaises, y compris parisiennes, proviennent d'une même population source située sur la côte atlantique, reste plausible (Bagnères *et al.* 1990 ; Vieau 2001 ; Dronnet *et al.* 2005 ; Perdereau *et al.* 2013a ; Perdereau *et al.* 2015).

1. Liens entre les infestations

L'ensemble des résultats obtenus confirme que le bouturage courte-distance réalisé par les termites eux-mêmes contribuerait fortement à l'expansion des infestations, comme par exemple dans le quartier des Épinettes dans le XVII^{ème} arrondissement (Étude 2, p117). On a pu voir également que la structuration de ces infestations peut être contrainte par certains facteurs paysagers tels que la présence de bâtiments et la structure du paysage associée permettant de faciliter l'expansion des colonies en ville. Plus une infestation sera étendue, plus la probabilité d'infester des bâtiments adjacents sera grande, de même que la probabilité de transporter des fragments hors de la zone va augmenter avec la taille des infestations. Bien que les patterns de distribution observés à l'échelle du quartier soient relativement expliqués, la dynamique d'infestation semble plus complexe à établir aux échelles de la ville et des régions. On a pu voir que, lors des processus de délimitation des colonies dans Paris, certains points d'échantillonnage, bien que trop distants, étaient assignés à une même entité génétique coloniale (Études 1 p85 et 2 p117). Ceci suggère des événements de migration longue distance pouvant jouer un rôle sur la structure des infestations au sein de la ville. Ces événements ont probablement été réalisés *via* les activités humaines (l'activité ferroviaire par exemple) qui ont permis l'installation de nouvelles infestations. La fondation de celles-ci est possible grâce au bouturage, où la différenciation d'individus en reproducteurs néoténiques joue un rôle crucial. C'est probablement le rôle joué par cette dispersion qui a permis l'introduction de *R. flavipes* dans de nouvelles zones de la ville. Nous avons pu faire le même constat concernant les infestations aux échelles régionales (Île-de-France et Centre-Val de

Loire) et nationales. Le transport *via* les activités humaines et le bouturage de colonies à de larges échelles spatiales peuvent être une des explications de l'hétérogénéité des patterns de distribution observée chez cette espèce dans son aire introduite. En effet, l'hétérogénéité de la distribution des entités génétiques peut être expliquée de par le caractère aléatoire des événements de dispersion par l'homme, des distances variables auxquelles on retrouve des entités génétiques similaires et la discontinuité de la distribution des infestations, comme entre Paris et certaines villes nouvelles de sa banlieue (ex. Créteil ou St Denis). Certains patterns très agrégés, comme dans la région Centre-Val de Loire, traduisent des événements de dispersion plus locaux pouvant s'étendre de ville en ville.

Au regard des résultats obtenus dans cette thèse et des remarques que l'on vient d'énoncer, on peut alors proposer un modèle théorique d'infestation et d'expansion des colonies de *R. flavipes* applicable en milieu urbain. En partant d'une colonie préexistante, dans une zone urbaine de préférence, subissant des perturbations liées aux activités humaines, telles qu'une démolition de bâtiment ou l'excavation de terres pour construire un nouveau bâtiment. Un certain nombre d'individus seraient isolés de la colonie lors de l'export et le transport de gravats ou de terres contenant ces termites. À la suite de ce transport, qui peut être plus ou moins distant de la colonie initiale, le fragment de terre ou de gravat contenant les termites serait alors déposé et pourrait créer une nouvelle infestation. La fondation d'une nouvelle colonie se produit lorsque de nouveaux reproducteurs se seront différenciés, soit à partir de nymphes en néoténiques brachyptères, ou à partir d'ouvriers en néoténiques aptères, bien que cette voie de différenciation n'a encore jamais été observé dans les populations naturelles chez *Reticulitermes* (Vargo et Husseneder 2009 ; 2011). Ainsi, la colonie nouvellement formée sera fortement apparentée à la colonie initiale dont elle est issue. De plus, lors de la croissance de cette nouvelle colonie, les individus fourrageurs à la recherche de nouvelles sources de nourriture peuvent étendre les limites de la colonie et voir même créer de nouvelles infestations à proximité, via le bouturage de proche en proche et ainsi propager l'infestation.

2. Scénarios possible de l'invasion

Dans l'étude 1, nous avons mis en avant la présence de deux haplotypes au sein des colonies parisiennes. Nous avons alors émis deux hypothèses. La première suggérerait que peu d'introductions avaient eu lieu dans la capitale et que via des introductions secondaires les infestations avaient pu s'étendre et infester de nouvelles zones. L'autre hypothèse portait sur

le fait que plusieurs événements d'introduction avaient eu lieu mais que les infestations avaient pour origine(s) une ou deux autres populations en France génétiquement proche(s). Cependant, on a pu voir dans l'étude 3 notamment, que Paris et sa région possèdent plus de variants que l'on pensait (2 haplotypes). D'autre part, les populations de la côte atlantique, qui possèdent les variants et les groupes génétiques que l'on retrouve partout en France, seraient bien les populations originelles des infestations en France. Ces observations confortent bien les arguments supposant que ces populations sont bien issues des colonies introduites depuis la Louisiane (Bagnères *et al.* 1990 ; Vieau 2001 ; Perdereau *et al.* 2013a ; Perdereau *et al.* 2015).

Un autre argument supportant cette hypothèse est que c'est sur la côte atlantique, et en Charente en particulier, la diversité génétique des populations y est la plus élevée de France. De par la distribution des infestations sur le territoire français, on pourrait supposer que les infestations se sont propagées de l'Ouest vers le Nord-Est et le Sud-Est, or Paris et l'Île-de-France possèdent une relativement grande diversité de variants mitochondriaux et on y retrouve tous les groupes génétiques inférés avec les analyses microsatellites. Ceci suggère alors que plusieurs événements d'introduction indépendants ont eu lieu en Île-de-France et à Paris. Cependant, on retrouve ces variants et ces groupes dans plusieurs autres localités en France et certains autres ne sont présents que dans la région Île-de-France, laissant supposer que l'Île-de-France et Paris aient été à l'origine de la dispersion des infestations françaises. En effet, Paris est un point central des échanges en France, depuis des centaines d'années et à partir duquel le réseau ferroviaire s'est étendu à la fin du XIX^{ème} siècle. Cette centralisation a pu avoir pour effet de disséminer les infestations depuis Paris vers la province. Les infestations ont pu alors être d'abord initiées à Paris, provenant des populations présentes en Saintonge, et ensuite s'étendre vers la Touraine et Tours où la diversité génétique y est encore plus faible qu'à Paris mais aussi vers d'autres localités telles que Rouen ou le Mans par exemple, mais également plus au Sud jusque dans les Pyrénées (ex. Bayonne). Les échanges ont pu avoir lieu aussi bien dans le sens de l'Ouest vers le Nord, que dans l'autre sens. En effet, il est tout à fait envisageable que des fragments de colonies aient été introduits sur la côte atlantique depuis Paris en utilisant les mêmes routes de dispersion mais *via* des flux inverses. Ceci expliquerait d'ailleurs la grande diversité génétique observée en Saintonge.

D. Prédiction et préconisations

Ce travail en collaboration avec la ville de Paris, a permis de mettre en avant des éléments essentiels de l'écologie et de la dynamique de *R. flavipes* en ville qui pourrait contribuer à développer des stratégies de gestion mieux adaptées aux problèmes d'infestation. En effet, avec les informations collectées et identifiées au cours de ce projet, il est possible, sur la base des infestations connues à ce jour, d'identifier un risque théorique pour chaque bâti de Paris d'être infesté par des termites, ou susceptible de l'être à court terme.

1. Évolution des infestations

Les infestations de *R. flavipes* en France semblent être de plus en plus fréquentes malgré l'ensemble des mesures législatives qui ont été mises en place par le gouvernement et par les collectivités. Au regard des moyens de lutte utilisés et du respect des normes et législations en vigueur, il est très probable que les infestations de termites continuent de se propager au sein des villes, mais aussi de coloniser de nouvelles villes. Bien qu'à Paris de gros efforts aient été déployés pour gérer le problème de façon coordonnée, le nombre de propriétaires réfractaires à agir contre les termites, que ce soit de façon préventive, mais également pour traiter contre les infestations, est relativement important. **Il s'agit surtout d'une véritable méconnaissance du problème en France et en particulier à Paris, et des préjugés auxquels le problème termite est associé, ainsi que le travail des pouvoirs publics qui n'est pas ou peu valorisé.** Ceci a d'ailleurs bien été mis en évidence durant le stage de Master 2 de P. Watissée (Watissée 2016), effectué en collaboration avec le Muséum National d'Histoire Naturelle et le Musée de l'Homme. Cette étude sociologique annexée au projet a en effet révélé qu'il existait un véritable tabou autour du problème des termites, souvent assimilés, à tort, à des problèmes d'insalubrité au même titre que les punaises de lit ou les blattes (Dhang 2014).

Les connaissances acquises au cours de cette thèse peuvent donc être utiles dans l'accompagnement de la gestion de la problématique. De plus, ces éléments peuvent également servir pour tenter de prédire la distribution future des infestations, ou du moins l'expansion d'infestations constatées. En effet, lors du projet TermiCentre, un modèle de

simulation d'expansion de termite invasif, développé par Tonini *et al.* (2013 ; 2014), a été adapté pour *R. flavipes* par Suppo *et al.* (sous presse) et permet d'identifier et de prédire l'infestation d'aires géographiques nouvelles en région Centre-Val de Loire. **En améliorant les connaissances que l'on a de cette espèce et en appliquant ce modèle aux variables biotiques et abiotiques qui définissent la distribution de cette espèce, on pourra être en mesure d'identifier les zones ou bâtiments à risques.**

2. Prévention

Le travail réalisé au cours de cette thèse montre que **la principale cause de dissémination des infestations de *R. flavipes* à Paris et en France est l'activité humaine**, notamment parce qu'elle contribue au transport et au bouturage des colonies, parfois sur de longues distances. L'activité humaine en soit ne devrait pas être un problème, puisque les mesures de prévention inhérentes aux problèmes que causent les termites sont prises en compte dans les différents textes législatifs. Ce qui pose problème dans la lutte contre cet insecte est le comportement adopté par les effecteurs de ces activités humaines, d'une part, ainsi que le non-respect de la législation, dictées par la loi et les normes, comme le souligne P. Watissée (2016), d'autre part. Il est probable que cette négligence explique en grande partie pourquoi les infestations de termites continuent de progresser sur le territoire français.

Parallèlement dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes également intéressés au devenir des terres et des gravats, en région parisienne, qui pourraient potentiellement contenir des termites. On a pu constater qu'il existait des protocoles de gestion des terres et gravats, issus des travaux publics, qui sont classés en trois grandes catégories²³ : les déchets dangereux, les déchets non dangereux et les déchets inertes. Les deux premières catégories nécessitent une prise en charge avec l'application de traitements de dépollution particuliers et font également l'objet de suivis rigoureux²⁴. Les déchets inertes, eux, ne font l'objet d'aucun suivi et sont directement réutilisés, le plus souvent en terre de remblais²⁵. Hors, le plus souvent, les terres ou gravats où des termites sont présents sont classés en déchets inertes et ne font pas l'objet de suivis lors du transport. En effet, seul les bois infestés sont concernés dans le classement en

²³ Informations issus de la Fédération Française du Bâtiment <http://www.dechets-chantier.ffbatiment.fr>

²⁴ Code de l'Environnement article R541-45.

²⁵ En référence au décret n° 2011-610 relatif au diagnostic portant sur la gestion des déchets issus de la démolition de catégories de bâtiments.

déchet dangereux²⁶, or les termites ne sont pas seulement présent dans les matériaux en bois mais aussi dans le sol et divers matériaux (ex : placoplâtres et polystyrènes). De plus, bien que des diagnostics doivent être effectués²⁷, avant la démolition d'un bâtiment par exemple, afin de s'assurer de la présence ou non de termites dans ces déchets inertes. À l'heure actuelle, il n'existe pas de structure de contrôle du respect de ces règles au niveau de Paris et même à l'échelle de la France. **Une des premières mesures pour limiter la propagation des infestations de termites serait peut-être d'améliorer les mesures de contrôle, de suivis et de traitement des déchets inertes.** Ces déchets peuvent potentiellement héberger des colonies de termites et nécessiterait qu'on leur accorde une attention particulière afin d'éviter la dissémination des infestations et/ou établir un suivi de ces déchets permettant à posteriori de pouvoir identifier la provenance de nouvelles infestations.

La prévention face à la propagation des colonies de *R. flavipes* dans la protection du patrimoine urbain passe également par un suivi régulier. La mise en place de barrières physico-chimiques (pour les nouvelles constructions) ou de traitements préventifs des bâtiments (ex : injections ou pièges-appâts) est également primordiale dans les zones infestées et pourrait même être étendue aux communes périphériques ce qui est rarement le cas en France. À Paris en revanche, c'est déjà systématiquement le cas, et sera probablement étendue à Paris Métropole intégrant les communes périphériques à la capitale, qui pour certaines d'entre elles sont déjà fortement concernées par la problématique. À Paris lorsque des infestations sont constatées, le STH enjoint les propriétaires voisins à ces infestations afin de contrôler la mise en place des différents moyens de prévention et de les obliger, le cas échéant, à les réaliser²⁸. Dans la majorité des cas, sauf ceux depuis longtemps concernés par la problématique, ces moyens ne sont pas mis en place (STH, com. pers.). P. Watissée (2016), dans son mémoire de Master, a mis en avant le manque de connaissances des propriétaires et des habitants face à ce problème, bien que la médiatisation ponctuelle et la diffusion d'informations par les services de la mairie existent, le relais de ces informations par les acteurs et organismes nationaux concernés par la problématique des termites et la protection du patrimoine restent insuffisantes face à l'étendue du problème et aux efforts de lutte à mettre en place.

²⁶ Code de l'Environnement article R541-7 à R541-11.

²⁷ Décret n° 2011-610 du 31 mai 2011 relatif au diagnostic portant sur la gestion des déchets issus de la démolition de catégories de bâtiments. Et l'Arrêté DEVL1134503A du 19 décembre 2011 relatif au diagnostic portant sur la gestion des déchets issus de la démolition de catégories de bâtiments, ainsi que sa version consolidée au 8 octobre 2015.

²⁸ Directive établie dans le cadre de l'arrêté préfectoral n° 2003-80-1 de 2003 sur le pouvoir de police par le Maire de Paris.

La problématique des termites recoupe donc les disciplines des sciences du vivant et des sciences humaines qui posent la question de la complexité de la gestion du problème, aussi bien sur le territoire parisien que sur l'ensemble de la métropole française et au-delà. Andrieu *et al.* (2017) proposent de rapprocher l'expansion des termites à la notion de risque naturel. Cette notion est basée sur le caractère aléatoire et vulnérable de la menace engendrée par les infestations de termites. En effet, les termites peuvent infester des habitations sur de longues périodes de temps (au moins 15 ans comme vu dans l'étude 1 p85), et leur mode de vie souterrain les rend invisibles jusqu'à l'établissement d'un diagnostic ou par l'observation de dégâts visibles.

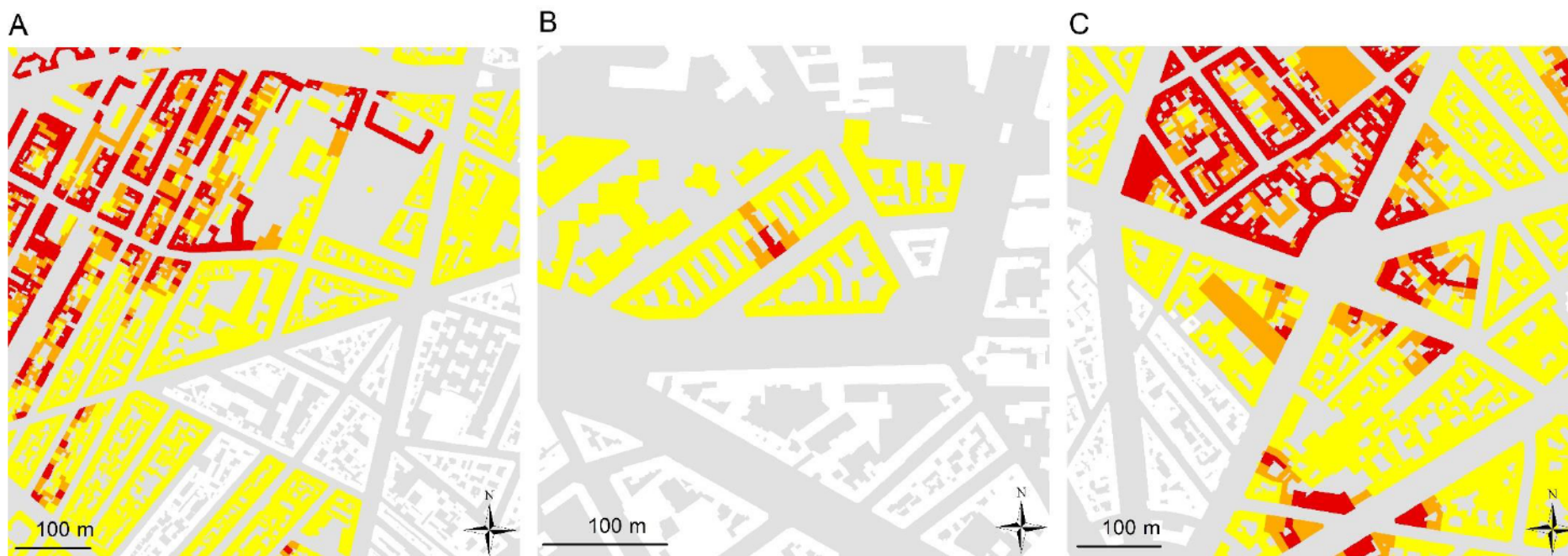
« Le risque de présence de termites ne peut pas être qualifié réellement de majeur, mais l'infestation fait peser une menace sur l'intégrité des bâtiments, et par conséquent sur ses habitants, doublée d'un coût important de réparation et de traitement. Par conséquent, il est possible de définir un aléa lié aux termites par la probabilité de leur présence. » (Andrieu *et al.* 2017).

Placer la problématique causée par les termites au rang de risque permettrait, au même titre que les autres types de phénomène naturel, d'impliquer une plus grande partie de la société dans la connaissance et la lutte contre les infestations de termites. La diffusion de l'information à des acteurs non-experts est nécessaire pour réduire le « *risque termite* » (Martinais *et al.* 2013).

1. Moyens de lutte

On a pu voir que, malgré des efforts importants de traitement des infestations, les colonies sont capables de persister, même après 15 ans. Dans l'étude 1, on a attribué cette persistance à leur mode de reproduction et de dispersion. Or, on a pu voir que la configuration du bâti parisien est particulière et que la structure en îlots peut faciliter la diffusion des infestations d'un immeuble à un autre. En se basant sur ces résultats et dans le cadre de la lutte contre les termites à Paris, on a pu proposer un outil cartographique permettant de quantifier le risque pour un bâtiment d'être infesté par les termites (Figure 21). Ce risque a pu être établi en se basant sur les sites connus comme ayant déjà été infestés par les termites. En partant de ces infestations, on peut définir un « *risque par mitoyenneté* » des bâtiments partageant un mur avec un bâti connu comme infesté. Pour les bâtiments qui sont compris dans un îlot où a été relevée la présence de termites mais n'ayant pas forcément de mur mitoyen, on parlera d'un

« *risque de proximité* » que l'on étendra aux bâtiments et aux îlots voisins d'environ 80 m d'une infestation constatée (Figure 21). Cette distance de 80 mètres a été choisie car elle correspond à la distance moyenne que peut fourrager un termite (Grace *et al.* 1989 ; Su *et al.* 1993 ; Ripa *et al.* 2007) et c'est dans un rayon propre à cette distance qu'un risque de fondation d'une nouvelle colonie par bouturage est le plus élevé. Lorsqu'aucun risque n'est défini sur le territoire (bâtiements en blanc Figure 21), cela ne signifie pas que le risque de l'arrivée ou la découverte d'une nouvelle infestation à proximité est écarté. De plus, l'ensemble du territoire de Paris est considéré comme zone à risque (Décret 2003). On a pu voir également que les activités humaines pouvaient contribuer à sa dissémination mais le risque qui y est associé est difficilement prédictible et quantifiable, comme avec le transport des déchets inertes par exemple. Afin d'éviter toute utilisation à des fins commerciales de cette carte, seuls quelques fragments seront présentés pour illustrer son contenu.



Sources: Mairie de Paris, IRBI, APUR-2014

Figure 21 : Extraits de la « *Carte du risque termite à Paris* ». Les fragments A, B et C de la carte correspondent à des zones connues depuis longtemps comme étant infestées par les termites. En rouge sont présentés les bâtiments où la présence de termites a été relevée, en orange sont présentés les bâtiments concernés par le risque de mitoyenneté et en jaune ceux concernés par le risque de proximité et en blanc aucun risque n'a été défini pour ces bâtiments dans le cadre de cette étude, mais restent susceptibles d'être infestés à plus ou moins court terme. Cette carte a été réalisée avec ArcGIS [v. 10.3.1] (ESRI Inc.) ; sources : Atelier Parisien d'Urbanisme (APUR), Service Technique de l'Habitat (STH) et l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (IRBI).

Conclusion

Au cours de cette thèse, nous avons pu voir que **les caractéristiques qui font de *R. flavipes* une espèce invasive en France sont une adéquation entre les caractéristiques biologiques des populations invasives de ce termite et l'environnement urbain permettant son installation et sa prolifération, grâce notamment aux activités humaines qui s'y déroulent.** On comprend alors la dynamique de cette population. Une colonie ou un fragment (quelques individus) peut être transporté accidentellement sur de longues distances par les activités de l'homme (voies ferrées, routes, voies maritimes ...) et s'installer dans les villes, qui sont au cœur des échanges, pour fonder, via la différenciation de quelques individus en néoténiques, une nouvelle infestation. Par expansion via le bouturage, ces fondations peuvent s'entendre de proche en proche et parfois fusionner avec d'autres colonies fourrageant dans la même zone. Ce schéma a pu être répété plusieurs fois depuis son introduction sur la côte atlantique en provenance de la Nouvelle-Orléans pendant probablement plus de 200 ans. On peut se demander également si ce schéma s'est produit dans d'autres aires invasives dans le monde comme au Chili ou en Italie, ou même s'il est présent chez d'autres espèces du genre, elles aussi invasives ou envahissantes telles que *R. urbis* ou *R. grassei* en France. En effet, on a pu découvrir pour la première fois, lors de ce travail de thèse, des infestations de deux autres espèces en Île-de-France, *R. grassei* dans l'Essonne (également identifiée dans la région Tourangelle) et *R. banyulensis* dans le XVII^{ème} arrondissement de Paris. Même si ces découvertes restent anecdotiques, ces espèces se trouvent bien au Nord de leur aire de répartition naturelle (Figure 8 p50), et peuvent laisser penser que leur dynamique de dispersion et d'introduction a pu se faire de la même manière que *R. flavipes*.

Des approches supplémentaires de génétique et d'écologie du paysage, comme utilisées dans cette thèse, pourraient aider à identifier et comprendre les origines des changements évolutifs observés chez ces insectes sociaux invasifs lors de leur introduction ou, comme dans notre cas, lors de la colonisation de nouveaux habitats comme le milieu urbain.

Bibliographie

- Ab Majid** HA, Kamble ST, Miller NJ (2013) Colony genetic structure of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) from natural population in Nebraska. *J Entomol Sci* 48:222–233.
- Abdul Hafiz** MA, Abu Hassan A (2015) Define colony number of subterranean termites *Coptotermes gestroi* (Isoptera: Rhinotermitidae) in selected infested structures. *Sains Malaysiana* 44:211–216.
- Alberti** M (2015) Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet. *Trends Ecol Evol* 30:114–126.
- Allendorf** FW, Luikart GH, Aitken SN (2012) Conservation and genetics of populations. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Aluko** GA, Husseneder C (2007) Colony dynamics of the formosan subterranean termite in a frequently disturbed urban landscape. *J Econ Entomol* 100:1037–1046.
- Andrieu** D, Perdereau E, Robinet C, et al (2017) Géographie des termites souterrains en région Centre-Val de Loire : le risque d'une espèce invasive. *Cybergeo Eur J Geogr*.
- Angold** PG, Sadler JP, Hill MO, et al (2006) Biodiversity in urban habitat patches. *Sci Total Environ* 360:196–204.
- Arango** RA, Marschalek DA, Green III F, et al (2015) Genetic analysis of termite colonies in Wisconsin. *Environ Entomol* 1–8.
- Aronson** MFJ, La Sorte FA, Nilon CH, et al (2014) A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proc Biol Sci* 281:20133330.
- Ascunce** MS, Yang C-C, Oakey J, et al (2011) Global invasion history of the fire Ant *Solenopsis invicta*. *Science* 331:1066–1068.
- Austin** MP (2002) Spatial prediction of species distribution: An interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecol Modell* 157:101–118.
- Austin** JW, Szalanski AL, Uva P, et al (2002) A comparative genetic analysis of the subterranean termite genus *Reticulitermes* (Isoptera : Rhinotermitidae). *Ann Entomol Soc Am* 95:753–760.
- Austin** JW, Szalanski A L, Kard BM (2004) Distribution and genetic variation of *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) in Oklahoma. *Florida Entomol* 87:152–158.
- Austin** J, Szalanski AL, Scheffrahn RH, et al (2005) Genetic evidence for the synonymy of two *Reticulitermes* species: *Reticulitermes flavipes* and *Reticulitermes santonensis*. *Ann Entomol Soc Am* 98:395–401.
- Bagnères** AG, Clément JL, Blum MS, et al (1990) Cuticular hydrocarbons and defensive compounds of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and *R. santonensis* (Feytaud): Polymorphism and chemotaxonomy. *J Chem Ecol* 16:3213–3244.
- Bagnères** A-G, Uva P, Clément J-L (2003) Description d'une nouvelle espèce de termite: *Reticulitermes urbis* n.sp. (Isoptera, Rhinotermitidae). *Bull la Société Entomol Fr* 108:435–436.

- Balkenhol** N, Fortin M-J (2016) Basics of study design: sampling landscape heterogeneity and genetic variation for landscape genetic studies. In: Balkenhol N, Cushman S, Storfer A, Waits L (eds) *Landscape genetics: concepts, methods, applications*. Wiley-Blackwell, Chichester, pp 58–76.
- Balkenhol** N, Cushman SA, Storfer A, Waits LP (2016) Introduction to landscape genetics - concepts, methods, applications. In: Balkenhol N, Cushman SA, Storfer A, Waits LP (eds) *Landscape Genetics: Concepts, Methods, Applications.*, First. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, pp 1–7.
- Bankhead-Dronnet** S, Perdereau E, Kutnik M, et al (2015) Spatial structuring of the population genetics of a European subterranean termite species. *Ecol Evol* 5:3090–3102.
- Bastin** L, Thomas C (1999) The distribution of plant species in urban vegetation fragments. *Landsc Ecol* 493–507.
- Berry** BJ. (2008) Urbanization. In: Marzluff J, Endlicher W, Bradley G, et al. (eds) *Urban Ecology*. Springer Science + Business Media, LLC, New-York, pp 25–65.
- Bierwagen** BG (2007) Connectivity in urbanizing landscapes: The importance of habitat configuration, urban area size, and dispersal. *Urban Ecosyst* 10:29–42.
- Bignell** DE, Eggleton P (2000) Termites in ecosystems. In: Abe T, Bignell DE, Higashi M (eds) *Termites: evolution, sociality, ecology*. Springer Science+Business Media B.V, Dordrecht, pp 363–87.
- Bigorgne** J, Cougouliègne M, Dragoni M, et al (2004) Développer le végétal à Paris: Les nouvelles règles du Plan local d'urbanisme de Paris. *APUR* 13:1–4.
- Blair** RB, Launer AE (1997) butterfly diversity and human land use: species assemblages along an urban gradient. *Biol Conserv* 80:113–125.
- Bolund** P, Hunhammar S (1999) Ecosystem services in urban areas. *Ecol Econ* 29:293–301.
- Botch** PS, Houseman RM (2016) Landscape patterns of colonization by subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) in Missouri neighborhoods. *J Econ Entomol* 109:800–808.
- Boulet** M, Couturier S, Côté SD, et al (2007) Integrative use of spatial, genetic, and demographic analyses for investigating genetic connectivity between migratory, montane, and sedentary caribou herds. *Mol Ecol* 16:4223–4240.
- Bourguignon** T, Lo N, Cameron SL, et al (2015) The evolutionary history of termites as inferred from 66 mitochondrial genomes. *Mol Biol Evol* 32:406–421.
- Bourguignon** T, Chisholm RA, Evans TA (2016) The termite worker phenotype evolved as a dispersal strategy for fertile wingless individuals before eusociality. *Am Nat* 187:372–387.
- Breznak** J A, Brune A (1994) Role of the microorganisms in the digestion of lignocellulose by termites. *Annu Rev Entomol* 39:453–487.
- Brossette** L, Bagnères A-G, Millot A, et al (2017) Termite's royal cradle: does colony foundation success differ between two subterranean species? *Insectes Soc.* doi: 10.1007/s00040-017-0571-x
- Brune** A (2014) Symbiotic digestion of lignocellulose in termite guts. *Nat Rev Microbiol* 12:168–180.

- Brunzel S**, Fischer SF, Schneider J, et al (2009) Neo- and archaeophytes respond more strongly than natives to socio-economic mobility and disturbance patterns along an urban-rural gradient. *J Biogeogr* 36:835–844.
- Buchli H** (1958) L'origine des castes et les potentialités ontogéniques des termites européen du genre *Reticulitermes* (Holmgren). Masson, Paris.
- Buczowski G**, Bertelsmeier C (2017) Invasive termites in a changing climate: A global perspective. *Ecol Evol* 7:974–985.
- Bulmer MG** (1983) Sex ratio theory in social insects with swarming. *J Theor Biol* 100:329–339.
- Bulmer MS**, Adams ES, Traniello JFA (2001) Variation in colony structure in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. *Behav Ecol Sociobiol* 49:236–243.
- Bulmer MS**, Traniello JFA (2002) Foraging range expansion and colony genetic organization in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes* (Isoptera : Rhinotermitidae). *Environ Entomol* 31:293–298.
- Cao R**, Su N (2014) Tunneling and food transportation activity of four subterranean termite species (Isoptera: Rhinotermitidae) at various temperatures. *Ann Entomol Soc Am* 696–701.
- Caron R** (2003) Arrêté relatif à la protection des acquéreurs et des propriétaires contre les termites et autres xylophages. Recueil des actes administratifs de la ville de Paris, Paris.
- Castilho CS**, Marins LG, Benedet RC, Freitas TO (2011) Landscape genetics of mountain lions (*Puma concolor*) in southern Brazil. *Mamm Biol* 76:476–483.
- Chambers JM**, Hastie TJ (1992) Linear models. Chapter 4 of Statistical models. In: Chambers JM and Hastie TJ (eds) Statistical Models in S. Wadsworth & Brooks/Cole.
- Charalampopoulos I**, Chronopoulou-Sereli A (2005) Mapping the urban green area influence on local climate under windless and light wind conditions. The case of western part of Athens, Greece. *Univ Szeged* 38:25–31.
- Chouvenc T**, Su NY, Kenneth Grace J (2011) Fifty years of attempted biological control of termites - Analysis of a failure. *Biol Control* 59:69–82.
- Chouvenc T**, Scheffrahn RH, Su N-Y (2016) Establishment and spread of two invasive subterranean termite species (*Coptotermes formosanus* and *C. gestroi*; Isoptera: Rhinotermitidae) in metropolitan Southeastern Florida (1990–2015). *Florida Entomol* 99:187–191.
- Clément J-L**, Jequel M, Leca J., et al (1996) Elimination of foraging population of *Reticulitermes santonensis* in one street of Paris, France, using Hexaflumuron baits. 2nd Int Conf Urban Pests 9024.
- Clément J-L**, Bagnères A-G, Uva P, et al (2001) Biosystematics of *Reticulitermes* termites in Europe: Morphological, chemical and molecular data. *Insectes Soc* 48:202–215.
- Clement M**, Posada D, Crandall KA (2000) TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Mol Ecol* 9:1657–1660.
- Clergeau P**, Croci S, Jokimäki J (2004) How useful are urban island ecosystems for defining invader patterns? *Environ Conserv* 31:181–184.

- Connors JP, Galletti CS, Chow WTL** (2013) Landscape configuration and urban heat island effects: Assessing the relationship between landscape characteristics and land surface temperature in Phoenix, Arizona. *Landsc Ecol* 28:271–283.
- Cook JM, Crozier RH** (1995) Sex determination and population biology in the hymenoptera. *Trends Ecol Evol* 10:281–286.
- Cooper PA, Grace JK** (1987) Association of the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae), with living trees in Canada. *J Entomol Sci* 22:353–354.
- Croci S, Butet A, Clergeau P** (2008) Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits? *Condor* 110:223–240.
- Cushman SA, Lewis JS** (2010) Movement behavior explains genetic differentiation in American black bears. *Landsc Ecol* 25:1613–1625.
- Darvill B, Ellis JS, Lye GC, Goulson D** (2006) Population structure and inbreeding in a rare and declining bumblebee, *Bombus muscorum* (Hymenoptera: Apidae). *Mol Ecol* 15:601–611.
- Davis K, Hertz Golden H** (1954) Urbanization and the development of per-industrial areas. *Econ Dev Cult Change* 3:6–26.
- De Munck C, Pigeon G, Masson V, et al** (2013) How much can air conditioning increase air temperatures for a city like Paris, France? *Int J Climatol* 33:210–227.
- Dedeine F, Dupont S, Guyot S, et al** (2016) Historical biogeography of *Reticulitermes* termites (Isoptera: Rhinotermitidae) inferred from analyses of mitochondrial and nuclear loci. *Mol Phylogenet Evol* 94:778–790.
- DeHeer CJ, Vargo EL** (2004) Colony genetic organization and colony fusion in the termite *Reticulitermes flavipes* as revealed by foraging patterns over time and space. *Mol Ecol* 13:431–441.
- DeHeer CJ, Vargo EL** (2008) Strong mitochondrial DNA similarity but low relatedness at microsatellite loci among families within fused colonies of the termite *Reticulitermes flavipes*. *Insectes Soc* 55:190–199.
- DeHeer CJ, Kutnik M, Vargo EL, Bagnères A-G** (2005) The breeding system and population structure of the termite *Reticulitermes grassei* in Southwestern France. *Heredity (Edinb)* 95:408–415.
- DeHeer CJ, Vargo EL** (2006) An indirect test of inbreeding depression in the termites *Reticulitermes flavipes* and *Reticulitermes virginicus*. *Behav Ecol Sociobiol* 59:753–761.
- DeHeer CJ, Kamble ST** (2008) Colony genetic organization, fusion and inbreeding in *Reticulitermes flavipes* from the Midwestern U.S. *Sociobiology* 51:307–325.
- Demeur A** (1860) *Les chemins de fer français*. N. Chaix et Cie, Paris.
- Devroye L, Wagner TJ** (1982) Nearest neighbor methods in discrimination. In: Krishnaiah PR, Kanal LN (eds) *Handbook of Statistics*. North-Holland Publishing Company, pp 193–197.
- Dhang P** (2014) *Urban Insect Pests: Sustainable management strategies*. CAB international, London.

- Dionne M**, Caron F, Dodson JJ, Bernatchez L (2008) Landscape genetics and hierarchical genetic structure in Atlantic salmon: The interaction of gene flow and local adaptation. *Mol Ecol* 17:2382–2396.
- Dlugosch KM**, Parker IM (2008) Founding events in species invasions: Genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Mol Ecol* 17:431–449.
- Donihue CM**, Lambert MR (2015) Adaptive evolution in urban ecosystems. *Ambio* 44:194–203.
- Donovan SE**, Eggleton P, Bignell DE (2001) Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. *Ecol Entomol* 26:356–366.
- Dronnet S**, Ohresser M, Vargo EL, et al (2002) Colony studies of the subterranean termite, *Reticulitermes santonensis* (Feytaud), in the city of Paris. In: Jones SC, Zhai J, Robinson WH (eds) Proceedings of the 4th International Conference on Urban Pests. pp 295–302.
- Dronnet S**, Bagnères AG, Juba TR, Vargo EL (2004) Polymorphic microsatellite loci in the European subterranean termite, *Reticulitermes santonensis* Feytaud. *Mol Ecol Notes* 4:127–129.
- Dronnet S**, Chapuisat M, Vargo EL, et al (2005) Genetic analysis of the breeding system of an invasive subterranean termite, *Reticulitermes santonensis*, in urban and natural habitats. *Mol Ecol* 14:1311–1320.
- Dronnet S**, Lohou C, Christides JP, Bagnères AG (2006) Cuticular hydrocarbon composition reflects genetic relationship among colonies of the introduced termite *Reticulitermes santonensis* Feytaud. *J Chem Ecol* 32:1027–1042.
- Duffy AM**, Clobert J, Møller AP (2002) Hormones, developmental plasticity and adaptation. *Trends Ecol Evol* 17:190–196.
- Duncan RP**, Clemants SE, Corlett RT, et al (2011) Plant traits and extinction in urban areas: A meta-analysis of 11 cities. *Glob Ecol Biogeogr* 20:509–519.
- Earl DA**, VonHoldt BM (2012) STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv Genet Resour* 4:359–361.
- Ebdon D** (1985) Statistics in geography. Blackwell, Oxford.
- Esenther GR** (1969) Termites in Wisconsin. *Ann Entomol Soc Am* 62:1274–1284.
- Estoup A**, Guillemaud T (2010) Reconstructing routes of invasion using genetic data: Why, how and so what? *Mol Ecol* 19:4113–4130.
- Estoup A**, Ravigné V, Hufbauer R, et al (2016) Is there a genetic paradox of biological invasion? *Ann Rev Ecol Syst* 47(1):51–72.
- Evanno G**, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Mol Ecol* 14:2611–2620.
- Evans KL**, Gaston KJ, Frantz AC, et al (2009) Independent colonization of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species. *Proc Biol Sci* 276:2403–2410.
- Evans TA**, Forschler BT, Grace JK (2013) Biology of Invasive Termites: A Worldwide Review. *Annu Rev Entomol* 58:455–474.

- Ewart D**, Nunes L, De Troya T, Kutnik M (2017) Termite and a changing climate. In: Dhang P (ed) *Climate Change Impact on Urban Pests*, CABI. Wallingford, pp 80–94.
- Facon B**, Genton BJ, Shykoff J, et al (2006) A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends Ecol Evol* 21:130–135.
- Fallmann J**, Emeis S, Wagner S, et al (2016) Forecasting models for urban warming in climate change. In: Musco F (ed) *Counteracting urban heat island effects in a global climate change scenario*. pp. 3–39. Springer International Publishing.
- Feng AYT**, Himsforth CG (2014) The secret life of the city rat: A review of the ecology of urban Norway and black rats (*Rattus norvegicus* and *Rattus rattus*). *Urban Ecosyst* 17:149–162.
- Feytaud J** (1953) *La termitose*. Union de la Propriété Bâtie de France, Paris.
- Fierst JL** (2011) A history of phenotypic plasticity accelerates adaptation to a new environment. *J Evol Biol* 24:1992–2001.
- Fisher ML**, Gold RE (2003) Intercolony aggression in *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 42:651–661.
- Forman RTT** (2016) Urban ecology principles: are urban ecology and natural area ecology really different? *Landsc Ecol* 31:1–10.
- Forschler BT**, Lewis V (1997) Why termites can dodge your treatment? *Pest Control* 65:42–46.
- Frantz AC**, Cellina S, Krier A, et al (2009) Using spatial Bayesian methods to determine the genetic structure of a continuously distributed population: clusters or isolation by distance? *J Appl Ecol* 46:493–505.
- Fujita A**, Watanabe H (2010) Inconspicuous matured males of worker form are produced in orphaned colonies of *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae) and participate in reproduction. *J Insect Physiol* 56:1510–1515.
- Galtier N**, Gouy M, Gautier C (1996) SEAVIEW and PHYLO_WIN: two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny. *Comput Appl Biosci* 12:543–548.
- Gandy M** (1999) The Paris sewers and the rationalization of urban space. *Trans Inst Br Geogr* 24:23–44.
- Ghesini S**, Messenger MT, Pilon N, Marini M (2010) First report of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera : Rhinotermitidae) in Italy. *Florida Entomol* 93:327–328.
- Ghesini S**, Marini M (2012) New data on *Reticulitermes urbis* and *Reticulitermes lucifugus* in Italy: Are they both native species? *Bull Insectology* 65:301–310.
- Gienapp P**, Teplitsky C, Alho JS, et al (2008) Climate change and evolution: Disentangling environmental and genetic responses. *Mol Ecol* 17:167–178.
- Gilbert O** (1991) *The ecology of urban habitats*, First Edit. Springer Science+Business Media B.V.
- Goudet J** (2001) FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. (version 2.9.3). Available from <https://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>.

- Grace** JK, Abdallay A, Farr KR (1989) Eastern subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) foraging territories and populations in Toronto. *Can. Entomol.* 121:551-556.
- Grace** JK (1990) Mark-recapture studies with *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 16:297-303.
- Grant** B, Middendorf G, Colgan M, et al (2011) Ecology of urban amphibians and reptiles: urbanophiles, urbanophobes, and the urbanoblivious. In: Niemelä J, Breuste J, Elmqvist T, et al. (eds) *Urban Ecology: Patterns, processes and applications*. Oxford Univ. Press, Oxford, pp 167-78.
- Grassé** P (1954) Origine et répartitions géographiques des termites français. *Ann l'Ecole Natl d'Horticulture Montpellier* 24:1-10.
- Goudet** J (2001) FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. (version 2.9.3). Available from <https://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>.
- Grube** S, Forschler BT (2004) Census of monogyne and polygyne laboratory colonies illuminates dynamics of population growth in *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ann Entomol Soc Am* 97:466-475.
- Gruber** B, Adamack AT (2015) landgenreport: a new R function to simplify landscape genetic analysis using resistance surface layers. *Mol Ecol Resour* 15:1172-1178.
- Guillot** G, Estoup A, Mortier F, Cosson JF (2005a) A spatial statistical model for landscape genetics. *Genetics* 170:1261-1280.
- Guillot** G, Mortier F, Estoup A (2005b) GENELAND: A computer package for landscape genetics. *Mol Ecol Notes* 5:712-715.
- Guillot** G, Lebois R, Coulon A, Frantz A (2009) Statistical methods in spatial genetics. *Mol Ecol* 18:4734-4756.
- Guillot** G, Renaud S, Ledevin R, et al (2012) A unifying model for the analysis of phenotypic, genetic, and geographic data. *Syst Biol* 61:897-911.
- Guindon** S, Gascuel O (2003) A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by Maximum Likelihood. *Syst Biol* 52:696-704.
- Hamilton** WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. I. *J Theor Biol* 7:1-16.
- Hanna** C, Cook ED, Thompson AR, et al (2013) Colony social structure in native and invasive populations of the social wasp *Vespula pensylvanica*. *Biol Invasions* 16:283-294.
- Harris** WV (1965) Recent developments in termite control. *Int J Pest Manag Part A* 11:33-44.
- Hayashi** Y, Lo N, Miyata H, Kitade O (2007) Sex-linked genetic influence on caste determination in a termite. *Science* 318:985-987.
- Hayashi** Y, Miyata H, Kitade O, Lo N (2013) Neotenic reproductive influence worker caste differentiation in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera; Rhinotermitidae). *Sociobiology* 60:446-452.
- Hedrick** PW, Kalinowski ST (2000) Inbreeding depression in conservation biology. *Annu Rev Ecol Syst* 31:139-162.

- Hedrick** PW (2011) Genetics of populations, 4th edn. Jones & Bartlett, Boston, MA.
- Helanterä** H, Strassmann JE, Carrillo J, Queller DC (2009) Uniclonal ants: where do they come from, what are they and where are they going? *Trends Ecol Evol* 24:341–349.
- Henderson** JV, Wang HG (2007) Urbanization and city growth: The role of institutions. *Reg Sci Urban Econ* 37:283–313.
- Hollander** M and Wolfe DA (1973) Nonparametric statistical methods. John Wiley & Sons, New York, pp 115–120.
- Holway** DA, Lach L, Suarez A V., et al (2002) The causes and consequences of ant invasions. *Annu Rev Ecol Syst* 33:181–233.
- Holzer** B, Keller L, Chapuisat M (2009) Genetic clusters and sex-biased gene flow in a uniclonal *Formica* ant. *BMC Evol Biol* 9:6–69.
- Hongoh** Y (2011) Toward the functional analysis of uncultivable, symbiotic microorganisms in the termite gut. *Cell Mol Life Sci* 68:1311–1325.
- Houseman** RM, Gold RE, Pawson BM (2001) Resource partitioning in two sympatric species of subterranean termites, *Reticulitermes flavipes* and *Reticulitermes hageni* (Isoptera : Rhinotermitidae). *Environ Entomol* 30:673–685.
- Howard** RW, Mallette EJ, Haverty MI, Smythe R V. (1981) Laboratory evaluation of within-species, between-species, and parthenogenetic reproduction in *Reticulitermes flavipes* and *Reticulitermes virginicus*. *Psyche* 88:75–87.
- Huelsenbeck** JP, Ronquist F (2001) MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17:754–755.
- Husseneder** C, Messenger MT, Su N, et al (2005) Colony social organization and population genetic structure of an introduced population of Formosan subterranean termite from New Orleans, Louisiana. *J Econ Entomol* 98:1421–1434.
- Husseneder** C, Simms DM, Riegel C (2007) Evaluation of treatment success and patterns of reinfestation of the Formosan subterranean termite (Isoptera : Rhinotermitidae). *J Econ Entomol* 100:1370–1380.
- Husseneder** C, Powell JE, Grace JK, et al (2008) Worker size in the Formosan subterranean termite in relation to colony breeding structure as inferred from molecular markers. *Environ Entomol* 37:400–8.
- Husseneder** C, Sethi A, Foil L, Delatte J (2010) Testing protozoacidal activity of ligand-lytic peptides against termite gut protozoa in vitro (protozoa culture) and in vivo (microinjection into termite hindgut). *J Vis Exp* 3–9.
- Husseneder** C, Simms DM, Delatte JR, et al (2012) Genetic diversity and colony breeding structure in native and introduced ranges of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus*. *Biol Invasions* 14:419–437.
- Husté** A, Boulinier T (2007) Determinants of local extinction and turnover rates. *Ecol Appl* 17:168–180.
- Imhoff** ML, Zhang P, Wolfe RE, Bounoua L (2010) Remote sensing of the urban heat island effect across biomes in the continental USA. *Remote Sens Environ* 114:504–513.

- Inward D**, Beccaloni G, Eggleton P (2007a) Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biol Lett* 3:331–335.
- Inward D**, Vogler AP, Eggleton P (2007b) A comprehensive phylogenetic analysis of termites (Isoptera) illuminates key aspects of their evolutionary biology. *Mol Phylogenet Evol* 44:953–967.
- Jacquot C** (1955) Les colonies parisiennes du termite de Saintonge. *La Rev du bois* 10:12.
- Jallon B**, Napolitano U, Boutté F (2017) Paris Haussmann, Pavillon d. Paris & Park Books, Zürich.
- Janowiecki M a.**, Jones SC, Bryant JL (2013) Population growth characteristics of incipient colonies of the Eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 60:441–445.
- Jarne P**, Lagoda P (1996) Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends Ecol Evol* 11:424–429.
- Jenerette GD**, Harlan SL, Buyantuev A, et al (2016) Micro-scale urban surface temperatures are related to land-cover features and residential heat related health impacts in Phoenix, AZ USA. *Landsc Ecol* 31:745–760.
- Jenkins TM**, Dean RE, Verkerk R, Forschler BT (2001) Phylogenetic analyses of two mitochondrial genes and one nuclear intron region illuminate European subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) gene flow, taxonomy, and introduction dynamics. *Mol Phylogenet Evol* 20:286–293.
- Jenkins TM**, Dean RE, Forschler BT (2002) DNA technology, interstate commerce, and the likely origin of Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) infestation in Atlanta, Georgia. *J Econ Entomol* 95:381–389.
- Jeon W**, Lee S-H (2011) Simulation study of territory size distributions in subterranean termites. *J Theor Biol* 279:1–8.
- Jim CY** (2003) Protection of urban trees from trenching damage in compact city environments. *Cities* 20:87–94.
- Jim CY** (2004) Green-space preservation and allocation for sustainable greening of compact cities. *Cities* 21:311–320.
- Johnson AR**, Wiens JA, Milne BT, Crist TO (1992) Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landsc Ecol* 7:63–75.
- Jokimäki J**, Suhonen J (1998) Distribution and habitat selection of wintering birds in urban environments. *Landsc Urban Plan* 39:253–263.
- Kaspari M**, Vargo EL (1995) Colony size as a buffer against seasonality Bergmann's rule in social insects. *Am Nat* 145:610–632.
- Kawatsu K**, Matsuura K (2013) Preadaptation for parthenogenetic colony foundation in subterranean termites *Reticulitermes* spp. (Isoptera: Rhinotermitidae). *J Ethol* 31:123–128.
- Kollar V** (1837) Naturgeschichte des schädlichen Insekten. *Verb Landwirtsch Ges Wien* 5:411–413.

- Korb J, Heinze J** (2004) Multilevel selection and social evolution of insect societies. *Naturwissenschaften* 91:291–304.
- Korb J, Hartfelder K** (2008) Life history and development - A framework for understanding developmental plasticity in lower termites. *Biol Rev* 83:295–313.
- Kowarik I** (2011) Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation. *Environ Pollut* 159:1974–1983.
- Krishna K, Grimaldi DA, Krishna V, Engel MS** (2013) Treatise on the Isoptera of the World. In: *Bulletin of the American Museum of Natural History*. pp 623–973.
- Kutnik M, Uva P, Brinkworth L, Bagnères AG** (2004) Phylogeography of two European *Reticulitermes* (Isoptera) species: The Iberian refugium. *Mol Ecol* 13:3099–3113.
- Laduguie N, Robert A, Bonnard O, et al** (1994) Isolation and identification of (3Z,6Z,8E)-3,6,8-Dodecatrien-1-ol in *Reticulitermes santonensis* Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae): Roles in worker trail-following and in alate sex-attraction behavior. *J Insect Physiol* 40:781–787.
- Landguth EL, Cushman SA, Schwartz MK, et al** (2010) Quantifying the lag time to detect barriers in landscape genetics. *Mol Ecol* 19:4179–4191.
- Lawson Handley LJ, Estoup A, Evans DM, et al** (2011) Ecological genetics of invasive alien species. *BioControl* 56:409–428.
- Layne JN** (1997) Nonindigenous mammals. In: Simberloff D, Schmitz DC, Brown TC (eds) *Strangers in Paradise*. Island Press, Washington, DC, pp 157 – 186.
- Lecis R, Ferrando A, Ruiz-Olmo J, et al** (2008) Population genetic structure and distribution of introduced American mink (*Mustela vison*) in Spain, based on microsatellite variation. *Conserv Genet* 9:1149–1161.
- Lee SH, Su NY, Bardunias P** (2007) Exploring landscape structure effect on termite territory size using a model approach. *BioSystems* 90:890–896.
- Lefebvre T, Châline N, Limousin D, et al** (2008) From speciation to introgressive hybridization: the phylogeographic structure of an island subspecies of termite, *Reticulitermes lucifugus corsicus*. *BMC Evol Biol* 8:38.
- Lefebvre T, Vargo EL, Zimmermann M, et al** (2016) Subterranean termite phylogeography reveals multiple postglacial colonization events in southwestern Europe. *Ecol Evol* 6:5987–6004.
- Legendre F, Whiting MF, Bordereau C, et al** (2008) The phylogeny of termites (Dictyoptera: Isoptera) based on mitochondrial and nuclear markers: Implications for the evolution of the worker and pseudergate castes, and foraging behaviors. *Mol Phylogenet Evol* 48:615–627.
- Leniaud L, Pichon A, Uva P, Bagnères A-G** (2009) Unicoloniality in *Reticulitermes urbis*: a novel feature in a potentially invasive termite species. *Bull Entomol Res* 99:1.
- Leniaud L, Dedeine F, Pichon A, et al** (2010) Geographical distribution, genetic diversity and social organization of a new European termite, *Reticulitermes urbis* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Biol Invasions* 12:1389–1402.
- Leniaud L, Darrouzet E, Dedeine F, et al** (2011) Ontogenic potentialities of the worker caste in two sympatric subterranean termites in France. *Evol Dev* 13:138–148.

- Lenz M, Runko S** (1994) Protection of buildings, other structures and materials in ground contact from attack by subterranean termites (Isoptera) with a physical barrier - a fine mesh of high grade stainless steel. *Sociobiology* 24:1–16.
- Lenz M, Kard B, Evans TA, et al** (2009) Differential use of identical food resources by *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae) in two types of habitats. *Entomol Soc Am* 38:35–42.
- Lesne P** (1923) Une station nouvelle du termite lucifuge. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences, Paris*.
- Lo N, Tokuda G, Watanabe H, et al** (2000) Evidence from multiple gene sequences indicates that termites evolved from wood-feeding cockroaches. *Curr Biol* 10:801–804.
- Lohou C, Burban G, Clément J-L, et al** (1997) Protection des arbres d'alignement contre les termites souterrains, l'expérience menée à Paris. *Phytoma* 492:42–44.
- Lombaert E, Guillemaud T, Deleury E, Lombaert E** (2016) A simulation-based evaluation of STRUCTURE software for exploring the introduction routes of invasive species. *BioRxiv* 1–28.
- Long CE, Thorne BL** (2006) Resource fidelity, brood distribution and foraging dynamics in complete laboratory colonies of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera Rhinotermitidae). *Ethol Ecol Evol* 18:113–125.
- Luber G, McGeehin M** (2008) Climate change and extreme heat events. *Am J Prev Med* 35:429–435.
- Luchetti A, Marini M, Mantovani B** (2005) Mitochondrial evolutionary rate and speciation in termites: Data on European *Reticulitermes* taxa (Isoptera, Rhinotermitidae). *Insectes Soc* 52:218–221.
- Luchetti A, Velonà A, Mueller M, Mantovani B** (2013) Breeding systems and reproductive strategies in Italian *Reticulitermes* colonies (Isoptera: Rhinotermitidae). *Insectes Soc* 60:203–211.
- Machlis GE, Force JE, Burch WR** (1997) The human ecosystem Part I: The human ecosystem as an organizing concept in ecosystem management. *Soc Nat Resour* 10:347–367.
- Madlener R, Sunak Y** (2011) Impacts of urbanization on urban structures and energy demand: What can we learn for urban energy planning and urbanization management? *Sustain Cities Soc* 1:45–53.
- Majid AHA, Ahmad AH** (2015) Define colony number of subterranean termites *Coptotermes gestroi* (Isoptera: Rhinotermitidae) in selected infested structures. *Sains Malaysiana* 44:211–216.
- Manel S, Schwartz MK, Luikart G, Taberlet P** (2003) Landscape genetics: Combining landscape ecology and population genetics. *Trends Ecol Evol* 18:189–197.
- Mantel N** (1967) The detection of disease clustering and generalized regression approach. *Cancer Res* 27:209–220.
- Marchand B** (1993) Paris, histoire d'une ville (XIX^e-XX^e siècle), Du Seuil.
- Marini M, Mantovani B** (2002) Molecular relationships among European samples of *Reticulitermes* (Isoptera, Rhinotermitidae). *Mol Phylogenet Evol* 22:454–459.

- Martí-Henneberg J** (2013) European integration and national models for railway networks (1840-2010). *J Transp Geogr* 26:126–138.
- Martinais E**, Morel-Journel C, Duchêne F (2013) La construction sociale du risque environnemental : un objet géographique ? Dans : Séchet R, Veschambre V (eds) *Penser et faire la géographie sociale : Contribution à une épistémologie de la géographie sociale*. Presses universitaires de Rennes, Rennes.
- Matsuura K**, Nishida T (2001) Colony fusion in a termite: What makes the society “open”? *Insectes Soc* 48:378–383.
- Matsuura K**, Fujimoto M, Goka K (2004) Sexual and asexual colony foundation and the mechanism of facultative parthenogenesis in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera, Rhinotermitidae). *Insectes Soc* 51:325–332.
- Matsuura K**, Vargo EL, Kawatsu K, et al (2009) Queen succession through asexual reproduction in termites. *Science* 323:1687–1687.
- Matsuura K**, Himuro C, Yokoi T, et al (2010) Identification of a pheromone regulating caste differentiation in termites. *Proc Natl Acad Sci* 107:12963–12968.
- Matsuura K** (2012) Multifunctional queen pheromone and maintenance of reproductive harmony in termite colonies. *J Chem Ecol* 38:746–754.
- McDonnell MJ**, Hahs AK (2015) Adaptation and adaptedness of organisms to urban environments. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 46:261–280.
- McKinney ML** (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol Conserv* 127:247–260.
- McKinney ML** (2008) Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals. *Urban Ecosyst* 11:161–176.
- McRae BH** (2006) Isolation By Resistance. *Evolution* 60:1551.
- Meyerson LA**, Simberloff D (2017) Introducing “The Elton Reviews,” a new series in biological invasions. *Biol Invasions* 19:1053–1054.
- Misof B**, Liu S, Meusemann K, et al (2014) Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science* 346:763–767.
- Miura T**, Roisin Y, Matsumoto T (2000) Molecular phylogeny and biogeography of the nasute termite genus *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) in the Pacific tropics. *Mol Phylogenet Evol* 17:1–10.
- Møller AP** (2009) Successful city dwellers: A comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. *Oecologia* 159:849–858.
- Møller H** (1996) Lessons for invasion theory from social insects. *Biol Conserv* 78:125–142.
- Muller S**, Albert A, Clergeau P, et al (2017) Stratégie nationale relative aux espèces exotiques envahissantes. La Défense, France.
- Myles TG** (1999) Review of secondary reproduction in termites (Insecta: Isoptera) with comments on its role in termite ecology and social evolution. *Sociobiology* 33:1–43.
- Nalepa CA**, Bignell DE, Bandi C (2001) Detritivory, coprophagy, and the evolution of digestive mutualisms in Dictyoptera. *Insectes soc* 48:194–201.

- Nalepa** CA (2015) Origin of termite eusociality: Trophallaxis integrates the social, nutritional, and microbial environments. *Ecol Entomol* 40:323–335.
- Nei** M (1972) Genetic distance between populations. *Am Nat* 106:283–292.
- Nei** M (1987) Molecular evolutionary genetics. Columbia university press, New York.
- Niemelä** J, Kotze DJ, Venn S, et al (2002) Carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) across urban-rural gradients: An international comparison. *Landsc Ecol* 17:387–401.
- Nobre** T, Nunes L, Bignell DE (2008) Colony interactions in *Reticulitermes grassei* population assessed by molecular genetic methods. *Insectes Soc* 55:66–73.
- Noda** S, Iida T, Kitade O, et al (2005) Endosymbiotic Bacteroides bacteria of the flagellated protist *Pseudotrichonympha grassii* in the gut of the termite *Coptotermes formosanus*. *Appl Environ Microbiol* 71:8811–8817.
- Norton** BA, Coutts AM, Livesley SJ, et al (2015) Planning for cooler cities: A framework to prioritise green infrastructure to mitigate high temperatures in urban landscapes. *Landsc Urban Plan* 134:127–138.
- Nutting** W (1969) Flight and colony foundation. In: Krishna K, Weesner F (eds) *Biology of termites*. Academic Press, New-York, pp 233–282.
- Nylander** J (2004) MRAIC.pl. Program distributed by the author.
- Oke** TR (1973) City size and the urban heat island. *Atmos Environ Pergamon Pres* 7:769–779.
- Parker** IM, Rodriguez J, Loik ME (2003) An evolutionary approach to understanding the biology of invasions: Local adaptation and general-purpose genotypes in the weed *Verbascum thapsus*. *Conserv Biol* 17:59–72.
- Parman** V, Vargo EL (2008) Population density, species abundance, and breeding structure of subterranean termite colonies in and around infested houses in central North Carolina. *J Econ Entomol* 101:1349–1359.
- Parman** V, Vargo EL (2010) Colony-level effects of imidacloprid in subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *J Econ Entomol* 103:791–798.
- Parmesan** C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu Ecol Evol Syst* 37:637–669.
- Paulmier** I, Vauchot B, Pruvost A., et al (1997) Evaluation of two populations of *Reticulitermes santonensis* De Feytaud (Isoptera) by triple mark-recapture procedure. In: 28th Annual Meeting of the International group of Wood Preservation. Whistler, pp 25–30.
- Pecheux** J (1975) L'age d'or du rail européen 1850-1900. Berger-Levrault, Paris.
- Perdereau** E, Bagnères AG, Dupont S, Dedeine F (2010a) High occurrence of colony fusion in a European population of the American termite *Reticulitermes flavipes*. *Insectes Soc* 57:393–402.
- Perdereau** E, Dedeine F, Christidès J-P, et al (2010b) Variations in worker Cuticular hydrocarbons and soldier isoprenoid defensive secretions within and among introduced

- and native populations of the subterranean termite, *Reticulitermes flavipes*. J Chem Ecol 36(11):1189-1198.
- Perdereau E**, Dedeine F, Christidès J-P, et al (2011) Competition between invasive and indigenous species: an insular case study of subterranean termites. Biol Invasions 13:1457–1470.
- Perdereau E**, Bagnères AG, Bankhead-Dronnet S, et al (2013a) Global genetic analysis reveals the putative native source of the invasive termite, *Reticulitermes flavipes*, in France. Mol Ecol 22:1105–1119.
- Perdereau E**, Velona A, Dupont S, et al (2013b) Colony breeding structure of the invasive termite *Reticulitermes urbis* (Isoptera: Rhinotermitidae). J Econ Entomol 106:2216–2224.
- Perdereau E**, Bagnères AG, Vargo EL, et al (2015) Relationship between invasion success and colony breeding structure in a subterranean termite. Mol Ecol 24:2125–2142.
- Pichon A**, Kutnik M, Leniaud L, et al (2007) Development of experimentally orphaned termite worker colonies of two *Reticulitermes* species (Isoptera: Rhinotermitidae). Sociobiology 50:1015–1034.
- Pickett STA**, Rogers K (1997) Patch dynamics: the transformation of landscape structure and function. Wildl. Landsc. Ecol. 101–127.
- Pitrou P**, Reda J, Tardien B (1981) Le chemin de fer de la Petite Ceinture, Paris.
- Potter MF.**, Eliason E., Davis K, Bessin R. (2001) Managing subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) in the Midwest with hexaflumuron bait and placement considerations around structures. Sociobiology 38:565–584.
- Potter MF** (2004) Termites. In: Hedges SA (ed) Handbook of pest control: the behavior, life history, and control of household pests. Gie Media Inc., Richfield, pp 217–361.
- Pritchard JK**, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155:945–959.
- Pumain D** (2012) Une théorie géographique pour la loi de Zipf. Région et Développement 36:31–54.
- Pusey A**, Wolf M (1996) Inbreeding avoidance in animals. Trends Ecol Evol 11:201–206.
- Pyšek P**, Richardson DM (2010) Invasive species, environmental change and management, and health. Ann Rev Environ Resour 35:25–55.
- Queller DC**, Goodnight KF (1989) Estimating relatedness using genetic markers. Evolution 43:258–275.
- Queller DC**, Strassmann JE (1998) Kin selection and social insects: Social insects provide the most surprising predictions and satisfying tests of kin selection. Bioscience 48:165–175.
- Raymond M**, Rousset F (1995) GENEPOP (Version 1.2): Population genetics software for exact tests and Ecumenicism. J Hered 86:248–249.
- Reinhard J**, Hertel H, Kaib M (1997) Systematic search for food in the subterranean termite *Reticulitermes santonensis* De Feytaud (Isoptera: Rhinotermitidae). Insectes Soc 44:147–158.

- Ripa R, Castro L** (2000) Presencia de la termita subterranea *Reticulitermes santonensis* De Feytaud (Isoptera: Rhinotermitidae) en la comuna de Quillota. In: XXII Chilean Congress of Entomology, Valdivia.
- Ripa R, Luppichini P, Su N-Y, Rust MK** (2007) Field evaluation of potential control strategies against the invasive Eastern subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) in Chile. *J Econ Entomol* 100:1391–1399.
- Robbins C.** (1995) Non-native birds. In: LaRoe ET, Farris GS, Puckett CE, et al. (eds) Our living resources: a report to the nation on the distribution, abundance, and health of US plants, animals, and ecosystems. Government Printing Office. Government Printing Office, Washington, DC, pp 437–440.
- Rousset F** (1997) Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation by distance. *Genetics* 145:1219–1228.
- Rust MK, Su N-Y** (2012) Managing social insects of urban importance. *Annu Rev Entomol* 57:355–375.
- Sacchi R, Gentili A, Razzetti E, Barbieri F** (2002) Effects of building features on density and flock distribution of feral pigeons *Columba livia* var. *domestica* in an urban environment. *Can J Zool* 80:48–54.
- Santamouris M, Paraponiaris K, Mihalakakou G** (2007) Estimating the ecological footprint of the heat island effect over Athens, Greece. *Clim Change* 80:265–276.
- Scaduto DA, Garner SR, Leach EL, Thompson GJ** (2012) Genetic evidence for multiple invasions of the Eastern subterranean termite into Canada. *Env Entomol* 41:1680–1686.
- Scharf ME, Wu-Scharf D, Zhou X, et al** (2005) Gene expression profiles among immature and adult reproductive castes of the termite *Reticulitermes flavipes*. *Insect Mol Biol* 14:31–44.
- Scharf ME, Buckspan CE, Grzymala TL, Zhou X** (2007) Regulation of polyphenic caste differentiation in the termite *Reticulitermes flavipes* by interaction of intrinsic and extrinsic factors. *J Exp Biol* 210:4390–4398.
- Scharf ME** (2015) Termites as targets and models for biotechnology. *Annu Rev Entomol* 60:77–102.
- Schultner E, Saramäki J, Helanterä H** (2016) Genetic structure of native ant supercolonies varies in space and time. *Mol Ecol* 25:6196–6213.
- Schwartz R, Gregory I, Thévenin T** (2011) Spatial history: railways, uneven development, and population change in France and Great Britain, 1850–1914. *J Interdiscip Hist* 42:53–88.
- Segelbacher G, Cushman SA, Epperson BK, et al** (2010) Applications of landscape genetics in conservation biology: Concepts and challenges. *Conserv Genet* 11:375–385.
- Serment M, Pruvost A-M** (1991) Geographical distribution of termite inside building in France.
- Seto KC, Güneralp B, Hutyra LR** (2012) Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *PNAS* 109:16083–16088.
- Shelton TG, Hu XP, Appel AG, Wagner TL** (2006) Flight speed of tethered *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae) alates. *J Insect Behav* 19:115–128.

- Shochat** E, Warren PS, Faeth SH, et al (2006) From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends Ecol Evol* 21:186–191.
- Shochat** E, Lerman SB, Anderies JM, et al (2010) Invasion, competition, and biodiversity loss in urban ecosystems. *Bioscience* 60:199–208.
- Simberloff** D (2009) The role of propagule pressure in biological invasions. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:81–102.
- Simon** C, Frati F, Beckenbach A, et al (1994) Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Ann Entomol Soc Am* 87:651–701.
- Skelhorn** CP, Levermore G, Lindley SJ (2016) Impacts on cooling energy consumption due to the UHI and vegetation changes in Manchester, UK. *Energy Build* 122:150–159.
- Slatkin** M (1993) Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* 47:264–279.
- Spear** SF, Balkenhol N, Fortin MJ, et al (2010) Use of resistance surfaces for landscape genetic studies: Considerations for parameterization and analysis. *Mol Ecol* 19:3576–3591.
- Spear** SF, Storfer A (2010) Anthropogenic and natural disturbance lead to differing patterns of gene flow in the Rocky Mountain tailed frog, *Ascaphus montanus*. *Biol Conserv* 143:778–786.
- Stansly** PA, Su NY, Conner JM (2001) Management of subterranean termites, *Reticulitermes* spp. (Isoptera: Rhinotermitidae) in a citrus orchard with hexaflumuron bait. *Crop Prot* 20:199–206.
- Storfer** A, Murphy MA, Evans JS, et al (2007) Putting the “landscape” in landscape genetics. *Heredity (Edinb)* 98:128–42.
- Su** N-Y, Ban PM, Scheffrahn RH (1993) Foraging populations and territories of the eastern subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) in southeastern Florida. *Environ. Entomol.* 22:1113–1117.
- Su** N-Y, Scheffrahn RH (1990) Economically important termite in the United States and their control. *Sociobiology* 17:77–94.
- Su** N-Y, Scheffrahn RH (1998) A review of subterranean termite control practices and prospects for integrated pest management programmes. *Integr Pest Manag Rev* 3:1–13.
- Su** N-Y, Ye W, Ripa R, et al (2006) Identification of Chilean *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) inferred from three mitochondrial gene DNA sequences and soldier morphology. *Ann Entomol Soc Am* 99:352–363.
- Su** X, Yang X, Li J et al. (2017) The transition path from female workers to neotenic reproductives in the termite *Reticulitermes labralis*. *Evol. Dev.* 19:218–226.
- Suarez** A V., Holway DA, Case TJ (2001) Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: Insights from Argentine ants. *Proc Natl Acad Sci* 98:1095–1100.
- Sukopp** H (2008) On the early history of urban ecology in Europe. In: Marzluff J, Shulenberger E, Endlicher W et al. (ed) *Urban ecology. An international perspective on*

- the interaction between humans and nature. Springer Science + Business Media, New York, pp 79–97.
- Sun Q.**, Haynes K.F., Hampton J.D. et al. (2017) Sex-specific inhibition and stimulation of worker-reproductive transition in a termite. *Sci Nat*, 104: 79. doi : 10.1007/s00114-017-1501-5
- Suppo C**, Robinet C, Perdereau E, et al (sous presse) Biological invasions potential spread of the invasive North American termite , *Reticulitermes flavipes* , and the impact of climate warming. *Biol. Inv.*
- Szalanski AL**, Austin JW, McKern JA, et al (2008) Molecular phylogeography of *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) termites from Florida. *Sociobiology* 52:619–632.
- Taha H** (1997) Urban climates and heat islands: albedo, evapotranspiration, and anthropogenic heat. *Energy Build* 25:99–103.
- Thorne BL**, Traniello JFA, Adams ES, Bulmer M (1999) Reproductive dynamics and colony structure of subterranean termites of the genus *Reticulitermes* (Isoptera Rhinotermitidae): a review of the evidence from behavioral, ecological, and genetic studies. *Ethol Ecol Evol* 11:149–169.
- Tonini F.**, Divino F., Lasinio G.J., et al (2014) Predicting the geographical distribution of two invasive termite species from occurrence data. *Environ Entomol* 43:1135–1144.
- Tonini F**, Hochmair HH, Scheffrahn RH, Deangelis DL (2013) Simulating the spread of an invasive termite in an urban environment using a stochastic individual-based model. *Environ Entomol* 42:412–423.
- Turner MG** (1989) Landscape Ecology: The effect of pattern on process. *Annu Rev Ecol Syst* 20:171–197.
- UNEP** (2000) Finding alternatives to persistent organic pollutants (POPs) for termite management.
- Uva P**, Clément J-L, Austin JW, et al (2004) Origin of a new *Reticulitermes* termite (Isoptera, Rhinotermitidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA data. *Mol Phylogenet Evol* 30:344–353.
- Valéry L**, Fritz H, Lefeuvre JC, Simberloff D (2008) In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biol Invasions* 10:1345–1351.
- Van Kleunen M**, Schlaepfer DR, Glaetli M, Fischer M (2011) Preadapted for invasiveness: Do species traits or their plastic response to shading differ between invasive and non-invasive plant species in their native range? *J Biogeogr* 38:1294–1304.
- Vargo EL** (2000) Polymorphism at trinucleotide microsatellite loci in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. *Molecular-Ecology* 9:817–829.
- Vargo EL** (2003a) Hierarchical analysis of colony and population genetic structure of the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes*, using two classes of molecular markers. *Evolution* 57:2805–2518.
- Vargo EL** (2003b) Genetic structure of *Reticulitermes flavipes* and *R. virginicus* (Isoptera: Rhinotermitidae) Colonies in an urban habitat and tracking of colonies following treatment with Hexaflumuron bait. *Environ Entomol* 32:1271–1282.

- Vargo EL, Husseneder C, Grace JK (2003)** Colony and population genetic structure of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus*, in Japan. *Mol Ecol* 12:2599–2608.
- Vargo EL, Carlson JR (2006)** Comparative study of breeding systems of sympatric subterranean termites (*Reticulitermes flavipes* and *R. hageni*) in Central North Carolina using two classes of molecular genetic markers. *Environ Entomol* 35:173–187.
- Vargo EL, Juba TR, DeHeer CJ (2006)** Relative abundance and comparative breeding structure of subterranean termite colonies (*Reticulitermes flavipes*, *Reticulitermes hageni*, *Reticulitermes virginicus*, and *Coptotermes formosanus*) in a South Carolina lowcountry site as revealed by molecular markers. *Ann Entomol Soc Am* 99:1101–1109.
- Vargo EL, Husseneder C (2009)** Biology of Subterranean Termites: Insights from Molecular Studies of *Reticulitermes* and *Coptotermes*. *Annu Rev Entomol* 54:379–403.
- Vargo EL, Husseneder C (2011)** Genetic structure of termite colonies and populations. In: Bignell DE, Roisin Y, Lo N (eds) *Biology of Termites: a modern synthesis*. Springer Science + Business Media, Dordrecht, pp 321–347.
- Vargo EL, Labadie PE, Matsuura K (2012)** Asexual queen succession in the subterranean termite *Reticulitermes virginicus*. *Proc R Soc B Biol Sci* 279:813–819.
- Vargo EL, Parman V (2012)** Effect of Fipronil on subterranean termite colonies (Isoptera : Rhinotermitidae) in the Field. *J Econ Entomol* 105:523–532.
- Vargo EL, Leniaud L, Swoboda LE, et al (2013)** Clinal variation in colony breeding structure and level of inbreeding in the subterranean termites *Reticulitermes flavipes* and *R. grassei*. *Mol Ecol* 22:1447–1462.
- Vargo EL (2014)** Molecular ecology meets urban entomology: how molecular biology is changing urban pest management. In: *Urban insect pests: sustainable management strategies*. pp 166–180.
- Verma M, Sharma S, Prasad R (2009)** Biological alternatives for termite control: A review. *Int Biodeterior Biodegrad* 63:959–972.
- Vieau F (1993)** Le Termite de Saintonge *Reticulitermes santonensis* Feytaud: termite urbain. *Bull la Société Zool Française* 118:125–133.
- Vieau F (2001)** Comparison of the spatial distribution and reproductive cycle of *Reticulitermes santonensis* Feytaud and *Reticulitermes lucifugus grassei* Clément (Isoptera, Rhinotermitidae) suggests that they represent introduced and native species, respectively. *Insectes Soc* 48:57–62.
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo J (2008)** Human domination of earth's ecosystems. In: Marzluff JM, Shulenberg E, Endlicher W, et al. (eds) *Urban Ecology*. Springer Science + Business Media, LLC, New York, pp 3–13.
- Wagner HH, Werth S, Kalwij JM, et al (2006)** Modelling forest recolonization by an epiphytic lichen using a landscape genetic approach. *Landsc Ecol* 21:849–865.
- Wasserman TN, Cushman SA, Schwartz MK, Wallin DO (2010)** Spatial scaling and multi-model inference in landscape genetics : *Martes americana* in northern Idaho. *Landscape Ecol* 25:1601–1612.

- Watissée P** (2016) Vivre avec les termites à Paris - Une relation entre les habitants, l'insecte et les pouvoirs publics, à travers le prisme des connaissances, des perceptions et des actions. Université Paris 1 la Sorbonne.
- Weber E** (2017) Invasive plant species of the world: a reference guide to environmental weeds, 2nd edn. CABI.
- Weidner H** (1937) Termiten in Hamburg. *Z Pflanzenkrankh* 47:593–596.
- Weir BS, Cockerham CC** (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358–1370.
- Weng Q, Lu D, Schubring J** (2004) Estimation of land surface temperature-vegetation abundance relationship for urban heat island studies. *Remote Sens Environ* 89:467–483.
- Wiens JA** (1992) What is landscape ecology, really? *Landsc Ecol* 7:149–150.
- Wiens JA, Stenseth NC, Van Horne B, Ims RA** (1993) Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* 66:369–380.
- Wilby RL** (2008) Constructing climate change scenarios of urban heat island intensity and air quality. *Environ Plan B Plan Des* 35:902–919.
- Wilkinson GN and Rogers CE** (1973) Symbolic descriptions of factorial models for analysis of variance. *Appl Stat* 22:392–399.
- Williams NSG, Hahs AK, Veski PA** (2015) Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 17:78–86.
- Wilson EO, MacArthur RH** (1967) The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Wilson EO, Hölldobler B** (2005) Eusociality: origin and consequences. *PNAS* 102:13367–13371.
- Wood BC, Pullin AS** (2002) Persistence of species in a fragmented urban landscape: The importance of dispersal ability and habitat availability for grassland butterflies. *Biodivers Conserv* 11:1451–1468.
- Wright S** (1943) Isolation by Distance. *Genetics* 28:114–138.
- Wright S** (1965) The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* 19:395–420.
- Wright S** (1969) Evolution and the genetics of populations. In: The theory of gene frequencies, Vol 2. University of Chicago Press, Chicago.
- Wu J** (2014) Urban ecology and sustainability: The state-of-the-science and future directions. *Landsc Urban Plan* 125:209–221.
- Yamamoto Y, Matsuura K** (2012) Genetic influence on caste determination underlying the asexual queen succession system in a termite. *Behav Ecol Sociobiol* 66:39–46.
- Zhou X, Oi FM, Scharf ME** (2006) Social exploitation of hexamerin: RNAi reveals a major caste-regulatory factor in termites. *Proc Natl Acad Sci* 103:4499–4504.

Annexes

Annexe 1

- Glossaire -

Abiotique : Est utilisé pour faire référence à ce qui n'appartient pas au vivant (le vent, la température, le minéral ...).

Adaptatif (locus) : C'est un locus dont les fréquences alléliques sont affectées par la sélection.

Allèle : Désigne les différentes versions d'un locus génétique.

Autocorrélation spatiale positive : Dans un pattern de points, la présence d'un ou plusieurs points est positivement associée à la présence d'un ou plusieurs autres points à proximité.

Automixie : Désigne une fusion de 2 ou 4 noyaux haploïdes issus de la méiose de la cellule mère depuis le sac embryonnaire.

Biotique : Est utilisé pour faire référence à des facteurs associés au vivant de manière générale.

Cohorte : Ensemble d'individus ayant vécu un même évènement au cours d'une même période. Pour les cohortes de naissance, on utilise généralement le terme de génération, chez les termites cela peut s'apparenter à l'éclosion d'œufs lors d'une même période de temps.

Connectivité (d'habitat) : Désigne la connectivité fonctionnelle d'un écosystème qui lie des éléments paysagers physiquement connectés ou non.

Consanguinité : Mesure individuelle de la probabilité que deux allèles soient identiques par descendance.

Dérive génétique : La dérive génétique résulte de changements aléatoires dans les fréquences alléliques au cours des générations par échantillonnages aléatoires des gamètes.

Diversité (d'habitat) : Représente la fréquence d'observation d'un habitat particulier en fonction des fréquences d'observation de tous les habitats présents dans une zone géographique définie.

Dominance (d'habitat) : Représente la part de surface occupée par un habitat particulier en fonction du nombre et de la surface totale de tous les habitats présents dans une zone géographique définie.

Étendue : Représente l'aire au sein des limites du paysage d'intérêt et contribue à la définition de la population qui sera échantillonnée et analysée.

Eusocialité : C'est un terme utilisé pour définir et désigner le plus haut niveau de l'organisation sociale. Elle se caractérise par un système coopératif et transgénérationnel avec

une division des tâches au sein du groupe où certains individus sont reproducteurs et d'autres ne se reproduisent pas.

Fragmentation (d'habitat) : Fait référence au morcellement des paysages et des habitats et à la déconnection fonctionnelle et physique des liens qui les relient.

Génotype : C'est la composition allélique de tous les loci d'un individu.

Grain : Dans un contexte de définition du paysage, fait référence à la résolution de l'élément du paysage avec la plus petite dimension, et correspond typiquement à la taille d'un pixel du raster (image) d'un paysage et/ou à la taille minimum du patch dans la représentation vectorielle d'un paysage.

Haplotype : C'est un allèle ou une combinaison d'allèles transmis par un seul parent.

Hétérogénéité spatiale : Peut se définir comme étant la distribution spatiale de patches d'habitat de composition, de fonctionnement et de connectivité variables.

Hétérométaboles : Définit un développement incomplet qui correspond à des modifications graduelles. Les jeunes ressemblent beaucoup aux adultes, mais sans ailes ni organes reproducteurs fonctionnels. Les insectes hétérométaboles sont divisés en hémimétabole et paurométaboles (ex. termites, criquets ...).

Hétérozygote : Chez un organisme diploïde, c'est un individu qui porte deux allèles différents sur chacun des chromosomes homologues.

Holométaboles : Définit un développement complet de l'insecte qui passe de l'état larvaire à l'état adulte et se fait par la transition d'un état de nymphe. Les larves ont un aspect très différent de celui de l'adulte. Après plusieurs mues les larves se nymphosent, et vont subir une réorganisation de leur tissus (ex. papillons, coccinelles ...).

Homozygote : Chez un organisme diploïde, c'est un individu qui porte deux copies d'un même allèle sur chacun des chromosomes homologues.

Locus (loci) : C'est une région physique particulière du génome d'un organisme. Loci en est le pluriel.

Mendélienne (distribution) : Distribution théorique attendue des génotypes observés dans la descendance issue des génotypes parentaux selon les principes des lois de Mendel (1865).

Métapopulation : Ensemble des populations d'une même espèce réparties dans l'espace entre lesquelles il existe des échanges plus ou moins réguliers et importants d'individus.

Migration (flux de gènes) : Au sens strict, désigne le mouvement des organismes entre populations. Au sens large, désigne le mouvement de gènes (via une reproduction réussie) dans les populations (flux de gènes). Les flux de gènes provoquent des changements dans les

fréquences alléliques des populations. Un fort taux de flux de gènes tend à homogénéiser les populations et ainsi obtenir des fréquences alléliques similaires entre les populations.

Mutation : La mutation est la source initiale de la variation génétique dans les populations et les espèces. Elle se produit le plus souvent lors d'erreurs lors de la réplication de l'ADN et peut prendre plusieurs formes : le changement, l'insertion ou la délétion d'un segment d'ADN.

Néoténie : Caractéristique d'êtres vivants présentant à l'état adulte des caractères juvéniles ou larvaires. Chez les termites, les individus néoténiques sont capables de se reproduire mais conservent des caractères larvaires.

Neutre (locus) : C'est un locus où les fréquences alléliques ne sont pas affectées par la sélection.

Niche écologique : Représente l'espace multidimensionnel où l'ensemble des variables (biotiques et abiotiques) nécessaires à la survie d'un organisme sont réunies. Elle est de deux natures : la niche absolue regroupant virtuellement toutes les variables possibles et la niche réalisée qui regroupe les variables nécessaires présentes dans l'environnement où se trouve physiquement l'organisme.

Ontogénique : Relatif au développement de l'individu depuis la fécondation jusqu'à l'état adulte.

Paumométabole : Insectes hétérométaboles dont la larve et l'adulte vivent dans le même milieu (ex. termites) : à la différence des hémimétaboles vivant dans un milieu différent (ex. libellules).

Panmixie : Régime de reproduction qui consiste en la rencontre aléatoire des gamètes lors de la formation des zygotes (ou association des parents au hasard).

Patch (d'habitat) : Entités au sein desquelles les valeurs d'une variable étudiée présentent un certain degré d'homogénéité.

Phénotype : État d'un caractère observable. Le phénotype résulte de l'interaction entre le génotype de l'individu et de son environnement (biotique et abiotique).

Phylopatrique : Caractérise les individus qui se reproduisent à l'endroit où ils sont nés, et donc ne dispersent pas.

Polymorphe (locus) : Locus possédant différents allèles. À l'opposé de monomorphe, locus où il n'existe qu'un seul allèle.

Sélection : Ensemble des contraintes affectant l'héritabilité de fragment génomique fonctionnel et codant dans le génome d'un organisme. La sélection peut s'opérer sur des changements qui seront favorables ou délétères pour l'organisme dans son environnement.

Surface de résistance : C'est une représentation du paysage dans lequel chaque site physique est associé un coût ou une résistance qui va affecter les mouvements ou les flux de gènes à travers le paysage.

Traits d'histoire de vie : Se définit comme l'ensemble des caractères d'un organisme ayant un impact sur sa survie et sa reproduction (valeur sélective).

Trophallaxie proctodéale : Se définit comme étant le transfert direct des fluides de la poche rectale du donneur à la bouche du receveur, assurant ainsi une transmission du compartiment symbiotique d'une génération à l'autre. Appelée également nourrissage social. Se produit notamment chez les termites mais aussi chez les blattes du genre *Cryptocercus*.

Valeur sélective (*fitness*) : Représente la probabilité de survie d'un individu et sa capacité à produire des descendants à la génération suivante.

Xylophages : Insectes pouvant digérer la cellulose et/ou la lignine du bois.

Annexe 2

- Curriculum vitae -

BAUDOUIN Guillaume

170 boulevard du Maréchal Juin

78200 Mantes-la-Jolie

Né le 12/07/1988 à Angers (49)

baudouin.guillaume1@gmail.com

Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (IRBI)

UMR CNRS 7261

Université François Rabelais de Tours, Faculté des Sciences et Techniques

Parc Grandmont, Avenue Monge

37200 TOURS – France

guillaume.baudouin@etu.univ-tours.fr

Situation actuelle

2017 Doctorant et Ingénieur en techniques d'étude des milieux naturels et ruraux dans l'équipe Ecologie Chimique et Evolutive des Insectes Sociaux

2014 / 2016 Doctorant CIFRE en Biologie dans l'équipe Ecologie Chimique et Evolutive des Insectes Sociaux à l'IRBI et à la Direction du Logement et de l'Habitat de la Mairie de Paris.

Directeur de thèse : Anne-Geneviève Bagnères, Co-directeur : Franck Dedeine et Co-encadrant : François Coget.

Expériences

Stages :

2013 : à l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte à Tours (6 mois en Master 2).

Sujet Étude de l'organisation sociale des populations introduite et native d'un termite américain (*Reticulitermes flavipes*) hautement invasif en France. Encadrants : Anne-Geneviève Bagnères et Elfie Perdereau.

2012 : à l'Institut National de la Recherche Agronomique à Angers (3 mois en Master 1).

Sujet Caractérisation fine de l'autostop génétique autour d'une barrière génétique contribuant à l'isolement reproductif entre deux populations de la tavelure du pommier (*Venturia inaequalis*). Encadrants : Christophe Lemaire et Thibault Leroy.

2011 : avec l'Université de Zurich sur l'île de Gotland (Suède) (3 mois en Master 1).

Sujet The role of food predictability and food availability in influencing the adaptive value of prenatal maternal effects in birds. Encadrants : Barbara Tschirren et Martha Giordano.

Enseignement à l'université des Sciences et Techniques de Tours 2015 / 2016 (67 heures) :

- Travaux Dirigés (12h) et Travaux Pratiques (9h) en Master 1 dans le module Génétique des populations (M1-BIA-BI UE7.3).

- Travaux Pratiques (42h) en Licence 2 dans le module Éthologie-Écologie (S4VECO-4) : « Communications scientifiques sur le thème de la biogéographie ».

- Travaux pratiques (4h) en Licence 1 dans le module d'Éthologie-Écologie (S2VECO-UE2.3) : « Découverte et détermination faunistique et floristique ».

Mission de terrain : Missions d'échantillonnage de termites d'une semaine sur l'île d'Oléron et collecte continue à Paris entre 2014 et 2016.

Association :

- Membre de la Section Française de l'Union Internationale pour l'étude des Insectes Sociaux.
- Membre de l'association *La voix de Lily-Rose* pour l'amélioration du quotidien d'enfants malades.
- Bénévole pour la Ligue de Protection des Oiseaux d'Angers.

Emplois saisonniers 2005/2013 : Saisonnier agricole, Auxiliaire ambulancier, Vendeur sur le marché (légumes puis fromages), Vendeur en bricolage, Gardien d'enfants.

Compétences

Mise en place de protocole et manipulation :

- *Biologie moléculaire* : Extraction d'ADN, PCR, génétique des populations (SNP, microsatellites et séquences mitochondriale).
- *Entomologie / terrain* : Stratégie d'échantillonnage et de recherche de colonies de termites, mise en place de dispositif de piégeage. Suivi biométrique de population de passereaux.

Analyses et traitements numériques de données :

- *Génétique des populations* : GENEPOP, STRUCTURE, GENELAND, F-STAT, SEAVIEW, Geneious, et R gui.
- *Acquisition et traitements des données cartographiques* : ArcGIS, QGIS, MapInfo et R gui.
- *Statistiques* : R gui, JUMP.
- *Bureautique* : Word, Excel, PowerPoint, Mendeley.

Communication scientifique :

- Rédaction de rapport d'activité, présentation écrite et orale de résultats lors de congrès nationaux et internationaux.
- Participation à l'organisation et au déroulement du 28ème congrès de l'Union Internationale de l'Étude des Insectes Sociaux Section Française (UIEIS SF) à Tours, les 29, 30 et 31 Août 2015.
- *Langue* : Anglais scientifique et courant, lu, écrit et parlé.

Enseignement et encadrement :

- Transmission de techniques et de connaissances à des étudiants en sciences et dans le secondaire (intervention en collège).
- Aide à la prise en charge d'étudiants lors de leur stage universitaire.
- Organisation et participation à la fête de la science et aux journées portes ouvertes de l'université.

Formations

Diplôme :

2012/2013 : Master Biologie Ecologie Evolution à Poitiers.

2011/2012 : Maîtrise Biologie des Organismes et des Populations à Angers.

2010/2011 : Maîtrise Ecologie Fonctionnelle, Comportementale et Evolutive à Rennes.

2009/2010 : Licence Biologie des Organismes et des Populations à Angers.

Formations professionnelles :

- *Formation de l'école doctorale* : Communication écrite et orale, Insertion professionnelle Financer sa recherche et valoriser ses résultats, Modélisation et simulation, Anglais niveau supérieur, Régulation du comportement des étudiants.
- *Formation hors école doctorale* : Téléformation théorique et pratique en génétique du paysage (17 jours), Initiation à l'utilisation du logiciel SOLENE dans la modélisation du microclimat (2 jours), Initiation à l'utilisation du logiciel GALAXY dans l'annotation de génome (2 jours).

Publications

Baudouin G, Dedeine F, Bech N, Bankhead-Dronnet S, Dupont S, Bagnères A-G (2017) *An American termite in Paris : temporal colony dynamics*. Genetica, DOI: 10.1007/s10709-017-9991-9

Perdereau E, Bagnères A-G, Vargo E. L, **Baudouin G**, Xu Y, Labbadie P, Dupont S, Dedeine F (2015) *Colony breeding structure in native, source and introduced populations of an invasive termite*. Molecular Ecology, 24, 2125–2142.

Annexe 3

- Liste des communications scientifiques -

Communications orales dans un colloque national ou international

Baudouin G, Dedeine F, Bech N, Dupont S & Bagnères A-G. *Introduction and dispersal of an American termite in Paris*. European PhD network in Insect Sciences, La-Colle-sur-Loup, Octobre 2016.

Baudouin G, Dedeine F, Bech N, Dupont S & Bagnères A-G. *Introduction and dispersal of an American termite in Paris*. International Conference on Ecological Sciences Sfécologie, Marseille, Octobre 2016.

Baudouin G, Dedeine F, Bech N, Dupont S & Bagnères A-G. *Introduction et dispersion d'un termite Américain à Paris*. 37ème édition du colloque le Petit Pois Dérivé, Amiens, Août 2016.

Bagnères A-G, Perdereau E, Dupont S, **Baudouin G**, Lucas C, Darrouzet E, Brossette L, Leniaud L, Bankhead-Dronnet S, Zimmermann M, Vargo E & Dedeine F. *Retour à l'envoyeur : une espèce américaine de termite découverte en Autriche, donnée en France comme endémique pendant des décennies, finalement bien américaine...* GDR Invasion Biologique, Marseille, Octobre 2016.

Baudouin G, Dupont S, Suppo C, Dedeine F & Bagnères A-G. *Routes d'invasion et modes de dispersion d'un termite américain à Paris*. 58ème Congrès de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux UIEIS, Tours, France, Août 2015.

Limousin D, **Baudouin G**, Dupont S, Andrieux T, Lhuillier V, Brossette L, Lucas C, Bagnères A-G & Dedeine F. *Etude de l'AQS (Asexual Queen Succession) et du sexe ratio parmi les essaimants chez les termites Reticulitermes flavipes et R. grassei*. 58ème Congrès de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux UIEIS, Tours, Août 2015.

Perdereau E, Bagnères A-G, Vargo EL, **Baudouin G**, Zimmermann M, Bankhead-Dronnet S, Labadie P, Dupont S & Dedeine F. *Origin and invasion success of the subterranean termite R. flavipes*. 58ème Congrès de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux UIEIS, Tours, France, Août 2015.

Perdereau E, **Baudouin G**, Dupont S, Dedeine F & Bagnères A-G. *Biologie de l'invasion du termite R. flavipes*. 17ème Colloque de Biologie de l'Insecte (CBI), Montpellier, France, Octobre 2013.

Communications affichées dans un colloque national ou international

Dupont S, Perdereau E, **Baudouin G**, Dedeine F & Bagnères A-G. *Understanding termites helps preserve cultural heritage*. 3ème International conference IPM, Paris, Septembre 2016.

Baudouin G, Dedeine F & Bagnères A-G. *Routes d'invasion et modes de dispersion d'un termite américain à Paris*. 28ème Colloque Biotechnocentre, Seillac, Octobre 2015.

- Baudouin G**, Suppo C, Dupont S, Dedeine F, Bagnères A-G. *Invasion dynamics of an urban termite pest in Paris*. Mathematical Model in Ecology and Evolution (MMEE). Collège de France, Paris, Juillet 2015.
- Baudouin G**, Perdereau E, Dupont E, Dedeine F, Vargo EL, Bagnères A-G. *Social organization in source and introduced populations of an invasive termite*. XVIIth International Congress of IUSSI, Cairns, Australie, 2014.
- Baudouin G**, Dedeine F, Dupont S & Bagnères A-G. **Termites in Paris: Propagation and Reproduction**. European PhD Network in Insect Sciences, Orosei, Italie, Juillet 2014.
- Baudouin G**, Perdereau E, Dupont S, Lucas C, Dedeine F & Bagnères A-G. *Organisation sociale d'un termite invasif Reticulitermes flavipes en France et originaire de Louisiane*. 57ème Colloque de l'Union pour l'Etude des Insectes Sociaux UIEIS - Section Française, Villetaneuse, Août 2013.

Annexe 4

- Articles publiés –

An American termite in Paris: temporal colony dynamics

Guillaume Baudouin¹ · Franck Dedele¹ · Nicolas Bech² ·
Stéphanie Bankhead-Dronnet³ · Simon Dupont¹ · Anne-Geneviève Bagnères^{1,4} 

Received: 8 February 2017 / Accepted: 18 September 2017
© Springer International Publishing AG 2017

Abstract Termites of the genus *Reticulitermes* are widespread invaders, particularly in urban habitats. Their cryptic and subterranean lifestyle makes them difficult to detect, and we know little about their colony dynamics over time. In this study we examined the persistence of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) colonies in the city of Paris over a period of 15 years. The aim was (1) to define the boundaries of colonies sampled within the same four areas over two sampling periods, (2) to determine whether the colonies identified during the first sampling period persisted to the second sampling period, and (3) to compare the results obtained when colonies were delineated using a standard population genetic approach versus a Bayesian clustering method that combined both spatial and genetic information. Herein, colony delineations were inferred from genetic differences at nine microsatellite loci and one mitochondrial locus. Four of the 18 identified colonies did not show significant differences in their genotype distributions between the two sampling periods. While allelic richness was low, making it hard

to reliably distinguish colony family type, most colonies appeared to retain the same breeding structure over time. These large and expansive colonies showed an important ability to fuse (39% were mixed-family colonies), contained hundreds of reproductives and displayed evidence of isolation-by-distance, suggesting budding dispersal. These traits, which favor colony persistence over time, present a challenge for pest control efforts, which apply treatment locally. The other colonies showed significant differences, but we cannot exclude the possibility that their genotype distributions simply changed over time.

Keywords Social insects · Colony delineation · *Reticulitermes flavipes* · Urban pest · GENELAND

Introduction

Termites are widespread invasive pests, from which subterranean termites (Rhinotermitidae) are a group of particular concern because they account for 80% of termite damage worldwide (Rust and Su 2012). Species belonging to the genera *Coptotermes* and *Reticulitermes* are among the most common urban termites in temperate areas and frequently infest anthropogenic structures (Su and Scheffrahn 1990; Evans et al. 2013). Recent studies have suggested that their sophisticated system of social organization as well as their diverse and flexible breeding system and dispersal modes have allowed them to spread in dense urban habitats, where they easily pass from one building to another (Vargo and Carlson 2006; Vargo and Husseneder 2009; Perdureau et al. 2013b; Majid and Ahmad 2015; Chouvenec et al. 2016). However, it is difficult to study subterranean termites because of their cryptic lifestyle and ability to produce extended colonies. Colony delineation remains a challenge

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s10709-017-9991-9) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Anne-Geneviève Bagnères
ag.bagneres@cefe.cnrs.fr

¹ IRBI, UMR 7261 CNRS-Université François Rabelais, Avenue Monge, Parc Grandmont, 37200 Tours, France

² EBI, UMR 7267 CNRS-Université de Poitiers, Bât. B8-B35, 5 rue Albert Turpain, 86022 Poitiers, France

³ LBLGC, INRA, Université d'Orléans, USC 1328, 45067 Orléans, France

⁴ CEFE, UMR 5175, CNRS-Université de Montpellier-Université Paul Valéry Montpellier-EPHE, Montpellier, France

SPECIAL ISSUE: INVASION GENETICS: THE BAKER AND STEBBINS LEGACY

Relationship between invasion success and colony breeding structure in a subterranean termite

E. PERDEREAU,* A.-G. BAGNÈRES,* E.L. VARGO,†¹ G. BAUDOUIN,* Y. XU,‡ P. LABADIE,† S. DUPONT* and F. DEDEINE*

*Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte UMR 7261 CNRS - Université François-Rabelais, UFR Sciences, Parc Grandmont, Tours 37200, France, †Department of Entomology and W.M. Keck Center for Behavioral Biology, Box 7613, North Carolina State University, Raleigh NC 27695-7613, USA, ‡Department of Entomology, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Abstract

Factors promoting the establishment and colonization success of introduced populations in new environments constitute an important issue in biological invasions. In this context, the respective role of pre-adaptation and evolutionary changes during the invasion process is a key question that requires particular attention. This study compared the colony breeding structure (i.e. number and relatedness among reproductives within colonies) in native and introduced populations of the subterranean pest termite, *Reticulitermes flavipes*. We generated and analysed a data set of both microsatellite and mtDNA loci on termite samples collected in three introduced populations, one in France and two in Chile, and in the putative source population of French and Chilean infestations that has recently been identified in New Orleans, LA. We also provided a synthesis combining our results with those of previous studies to obtain a global picture of the variation in breeding structure in this species. Whereas most native US populations are mainly composed of colonies headed by monogamous pairs of primary reproductives, all introduced populations exhibit a particular colony breeding structure that is characterized by hundreds of inbreeding reproductives (neotenes) and by a propensity of colonies to fuse, a pattern shared uniquely with the population of New Orleans. These characteristics are comparable to those of many invasive ants and are discussed to play an important role during the invasion process. Our finding that the New Orleans population exhibits the same breeding structure as its related introduced populations suggests that this native population is pre-adapted to invade new ranges.

Keywords: breeding structure, invasion genetics, microsatellites, neoteny, *Reticulitermes flavipes*, sociality

Received 1 October 2014; revision received 9 January 2015; accepted 14 January 2015

Introduction

Biological invasions involve the introduction of species in regions where they were previously absent, followed by population growth and range expansion (Sax *et al.* 2005). The negative ecological and economic impacts of many invasions generated strong research interest,

although a general understanding of how introduced populations become established and invade their new environments is still lacking (Novak 2007; Bock *et al.* this issue). In particular, the ecological and genetic factors promoting the colonization success of introduced populations in new environments constitute a crucial but yet unresolved issue (Baker & Stebbins 1965; Sakai *et al.* 2001; Lee 2002; Facon *et al.* 2006). Certain introduced populations possess phenotypic and life history traits that pre-adapt them to successful colonization of the invaded habitats (Kolar & Lodge 2001; Pysek & Richardson 2007). In contrast, some populations are not

Correspondence: Franck Dedeine, Fax: +33(0)247367356; E-mail: franck.dedeine@univ-tours.fr

¹Present address: Department of Entomology, Texas A&M University, 2143 TAMU, College Station, TX 77843-2143, USA



Mode de colonisation et dynamique de propagation d'un termite américain à Paris

Résumé

L'objectif principal de cette thèse est d'identifier les facteurs urbains et les caractéristiques biologiques de *Reticulitermes flavipes* qui ont permis à cette espèce invasive de coloniser et de persister en milieu urbain. Plus précisément, les études développées ont visé à mieux comprendre l'origine des colonies introduites à Paris, de déterminer comment celles-ci étaient arrivées en ville et, comment, malgré les moyens de lutte mis en œuvre au cours de ces dernières décennies elles ont persisté dans le paysage parisien. Une première étude nous a permis de voir que les colonies présentes à Paris sont capables de persister et de réinfester des zones qui ont été précédemment traitées. Ces réinfestations sont possibles grâce aux modes de reproduction (néoténie) et de dispersion (par bouturage) de cette espèce qui lui permettent de survivre localement et de recoloniser des zones où les colonies avaient été partiellement éradiquées et ce, même après 15 ans. Dans une seconde étude, nous avons pu montrer deux facteurs majeurs pouvant expliquer la distribution et la propagation de *R. flavipes* à Paris : la structure complexe des colonies observées et la combinaison spécifique des variables de l'environnement parisien. Enfin, dans la troisième étude, nous avons décrit la dynamique d'expansion de cette espèce à des échelles nationales et régionales. Cette étude révèle des patterns de distribution variés, reflétant les caractéristiques propres des populations invasives de cette espèce en France. Dans ce travail, nous avons discuté de l'implication des caractéristiques biologiques et paysagères sur le succès invasif de cette espèce. Au vue des données obtenues au cours de cette thèse, nous avons également précisé les scénarios concernant l'histoire de l'invasion de ce termite en France, puis nous avons présenté quelques outils et préconisations qui pourraient permettre, selon nous, d'améliorer la lutte contre cet insecte nuisible en ville.

Mots-clés : écologie urbaine, invasion biologique, phylogéographie, génétique du paysage, dispersion par l'homme, délimitation coloniale, organisation sociale, néoténie, bouturage, microsatellites.

Abstract

The main objective of this thesis is to identify the urban factors and biological characteristics of *Reticulitermes flavipes* which have allowed this invasive species to colonize and persist in urban habitat. More specifically, the developed studies aimed at better understanding the origin of introduced colonies in Paris as well as determining how they persisted in the Parisian landscape, despite implementing pest control during the last decades. A first study allowed us to observe that Parisian colonies were able to persist and reinfest areas which were previously treated. These reinfestations are possible thanks to the mode of reproduction (neoteny) and the way of dispersal (by budding) of this species, which allows it to locally survive and recolonize areas where colonies had been partially eradicated, even fifteen years later. In a second study, we were able to highlight two main factors which could explain the distribution and propagation of *R. flavipes* in Paris: the observed complex colony structure and the specific combination of the Parisian environmental variables. Finally, in a third study, we were able to identify its dynamic of expansion at national and regional scales which showed varied distribution patterns, reflecting the peculiar characteristics of these invasive species populations in France. In this piece of work, we analyzed the implications of the biological and landscape characteristics on the successful invasion of this species. In the view of the data obtained in this thesis, we also suggested some scenarios on the invasion history of this termite species in France and we provided tools and recommendations which, according to us, could allow the improvement of pest management of this insect in cities.

Keywords: urban ecology, biological invasions, phylogeography, landscape genetics, human-mediated dispersal, colony boundaries, social organization, neoteny, budding, microsatellites.