

Thèse de Doctorat

de l'Université Paris 6 - Pierre et Marie Curie

Spécialité Ecologie

Présentée par

Agnès Lefranc

Pour obtenir le titre de Docteur de l'Université Paris 6

**Etude des facteurs déterminant les comportements de
dispersion et de sélection de l'habitat
chez *Drosophila melanogaster***

Soutenue le 27 septembre 2001 devant le jury composé de

Robert Barbault, examinateur

Carlos Bernstein, rapporteur

Jørgen Bundgaard, examinateur

Pierre Capy, examinateur

Jean Clobert, examinateur

Timothy Mousseau, rapporteur

*La science n'est pas seulement un ensemble de recettes pratiques,
mais une tentative pour rendre intelligible la nature,
tentative indéfiniment ouverte, et légitimement polémique.*

J. Gayon (2000).

Cette thèse a été réalisée au laboratoire « Fonctionnement et Evolution des Systèmes Ecologiques » - UMR 7625. Je remercie la direction du laboratoire d'avoir accepté que j'entreprenne ce travail.

Je remercie Robert Barbault d'avoir accepté de diriger cette thèse.

Je remercie Carlos Bernstein et Timothy Mousseau d'avoir accepté d'en être les rapporteurs.

Je remercie Robert Barbault, Jørgen Bundgaard, Pierre Capy et Jean Clobert d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Je tiens à remercier Jean Clobert pour l'attention qu'il a portée à mon travail et pour avoir relu ce manuscrit.

Je remercie Michèle Thomas-Orillard, avec qui ce travail a été initié. Elle m'a patiemment appris les finesses de la biologie de la drosophile et a accepté de relire ce manuscrit.

Les réunions d'équipe ont souvent été l'occasion de fructueuses discussions. Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont participé à celles-ci, en particulier Etienne Danchin.

Je remercie Bernard Jeune d'avoir toujours été présent pour répondre à mes questions, m'apporter un soutien appréciable, et enfin relire ce manuscrit.

Yannis Michalakis a apporté de précieux commentaires sur mon travail, tant lorsqu'il était au laboratoire que depuis son départ pour Montpellier. Je l'en remercie.

Le personnel technique et administratif du laboratoire m'a apporté une aide indispensable, que ce soit directement ou indirectement par leurs conseils. A ce sujet, je remercie tout particulièrement Monique Avnaim, Michelle Huet, Jean-Marc Rossi et Françoise Saunier.

Je remercie mes « voisins » de bureau et de laboratoire d'avoir su entretenir une ambiance agréable et conviviale.

Je tiens à remercier mon père, qui a construit les dispositifs expérimentaux qui m'ont permis de réaliser ce travail.

Mon financement étant assuré par une allocation couplée, cela m'a permis de m'initier avec un vrai bonheur à l'enseignement. Je souhaite donc remercier aussi ici ceux qui ont contribué à ce que mes enseignements se déroulent dans les meilleures conditions, en particulier les responsables de modules.

Je remercie tous les amis qui m'ont entourée et soutenue au cours de ces trois années. Je ne les énumérerai pas ici, mais je ne doute pas qu'ils sauront se reconnaître.

Enfin, j'ai une pensée toute particulière pour ma famille et pour Alex, mon amoureux complice, qui ont supporté au quotidien mes enthousiasmes, mes doutes, mon pessimisme, et qui malgré cela ont toujours cru en moi.

Table des matières

Introduction	p. 6
1. La dispersion, un comportement complexe	p. 7
2. Les stratégies de sélection de l'habitat	p. 8
3. Les facteurs déterminants la dispersion et la sélection de l'habitat	p. 9
4. Quelques données sur l'écologie de <i>Drosophila melanogaster</i>	p. 14
5. Plan d'étude retenu	p. 27
I. Mise au point du dispositif expérimental, matériels et méthodes communs à l'ensemble des travaux	p. 31
1. Mise au point du dispositif expérimental	p. 33
2. Matériels et méthodes communs à l'ensemble des travaux	p. 38
3. Conclusion	p. 40
II. Interactions entre les individus au sein des populations de <i>Drosophila melanogaster</i>	p. 41
1. « Non-indépendance des individus au sein des populations de <i>D. melanogaster</i> : conséquences sur la distribution spatiale et le comportement de dispersion »	p. 42
2. Conclusion	p. 51
III. Indices pris en compte lors du choix de l'habitat : le rôle des congénères et des micro-organismes	p. 52
1. « Conspecific attraction and local resource enhancement in <i>D. melanogaster</i> »	p. 56
2. Ubiquité des micro-organismes en tant qu'indices de la qualité de l'habitat	p. 85
3. Effet des micro-organismes sur le pH des fruits	p. 89
4. Conclusion	p. 91

IV. Facteurs intervenant dans le déterminisme des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat	p. 93
1. Sélection sur les capacités de dispersion	p. 95
2. « Relative roles of maternal, environmental and genetic determinants on movement and habitat selection in <i>D. melanogaster</i> »	p. 104
3. Conclusion	p. 129
Discussion	p. 132
1. L'importance des relations interindividuelles au sein des populations de <i>D. melanogaster</i>	p. 133
2. Les indices pris en compte lors de la sélection de l'habitat	p. 134
3. L'importance des facteurs environnementaux et maternels dans le déterminisme de la dispersion et de la sélection de l'habitat	p. 137
4. Les déterminants génétiques, subtils et complexes ?	p. 140
5. Conséquences pour l'étude de l'évolution de la dispersion	p. 141
Conclusion et perspectives	p. 144
Bibliographie	p. 146
Liste des figures	p. 155
Liste des tables	p. 156
Annexe A : Travaux personnels	p. 157

Introduction

Introduction	6
1. La dispersion : un comportement complexe	7
2. Les stratégies de sélection de l'habitat	8
3. Les facteurs déterminant la dispersion et la sélection de l'habitat	9
4. Quelques données sur l'écologie de <i>Drosophila melanogaster</i>	14
4.1 <i>Drosophila melanogaster</i> en milieu naturel	14
4.2 Le système drosophile / fruits / micro-organismes	15
4.3 L'acide acétique et l'éthanol, facteurs de variation du milieu	16
4.4 Le choix du site d'oviposition chez <i>Drosophila melanogaster</i>	18
4.5 Le déterminisme de la dispersion chez <i>Drosophila melanogaster</i>	23
4.6 Le rôle des interactions entre congénères	26
5. Plan d'étude retenu	27



Ce travail s'inscrit dans le cadre d'études plus générales réalisées en écologie au cours des 20 dernières années et concernant les comportements de dispersion et de choix de l'habitat. Une rapide synthèse de ces études permettant de replacer le sujet dans son contexte sera donc effectuée, puis l'écologie de *Drosophila melanogaster* sera détaillée et mise en rapport avec ces deux comportements particuliers. Enfin, les axes principaux du travail seront présentés.

1. La dispersion : un comportement complexe

La dispersion peut être définie comme le **mouvement permanent** d'individus d'un site vers un autre. Ces mouvements peuvent prendre place à différents moments dans le cycle de vie de l'organisme. On distingue ainsi la dispersion « natale » et la dispersion « de reproduction » (Greenwood, 1982). La première prend place entre la naissance de l'individu et la première reproduction, tandis que la deuxième prend place entre deux périodes de reproduction. Quel que soit le cas considéré, la dispersion peut être décomposée en trois phases successives : une phase de **départ** du site initial, une phase de **mouvement**, et une phase d'**installation** sur un nouveau site.

Si l'on considère les implications évolutives du comportement de dispersion, il entraîne toujours des flux de gènes entre les différents sites, une modification de l'aire occupée par la population, et agit sur sa viabilité. La dispersion implique donc dans tous les cas des **bénéfices**, dont l'importance est conditionnée par trois facteurs : l'intensité de la compétition intra-spécifique, le degré de consanguinité dans la population et le niveau de variabilité environnementale (Clobert *et al.*, 1994, Ferrière *et al.*, 2000, Clobert *et al.*, 2001). Mais elle présente aussi des **coûts** : la phase de mouvement implique le plus souvent une forte dépense énergétique, et une certaine vulnérabilité vis à vis des prédateurs. De plus, la dispersion présente un risque dans la mesure où un individu peut, après dispersion, se retrouver dans un site où sa valeur sélective sera moindre que dans le site initial. L'étude de ce bilan coût-bénéfice permet de faire des prédictions quant à l'évolution de la dispersion dans une population.

L'évolution de la dispersion sous différentes conditions a été plus précisément étudiée par l'utilisation de **modèles** théoriques, s'appuyant sur la démographie (Olivieri *et al.*, 1995, Janosi et Scheuring, 1997, Doebeli et Ruxton, 1997, Travis et Dytham, 1999) ou bien sur des approches de type « théorie des jeux » (pour une revue, voir Dieckmann et O'Hara, 1999, et Ferrière *et al.*, 2000). Quel qu'en soit le type, la construction de ces modèles amène à formuler un certain nombre d'hypothèses quant aux **facteurs déterminant la dispersion**. Le plus souvent ces modèles supposent que le déterminisme est principalement d'ordre génétique (Johnson et Gaines, 1990), bien que les modèles intègrent de plus en plus souvent des déterminismes conditionnels (Ferrière *et al.*, 2000, Clobert et Massot, 2000).

Compte tenu de ces nombreux travaux théoriques, et de l'importance des prédictions en découlant, il apparaît tout à fait nécessaire de tester expérimentalement les différentes hypothèses faites quant au déterminisme du comportement de dispersion (Ronce *et al.*, 2001).

D'autre part, on imagine bien qu'à toutes les phases de la dispersion, des stratégies permettant de minimiser les coûts liés à ce comportement aient pu être sélectionnées. En particulier, les stratégies de choix de l'habitat peuvent être envisagées comme un moyen de limiter le risque pour un individu de s'installer dans un habitat de mauvaise qualité (Stamps, 2001).

2. Les stratégies de sélection de l'habitat

Les stratégies de sélection de l'habitat regroupent un ensemble de comportements aboutissant à l'installation d'un animal sur un habitat donné. Dans un paysage hétérogène, la qualité des habitats peut varier à la fois dans l'espace et dans le temps. L'existence de stratégies de sélection de l'habitat suppose que les individus soient capables d'**évaluer** la qualité des habitats, et d'effectuer un choix entre les différents sites en présence à partir de cette information. Bien que cela ait longtemps été supposé pour la construction des modèles théoriques (Fretwell et Lucas, 1970, Rosenzweig, 1991) la valeur directe de la qualité de l'habitat n'est le plus souvent pas accessible aux individus. Ils utilisent donc un ensemble d'**indices**, plus ou moins directs, pour

évaluer cette qualité. Par exemple, les mésanges utilisent l'abondance des feuilles comme un indice de l'abondance et de la répartition temporelle de la production de chenilles. Elles ajustent en fonction de ce paramètre l'intensité et la période de leur investissement reproductif (Lambrechts *et al.*, 1997). L'abondance et le succès reproductif des congénères sont aussi des indices utilisés par certains animaux lors de la sélection de l'habitat (chez les hirondelles : Shields *et al.*, 1988 ; chez la mouette *Rissa tridactyla* : Boulinier et Danchin, 1997, Danchin & Wagner, 1997 ; chez le lézard : Stamps, 1988 ; ou encore chez le moustique *Aedes triseratus*, Edgerly et al., 1998 ; pour une revue voir Stamps, 1991).

Les stratégies de sélection de l'habitat sont donc une réponse à un ensemble de **stimuli** reçus par l'organisme en provenance de l'environnement. L'intégration de ces données conduit l'animal à un **choix**, exprimé par l'installation sur un habitat donné. La nature des informations reçues et utilisées variera en fonction du type d'environnement dans lequel se trouve l'organisme, mais aussi en fonction des capacités sensorielles de l'organisme lui-même.

3. Les facteurs déterminant la dispersion et la sélection de l'habitat

Comme nous l'avons vu précédemment, de nombreuses études concernant ces deux comportements ont été réalisées, tant sur le plan empirique que sur le plan théorique.

La plupart des études sur la sélection de l'habitat concernent les indices pris en compte. Comme nous l'avons vu, il s'agit dans certains cas d'indices liés aux congénères ou à d'autres espèces, mais d'autres facteurs peuvent aussi intervenir : température, humidité, nature du substrat sont autant de facteurs abiotiques dont le rôle a pu être mis en évidence chez certaines espèces (température, Huey, 1991, humidité et luminosité, Shorrocks et Nigro, 1981, Huk et Kuhne, 1999, couleur, Volpe *et al.*, 1967). Les effets de l'ensemble de ces facteurs, biotiques et abiotiques, peuvent être regroupés sous le terme général de **facteurs environnementaux**. Il n'en demeure pas moins que parmi ceux-ci, le rôle des conspécifiques, ou des indices qui leur sont liés, a été particulièrement étudié au cours des dernières années (voir Stamps, 1991 et

Stamps, 2001). Tous ces facteurs environnementaux semblent donc pouvoir déterminer de façon proximale les comportements de dispersion et de sélection de l'habitat.

Considérons maintenant la question suivante : quels peuvent être les avantages et les inconvénients pour un organisme de moduler ses comportements de dispersion et de sélection de l'habitat en fonction de ces facteurs environnementaux ? Dans le cas où la réponse comportementale est réalisée directement après la perception du stimulus, l'utilisation des facteurs environnementaux peut être un moyen pour l'organisme d'adapter rapidement son comportement dans un environnement variable et imprédictible. Par contre, l'existence d'une telle plasticité comportementale réclame des changements physiologiques, ou même morphologiques, permanents. Bien évidemment, cela aura un coût (Ims et Hjernmann, 2001). L'existence de stratégies de dispersion et de sélection de l'habitat dépendant directement des conditions environnementales est donc favorisée dans les environnements présentant une **forte variabilité temporelle et spatiale non prédictible**. Ce résultat a été confirmé empiriquement et au moyen de modèles théoriques (Ferrière *et al*, 2000, Ims et Hjernmann, 2001).

D'autre part, tant pour le comportement de dispersion que pour celui de sélection de l'habitat, le phénotype des parents peut modifier le phénotype des descendants. Ces effets sont regroupés sous le nom d'**effets maternels** (Bernardo, 1996). Ainsi, les effets maternels peuvent moduler le comportement de dispersion, tant la phase de mouvement que la phase de sélection de l'habitat, chez des organismes très divers (aphides, Mc Kay et Wellington, 1977, lézards, Clobert et Massot, 2000, De Fraipont *et al.*, 2000 ; voir Fox et Mousseau, 1998 et Ims et Hjernmann, 2001 pour des revues).

Certains effets maternels peuvent être vus comme des **effets environnementaux indirects**, lorsque ce sont les conditions environnementales subies par les parents, et la mère en particulier, qui agissent indirectement sur le comportement des descendants (Ims et Hjernmann, 2001). Dans ce cas, contrairement à celui des effets

environnementaux directs, il y a obligatoirement un certain délai entre le stimulus environnemental et la réponse à ce stimulus. Compte tenu de ce délai, les stratégies faisant intervenir ces effets environnementaux indirects ne peuvent être favorisées que lorsque le milieu est **stable** ou **prédictible** (Ims et Hjermand, 2001). Bien évidemment, dans le cas des stimuli environnementaux indirects, la durée s'écoulant entre la stimulation et la réalisation du comportement dépend du cycle de vie de l'individu. La prédictibilité et la stabilité d'un environnement donné doivent donc être considérés à une échelle de temps compatible avec celle du cycle de vie de l'organisme considéré.

Quel que soit le type d'effet maternel, on peut distinguer les **effets maternels adaptatifs** et les effets maternels non-adaptatifs. Un effet maternel est considéré comme adaptatif lorsqu'il augmente la valeur reproductive de la descendance (Lacey, 1998). Considérons le cas assez répandu où les individus ont une préférence lors de la sélection de l'habitat pour des sites de type identique à celui sur lequel ils sont nés. Il s'agit d'un effet maternel, dans la mesure où la préférence exprimée par l'individu sera une conséquence du choix effectué par sa mère pour son propre site de reproduction. Deux cas peuvent alors se produire :

- Soit la valeur sélective des descendants est effectivement plus élevée sur le type d'habitat où ils sont nés. Par exemple, cela peut être du au fait que la mère a transmis à sa descendance des symbiotes permettant une bonne exploitation de ce type de milieu (Fox et Mousseau, 1998), ou plus généralement au fait que l'expérience d'un type d'habitat améliore les performances sur ce même type d'habitat (« *habitat training* », Stamps, 2001). Dans ce cas, l'effet maternel peut clairement être considéré comme adaptatif.
- Au contraire, la valeur sélective des individus peut ne pas être optimale sur un habitat de type identique à celui où ils sont nés. Dans ce cas, l'effet maternel n'est alors plus aussi clairement adaptatif. Cependant, ce type d'effet peut aussi présenter des avantages. Par exemple, lorsque la qualité de l'habitat est difficile à évaluer, l'utilisation comme indices

des stimuli associés à l'habitat de naissance est un moyen efficace et de faible coût pour repérer un habitat convenable, bien que sub-optimal (« *habitat cuing* », Stamps, 2001). On s'attend donc à observer de tels effets maternels lorsque l'évaluation de la qualité de l'habitat est coûteuse, tandis que les indices associés à l'habitat de naissance sont au contraire aisés à repérer (Stamps, 2001).

On regroupe donc sous le nom d'effets maternels un ensemble de phénomènes qui, bien que répondant tous à la même définition, peuvent avoir en fait une multitude de significations d'un point de vue écologique.

Enfin, comme cela est supposé dans la plupart des modèles théoriques d'évolution de la dispersion et de la sélection de l'habitat, le génotype de l'individu peut déterminer, au moins en partie, son comportement. On parlera alors de **facteur génétique**. Il convient ici de préciser l'importance éventuelle de ce déterminisme. En effet, certains déterminants génétiques ont un effet très clair, exprimé par la présence ou l'absence d'un caractère. On peut ici citer pour exemple le cas bien connu de la drépanocytose, maladie qui a pour cause la présence dans l'organisme d'une forme altérée de l'hémoglobine. Dans ce cas, une mutation ponctuelle induit le développement d'une maladie. Au contraire, certains gènes, ou familles de gènes, peuvent intervenir de façon plus subtile, en modifiant la norme de réaction d'un organisme en réponse aux effets des autres facteurs précédemment cités. C'est à dire que la réponse aux facteurs environnementaux et maternels pourra différer d'un individu à l'autre en fonction de leurs génotypes.

Bien évidemment, dans ce dernier cas, il est beaucoup plus difficile de mettre en évidence l'existence d'un déterminisme génétique. Compte tenu de la complexité des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat, et de l'importance déjà prouvée des facteurs environnementaux et maternels dans ces comportements, on peut raisonnablement s'attendre à ce que le déterminisme génétique de ces traits, s'il existe, soit plutôt complexe et subtil dans ses effets (Roff et Fairbairn, 2001).

Les modèles théoriques ont par ailleurs permis de montrer que les stratégies de dispersion purement « non-conditionnelle », i.e. déterminées uniquement de façon génétique, étaient éliminées dès lors qu'elles étaient placées en compétition avec des stratégies de dispersion conditionnelles, dans un grand nombre de situations comparables à celles rencontrées sur le terrain (McPeck et Holt, 1992, Janosi et Scheuring, 1997).

Tous les facteurs énumérés interviennent à des **moments différents** dans la vie de l'organisme, et donc dans l'ontogénie des comportements : le génotype est déterminé dès la conception de l'individu, tandis que les effets maternels interviennent au cours du développement, et enfin, les facteurs environnementaux à effets direct peuvent intervenir tout au long de la vie adulte. Il peut en plus y avoir des **interactions** entre ces différents facteurs dans la mesure où, par exemple, la sensibilité aux facteurs environnementaux à un instant donné peut dépendre à la fois du génotype, des effets maternels, et de l'action passée des facteurs environnementaux. Malgré la complexité de ce système, on peut cependant proposer des **prédictions générales** quant à l'importance relative des différents types de déterminisme en fonction des caractéristiques de l'environnement : la détermination environnementale précoce des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat est susceptible d'être prédominante dans un environnement où les conditions de l'environnement précoce permettent une bonne prédiction des conditions futures, tandis qu'au contraire, le déterminisme génétique serait prédominant dans un environnement imprédictible, où les stimuli produits par l'environnement fournissent très peu d'information quant à son état futur (Ronce *et al.*, 2001)

Dans le but de réaliser une étude théorique et expérimentale des facteurs déterminant les comportements de dispersion et de sélection de l'habitat chez une espèce particulière, les connaissances exposées ici montrent qu'il est nécessaire de disposer d'un organisme dont les conditions et le milieu de vie sur le terrain sont bien connues. Il importe aussi qu'il soit facilement manipulable aux différents stades de son cycle de vie. Nous avons donc choisi

pour notre étude un animal aisé à élever en laboratoire, dont la biologie et la génétique sont bien connues : la mouche du vinaigre, *Drosophila melanogaster*.

4. Quelques données sur l'écologie de *Drosophila melanogaster*

4.1 *Drosophila melanogaster* en milieu naturel

La drosophile, *D. melanogaster*, est un **insecte diptère holométabole**. Son cycle de vie comporte donc des stades larvaires bien différenciés morphologiquement de l'adulte (larves de type « asticot »), et un stade imaginal ailé.

En milieu naturel, cet insecte est présent dans les vergers ou les vignobles (Shorrocks, 1982), et plus généralement dans les sites où se trouvent des fruits en décomposition (Mc Kenzie, 1974, Mc Kenzie et Mc Kechnie, 1979, Hoffmann et Parsons, 1991).

La femelle pond ses œufs sur la chair des fruits blessés (McCoy, 1962). Après 24h (à 25°C), une larve sort des œufs. Cette larve de premier stade, ainsi que les deux stades larvaires qui lui succèdent, se nourrit sur le fruit où la femelle a pondu. Ensuite, les larves gagnent une zone moins humide du substrat et s'empupent. Après quelques jours, il y a émergence d'un adulte ailé. Ce cycle s'effectue en moyenne en 11 jours à 25°C. Il est à noter que le temps de développement est chez cette espèce très sensible à la température. La durée de vie de l'adulte a été évaluée à 5 jours en conditions naturelles (Rosewell et Shorrocks, 1987). Le cycle de vie de *D. melanogaster* est donc, en ce qui concerne la durée, très largement dominé par les stades immatures. En particulier les stades larvaires représentent une durée importante au cours de laquelle les facteurs environnementaux à effets directs et indirects pourraient intervenir dans l'ontogénie des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat.

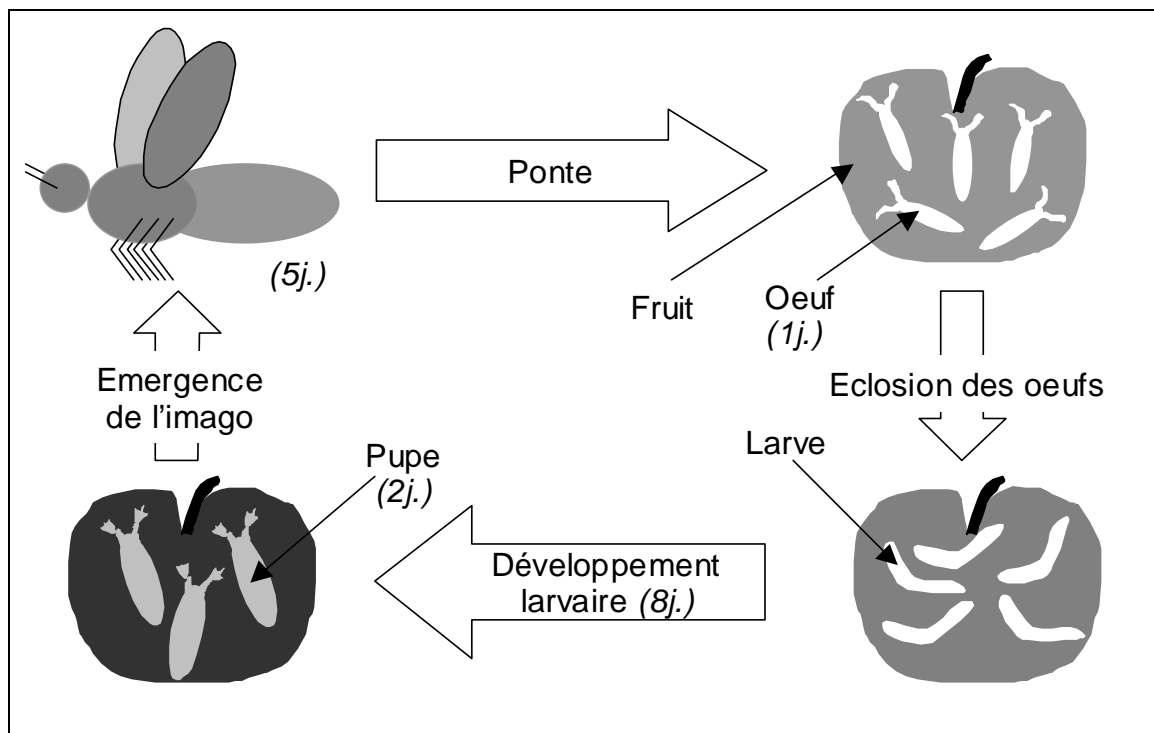


Figure 0-1 : Représentation schématique du cycle de vie de *D. melanogaster*. La durée approximative des différents stades, à 25°C, est indiquée en jours.

Chez *D. melanogaster*, les stades larvaires correspondent à la période pendant laquelle la **compétition intra-spécifique** est la plus intense (Beaver, 1977). Cette compétition, en particulier alimentaire, affecte de façon très importante la valeur sélective des larves et des imagos. Cette action sur la valeur sélective s'exprime par le biais d'effets sur la survie larvaire et pupale (Moya et Botella, 1985, Lefranc et Bundgaard, 2000a), le temps de développement (Lints et Lints, 1971) ainsi que sur la fécondité et le vieillissement de l'adulte (Lints et Lints, 1969, 1971, Lefranc et Bundgaard, 2000b).

Comme nous l'avons vu, les larves s'alimentent sur le site où les œufs ont été déposés par la femelle. Or, les milieux dans lesquels les drosophiles sont présentes sont constitués d'un ensemble de sites hétérogènes, dont la qualité varie par exemple en fonction de la taille et du degré de pourriture du fruit.

4.2 Le système drosophile / fruits / micro-organismes

La pourriture des fruits, en particulier, est un facteur important de variation de la qualité de l'habitat. En effet, plus que le fruit lui-même, ce sont les **micro-organismes** qui s'y développent qui sont la source de nourriture

principale des drosophiles, tant aux stades larvaires qu'au stade adulte (Guyénot, 1913, Baumberger, 1919, Begon, 1982). La quantité et la qualité des micro-organismes présents sur un fruit pourront donc modifier sa qualité en tant que site de nourriture pour les larves (Kearney, 1982). Les micro-organismes peuvent être inoculés aux fruits selon différentes modalités : pour certains d'entre eux, en particulier les bactéries, de petite taille, le transport par le vent suffit à assurer la colonisation d'un fruit blessé (Foster et Fogleman, 1994). Au contraire, il semble bien que dans le cas des micro-organismes de plus grande taille (levures par exemple), les Arthropodes jouent un rôle important dans la dissémination des éléments infectants, quoi que non exclusif d'autres modes de contamination (Fogleman et Foster, 1989). Parmi ces Arthropodes, *D. melanogaster* semble jouer un rôle non négligeable. D'une part, expérimentalement, elle peut véhiculer des micro-organismes d'un substrat à l'autre, et les inoculer sur un milieu précédemment stérile (Janisiewicz *et al.*, 1999, Gravot, 2000). D'autre part, sur le terrain, on trouve de nombreux micro-organismes potentiellement infectants (i.e. aptes à se multiplier), à la fois à l'extérieur et à l'intérieur du corps des animaux (Gravot, 2000, Basset *et al.*, 2000). Il semble donc bien qu'il existe ici un système complexe, faisant intervenir trois types de protagonistes : les fruits, les drosophiles et les micro-organismes. Les fruits servent de substrat nutritif aux micro-organismes qui sont à leur tour consommés par les drosophiles. Les drosophiles véhiculent les micro-organismes et les inoculent aux fruits blessés.

4.3 L'acide acétique et l'éthanol, facteurs de variation du milieu

Les bactéries et les levures responsables de la pourriture présentent souvent des métabolismes respiratoires et fermentaires, qui aboutissent à la formation de composés tels que l'**éthanol** ou l'**acide acétique** (Starmer, 1981). L'habitat des drosophiles contient donc la plupart du temps ces composés, en quantités variables. Ainsi des quantités non négligeables d'acide acétique ou d'éthanol ont été trouvées dans des milieux où conjointement la présence de larves de drosophiles est observée (McKenzie et McKechnie, 1979, Guerzoni et Marchetti, 1987). Or ces deux composés ont un effet très net sur la survie

larvaire : la survie des larves de *D. melanogaster* diminue rapidement lorsque la concentration d'acide acétique ou d'éthanol dans le milieu dépasse un certain seuil, variable selon les souches considérées (McKenzie et Parsons, 1972, McKenzie et Mc Kechnie, 1979, Chakir *et al.*, 1996, Gravot, 2000). L'acide acétique et l'éthanol représentent ainsi une ressource métabolique lorsqu'ils sont présents en faible concentration, alors qu'il sont au contraire un stress lorsque leurs concentrations sont plus élevées (Parsons, 1982, Hoffmann et Parsons, 1991). Les tolérances à l'acide acétique et à l'éthanol semblent par ailleurs avoir une base génétique commune (Chakir *et al.*, 1993, 1996, Eisses et Den Boer, 1995). Les tables 1 et 2 présentent les concentrations d'acide acétique et d'éthanol observées sur le terrain dans les sites où des larves de *D. melanogaster* ont été trouvées, ainsi que les tolérances à l'éthanol et à l'acide acétique observées aux stades larvaires par différents auteurs. Par ailleurs, l'acide acétique agit aussi sur le temps de développement des larves, en augmentant la durée du développement larvaire (Gravot, 2000), et l'éthanol agit à plus long terme sur le succès reproductif et la fécondité des adultes (Bokor et Pecsénye, 2000).

Table 1: Concentrations d'acide acétique et d'éthanol observées sur les sites où des larves de *D. melanogaster* ont été trouvées.

Référence	Milieu étudié	Concentration d'éthanol observée	Concentration d'acide acétique observée
McKenzie et McKechnie, 1979	Tas de résidus de grappes obtenus après pressage (Australie)	2,3% dans les résidus peu après leur dépôt 7,1% dans les résidus plus âgés	0,6% dans les résidus juste après leur dépôt 3,1% dans les résidus plus âgés
Guerzoni et Marchetti, 1987	Grappes de vigne atteintes par la pourriture acide (Italie)	-	Jusqu'à 12%

Table 2 : Tolérance des larves de *D. melanogaster* à l'acide acétique et à l'éthanol (DL 50 : dose correspondant à 50% de mortalité)

Référence	Souche étudiée	Tolérance à l'éthanol	Tolérance à l'acide acétique
Chakir <i>et al.</i> , 1995	Loua (Afrique)	DL 50 : 7,21%	DL 50 : 4,72%
Chakir <i>et al.</i> , 1995	Bordeaux (France)	DL 50 : 12,36%	DL 50 : 6,35%
Mc Kenzie et Mc Kechnie, 1979	Château Tahbilk (Australie)	-	Moins de 5% de survie pour une concentration d'acide acétique supérieure à 5%
Gravot, 2000	Champetières (France)	-	DL 50 : 9,82%

La présence d'acide acétique et d'éthanol en concentrations variables induit donc une hétérogénéité du milieu, en ce qui concerne la valeur sélective des larves.

4.4 Le choix du site d'oviposition chez *Drosophila melanogaster*

En relation avec les différents facteurs vus précédemment (présence de micro-organismes, d'acide acétique, d'éthanol), le choix du site d'oviposition effectué par la femelle affectera la valeur sélective de sa descendance, et donc sa propre valeur sélective. On peut donc s'attendre à observer des stratégies de choix du site d'oviposition développées chez *D. melanogaster*, comme cela a été le cas pour les autres espèces d'insectes étudiées (moustiques : Edgerly et al., 1998, carabides : Huk et Kuhne, 1999, voir Roitberg et Prokopy, 1987 et Messina, 1998 pour des revues).

Dans le cas où il existerait une stratégie de sélection de l'habitat, on peut prédire intuitivement que les préférences concernant le site d'oviposition sont **corrélées positivement** à la valeur sélective qui pourra être réalisée sur ces sites (Thompson, 1988). Cette corrélation peut être plus ou moins étroite dans la mesure où, comme cela a été évoqué lors de la présentation générale des stratégies de sélection de l'habitat, les individus utilisent des indices indirects de la qualité réelle de l'habitat. Ces indices peuvent alors être plus ou moins prédictifs de la qualité réelle de l'habitat, et donc de la valeur sélective que

l'individu ou sa descendance pourra y avoir. Malheureusement, comme cela a été souligné par Taylor (1987) dans sa revue des données expérimentales concernant la sélection de l'habitat chez les Drosophilides, fort peu d'études se sont attachées à établir de façon claire la relation entre le comportement observé de sélection de l'habitat et la valeur sélective des individus. Au contraire, chez d'autres insectes, cette relation a été étudiée. Ainsi, chez les moustiques (Edgerly *et al.*, 1998), chez le parasitoïde *Trybliographa rapae*, (Neveu *et al.*, 2000), une relation positive entre le choix du site d'oviposition et la valeur sélective des descendants a été observée. Par contre, d'autres parasitoïdes montrent un manque de concordance entre le choix du site d'oviposition et la valeur sélective des descendants obtenus (par exemple, *Leptomastix dactylopii*, Rivero, 2000, *Anagyrus pseudococci*, Islam et Copland, 2000). Il en va de même pour certains insectes phytophages (par exemple les papillons *Papilio machaon*, Wiklund, 1975, et *Choristoneura occidentalis*, Leyva *et al.*, 2000), ainsi que pour certaines mouches mycophages (*Botanophila*, Pawlitz et Bultman, 2000).

Il semble donc que la prédiction intuitive d'une relation positive entre sélection du site d'oviposition et valeur sélective de la descendance ne soit pas toujours vérifiée. Ce paradoxe apparent est peut être du au fait que les études réalisées n'ont pas pris en compte tous les paramètres intervenants dans le système. En effet, il peut être adaptatif pour un individu de choisir un habitat de moindre qualité, si les **coûts** de recherche et de déplacement jusqu'à cet habitat sont faibles (Stamps, 2001). D'autre part, les bénéfices liés à la sélection d'un habitat donné peuvent se réaliser avec un **décalage temporel**, soit parce qu'il n'apparaissent qu'à un stade âgé du cycle de vie de l'animal (gain en longévité, par exemple), soit parce qu'il se produisent au travers d'effets maternels, chez les descendants de première ou même de deuxième génération (Fox et Mousseau, 1998). Enfin, le comportement de sélection de l'habitat peut être non-optimal du fait de contraintes dans le traitement de l'information, ou par manque de variation génétique pour ce trait (Messina, 1998). Il apparaissait donc intéressant d'étudier le type de relation existant entre la sélection de l'habitat et la valeur sélective chez *D. melanogaster*, en tenant compte de la

complexité des phénomènes qui peuvent relier la sélection d'un habitat à la valeur sélective réalisé par les individus sur cet habitat.

Quelle que soit la relation pouvant exister entre le choix du site d'oviposition et la valeur sélective des descendants, il a été montré expérimentalement que de nombreux facteurs affectent le choix du site de ponte effectué par les femelles de *D. melanogaster*. Parmi ces facteurs, on peut distinguer un certain nombre de **facteurs environnementaux** : la texture du milieu ainsi que la présence de traces de larves (Chess et Ringo, 1985) ou d'adultes (Ruiz-Dubreuil et Del Solar, 1993, Ruiz-Dubreuil *et al.*, 1994), la présence de pontes d'autres femelles (Palomino et Del Solar, 1967), le degré de pourriture des fruits (Hoffmann et Turelli, 1985, Hoffmann, 1985) ainsi que la présence de certains composés chimiques (Van Herrewege, 1970), dont l'éthanol (Jaenike, 1982) ont un effet attractif ou répulsif fort. Chez une espèce de drosophile cactophiles (*D. buzzatii*), la nature même des micro-organismes présents dans les tissus des cactus influence la sélection effectuée par les femelles pour leur site d'oviposition (Barker *et al.*, 1986, 1994). Au contraire, d'autres facteurs environnementaux n'ont pas d'effet sur le choix de l'habitat : ainsi, chez *D. melanogaster*, les indices d'un stress thermique passé n'ont pas d'effet significatif (Feder, 1997). Les différences entre les effets de ces divers facteurs peuvent sans doute être reliées aux capacités sensorielles de la drosophile, qui impliquent tout particulièrement le sens de l'odorat, et secondairement de la vue (Grossfield, 1978).

D'autre part, l'environnement rencontré pendant le développement larvaire ainsi que pendant les premiers jours de la vie imaginale peut influencer le comportement de sélection de l'habitat réalisé par les imagos (Jaenike, 1982, Hoffmann, 1985). L'environnement rencontré pendant le développement larvaire et à l'émergence de l'imago est l'une des conséquences du choix effectué par la mère lors de l'oviposition, du fait de la faible mobilité des larves (Jaenike, 1982). Ce type d'effet est donc tout à fait apparenté à un **effet maternel** (Bernardo, 1996).

Le rôle des **facteurs génétiques** a pu être mis en évidence lors d'expériences de sélection de l'habitat poursuivies sur plusieurs générations chez *D. melanogaster* (Rice et Salt, 1988, Ruiz-Dubreuil *et al.*, 1986). Chez une espèce cactophile, *D. buzzatii*, une étude basée sur l'utilisation de lignées iso-femelles¹ a permis de montrer que le choix du site d'oviposition est déterminé génétiquement (Barker *et al.*, 1994).

La table 3 présente un récapitulatif des expériences concernant les facteurs intervenant sur le comportement de sélection du site d'oviposition chez *D. melanogaster*.

¹ On appelle lignée iso-femelle un ensemble de frères et de sœurs descendant de la même mère et du même père. Le coefficient d'apparentement entre ces individus est donc de 0,250. Ces frères et sœurs peuvent ensuite être croisés entre eux pendant plusieurs générations afin d'augmenter encore le coefficient d'apparentement entre eux (Falconer, 1960).

Table 3 : Facteurs intervenant sur le comportement de sélection du site d'oviposition chez *D. melanogaster*.

Référence	Facteurs testés	Effet observé	Dispositif
Palomino et Del Solar, 1967	Effet de la présence de pontes et de l'agrégation des femelles. <i>Facteurs environnementaux</i>	Agrégation des femelles lors de la ponte. Préférence pour un milieu contenant des pontes.	Cages à population
Van Herrewege, 1970	Effet de la présence de saccharose et d'odeur de levure. <i>Facteurs environnementaux</i>	Préférence pour le milieu contenant du saccharose. La présence d'odeur de levure augmente le nombre d'œufs pondus.	Cages à population
Jaenike, 1982	Effet de la présence de différentes substances (en particulier l'éthanol) dans les milieux proposés, en interaction avec la présence de ces substances dans le milieu où s'effectue le développement larvaire. <i>Facteurs environnementaux et effets maternels</i>	Les mouches conditionnées par l'éthanol pendant leur développement larvaire pondent plus d'œufs sur le milieu avec éthanol que les mouches qui n'ont pas été conditionnées.	Bouteille d'élevage
Hoffmann, 1985	Effet du type de fruits auquel les mouches sont exposées pendant les premiers jours de vie imaginale sur le choix des différents fruits <i>Facteurs environnementaux et effets maternels</i>	Effet du degré de pourriture des fruits proposés lors du choix du site d'oviposition L'effet du conditionnement dépend du dispositif expérimental utilisé.	Boîtes de Pétri. Cages à population.
Hoffmann et Turelli, 1985	Effet de la compétition aux stades larvaires et du type de fruits auquel les mouches sont exposées pendant les premiers jours de vie imaginale sur le choix entre les différents fruits. <i>Facteurs environnementaux et effets maternels</i>	Pas d'effet significatif du conditionnement, ou effet négatif faible, dépendant du sexe. Effet de l'interaction entre la compétition aux stades larvaire et le conditionnement	Etude de terrain.
Chess et Ringo, 1985	Effet de la texture du milieu et de la présence de traces de larves. <i>Facteurs environnementaux</i>	Préférence pour le milieu à texture « broyée ». Préférence pour le milieu sans traces de larves.	Boîte de Pétri
Ruiz-Dubreuil et Del Solar, 1986	Sélection pour une forte ou une faible agrégation lors de la ponte. <i>Facteur génétique</i>	Réponse significative à la sélection	Cages à population
Rice et Salt, 1988	Sélection sur le choix de l'habitat en fonction de différents facteurs : présence de composés chimiques, gravité, lumière <i>Facteur génétique</i>	Réponse significative à la sélection	Tubes reliés entre eux
Feder <i>et al.</i> , 1997	Indices de stress thermique potentiel (fruits chauffés, présence de larves tuées par la chaleur). <i>Facteurs environnementaux.</i>	Aucun effet	Etude de terrain. Boîtes de Pétri

Il faut noter ici que certaines de ces études sur le choix du site d'oviposition chez *D. melanogaster* ont été réalisées dans des dispositifs qui n'ont pas du tout la même échelle spatiale que l'environnement dans lequel se trouvent les drosophiles sur le terrain. En effet, ces études expérimentales ont été réalisées dans des enceintes de la taille d'une boîte de Pétri ou d'une bouteille d'élevage (Chess et Ringo, 1985, Jaenike, 1982, Rice et Salt, 1988). Il n'est donc pas évident que ces résultats puissent être transposés à ce qui se produit en conditions naturelles, comme cela a été plus généralement évoqué pour toutes les expériences d'écologie comportementale réalisées en laboratoire (Ylönen et Wolff, 1999). En particulier dans le cas présent, Hoffmann (1985) a pu montrer expérimentalement que la sélection du site d'oviposition réalisée par les femelles dépendait aussi de l'échelle spatiale à laquelle l'expérience était réalisée.

En effet, en conditions naturelles, les mouches sont placées dans un environnement où les sites de nourriture sont distants de quelques centimètres à plusieurs mètres (par exemple, une distance de 80cm environ sépare les ceps de vigne dans les vignobles du Bordelais, Gravot, 2000). La phase de sélection de l'habitat est donc sans doute précédée dans la plupart des cas d'une phase de dispersion, au cours de laquelle un individu quitte le site sur lequel il se trouvait pour se diriger vers un nouveau site. La sélection de l'habitat ne peut donc pas être totalement dissociée de la phase de dispersion qui la précède.

4.5 Le déterminisme de la dispersion chez *Drosophila melanogaster*

La dispersion, et plus précisément la phase de mouvement ont largement été étudiées chez *D. melanogaster*.

On peut tout d'abord distinguer la **dispersion active** et la **dispersion passive**. En effet, en raison de leur faible poids, les drosophiles peuvent être déplacées passivement par les mouvements d'air. Ainsi, on a pu montrer que les drosophiles pouvaient atteindre des altitudes de 900m, ou être présentes à plus de 340km des côtes (Grossfield, 1978).

La dispersion active nécessite, elle, une activité de la part de l'insecte : marche ou vol. Elle entraîne nécessairement une dépense énergétique. Chez la drosophile l'activité de vol est ainsi associée à une diminution de la fécondité chez les femelles (Roff, 1977). La dispersion active peut être décomposée en une série de mouvements, effectués soit au hasard, soit de façon dirigée. Les mouvements dirigés impliquent la perception de stimuli, puis leur intégration, aboutissant à la réalisation d'un mouvement visant à atteindre ou à fuir la source de ces stimuli.

Des travaux de terrain ont pu fournir une estimation de la **distance parcourue** activement par les drosophiles dans différentes conditions. Pour *D. melanogaster*, cette distance, sur un site favorable contenant de nombreux points de nourriture, varie selon les évaluations entre 1 et 7m par jour (Wallace, 1968, Mc Kenzie, 1974). La distance parcourue peut être beaucoup plus grande si les conditions du milieu ne sont pas favorables (jusqu'à 13m parcourus par jour, Mc Kenzie, 1974). Expérimentalement, il a été montré que de nombreux facteurs abiotiques influençaient l'activité locomotrice chez *D. melanogaster*. Ainsi, les rythmes nycthémeraux (David, 1971), la température et l'humidité (Grossfield, 1978) agissent sur l'activité locomotrice chez *D. melanogaster*. Les stimuli olfactifs sont largement utilisés par cet insecte, en particulier pour le repérage des sites de nourriture et de ponte. Cependant, le guidage vers une source d'odeur n'est possible chez les drosophiles que lorsqu'il y a des points de repère visuels fixes permettant la direction du vol. Lorsque l'intensité de l'odeur devient constante, cela induit l'atterrissage de la drosophile qui explore alors par la marche la surface environnante (Grossfield, 1978).

Par ailleurs, un certain nombre de travaux se sont attachés à rechercher un éventuel **déterminisme génétique** à cette phase de mouvement. Ainsi de nombreuses expériences de sélection ayant pour but d'obtenir des lignées à faible ou forte activité dispersive ont été réalisées.

La plupart de ces études n'ont pas donné de résultats tranchés. Les résultats obtenus sont résumés dans la table 4.

Table 4: Résultats obtenus lors d'expériences de sélection sur l'activité locomotrice chez *D. melanogaster*.

Référence	Dispositif expérimental utilisé	Mode de déplacement	Echantillons placés dans le dispositif	Résultats obtenus
Narise, 1962	Tubes (Ø 2cm x 10cm de haut) assemblés par des communications (Ø 1cm)	Marche	Groupe de 100 à 200 individus	Réponse positive à la sélection, mais disparition très rapide de cette réponse
Ewing, 1963	Tubes (Ø 2cm x 10cm de haut) assemblés par des communications (Ø 3cm)	Marche	Groupe de 50 individus	Réponse positive si l'activité locomotrice des lignées obtenues est évaluée en groupe Aucun effet de la sélection si l'activité dispersive des lignées obtenues est évaluée par un test individuel de chaque individu
		Marche	Individu isolé	Réponse positive à la sélection, ou aucune réponse selon la forme du dispositif utilisé pour tester l'activité locomotrice
Connolly, 1966	Boîte (10x10x0,5 cm)	Marche	Individu isolé	Réponse positive à la sélection, mais très grande variabilité d'une génération à l'autre
Van Dijken et Scharloo, 1980	Idem Ewing, 1963	Marche	Groupe de 100 individus	Réponse positive à la sélection, mais l'héritabilité observée est très faible.

Au vu de ces résultats, il semble bien que le déterminisme génétique de l'activité locomotrice de *D. melanogaster*, s'il existe, n'est pas un déterminisme simple. En effet, dans le cas d'un déterminisme génétique simple, la réponse à la sélection aurait du être, pour chaque dispositif expérimental, constante et répétable.

Dans le cas où le déterminisme génétique de l'activité de mouvement chez *D. melanogaster* agirait en modifiant la norme de réaction en réponse aux conditions externes, les dispositifs expérimentaux utilisés ici n'auraient de toute façon pas permis de le mettre en évidence. En effet, toutes les

expériences de sélection présentées ici ont été réalisées en conditions constantes.

On peut d'autre part évoquer un trait commun aux dispositifs expérimentaux utilisés par ces différents auteurs : les dimensions des dispositifs employés ne permettent pas le déplacement par le vol. Les sélections réalisées se limitent donc obligatoirement aux capacités de déplacement par la marche. On peut donc s'interroger sur la relation existant réellement entre ces résultats et ce qui peut exister sur le terrain, où les drosophiles se déplacent à la fois par la marche et par le vol (le vol étant sans doute le mode de déplacement privilégié pour le parcours de longues distances).

Les résultats obtenus, et notamment ceux d'Ewing (1963) laissent supposer que le comportement de déplacement des drosophiles serait modifié par la présence de conspécifiques. Ceci nous amène naturellement à considérer le rôle des interactions entre congénères chez *D. melanogaster*.

4.6 Le rôle des interactions entre congénères

Bien que la drosophile soit considérée classiquement comme un insecte au comportement « simple », c'est à dire non social, sans interactions complexes entre les congénères, certaines études ont déjà suggéré qu'il existe au contraire chez cet insecte toute une gamme de comportements conditionnés par les relations avec les congénères. Ainsi, le choix du partenaire effectué par la femelle lors de la reproduction dépend non seulement de l'individu lui-même, mais aussi des congénères présents dans son environnement au moment de la reproduction. Les mâles dont le phénotype est représenté en faible proportion dans la population sont ainsi choisis préférentiellement par les femelles (Ehrmann et Spiess, 1970). De même, il existe chez cette espèce une certaine territorialité, qui s'établit lors d'interactions agressives entre les mâles. L'existence de cette territorialité est conditionnée par la densité de mâles présents à un moment donné sur un habitat, et par la taille de l'habitat considéré (Hoffmann et Cacoyianni, 1990). Comme nous l'avons vu précédemment, les relations avec les congénères interviennent aussi lors du choix du site d'oviposition. En effet, la présence de traces de larves, ou de

pontes influence le choix effectué par les femelles (Palomino et Del Solar, 1967, Chess et Ringo, 1985).

Les études récentes sur la **communication phéromonale** au sein des populations de drosophiles ont montré qu'il existait toute une gamme de phéromones, aux rôles complexes et variables en fonction des conditions biotiques et abiotiques (voir Ferveur *et al.*, 1994 pour une revue). L'existence de cette communication phéromonale permet de proposer un mécanisme pour l'existence des comportements précédemment cités. Elle n'est cependant pas exclusive d'autres mécanismes de communication, directs ou indirects, entre conspécifiques.

Quels que soient les mécanismes qui en seraient responsables, l'existence de tels comportements suggère que des interactions complexes entre les individus peuvent aussi intervenir lors de la dispersion et de la sélection de l'habitat. Il nous est donc apparu tout à fait nécessaire ici de rechercher leur existence et leur rôle éventuel. Bien évidemment, l'effet de ces interactions entre individus rentre dans le cadre plus général du rôle des facteurs environnementaux.

L'ensemble des connaissances concernant *D. melanogaster* fait donc de cet insecte un bon candidat pour la réalisation d'une étude concernant les déterminants de la dispersion et de la sélection de l'habitat.

5. Plan d'étude retenu

La dispersion et la sélection de l'habitat peuvent être, comme nous l'avons vu, influencées par de nombreux facteurs, en particulier environnementaux, maternels et génétiques. Ces facteurs interviennent à différents stades du cycle de vie de l'animal, peuvent interagir entre eux, et leur importance relative dépend du milieu et du cycle de vie de l'organisme.

De nombreux modèles théoriques ont considéré l'évolution des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat sous différentes conditions. Cependant, la réalisation de ces modèles amène toujours à émettre des hypothèses sur le déterminisme des comportements. Il n'est pas évident que des modifications de ces hypothèses n'amèneraient pas des changements dans

les prédictions apportées par les modèles (McPeck et Holt, 1992, Ronce *et al.*, 2001). Il apparaît donc important d'étudier, pour des cas réels, les facteurs intervenant dans le déterminisme des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat.

Compte tenu des connaissances acquises sur l'écologie de *D. melanogaster* et des prédictions théoriques générales (voir p. 10-12), nous avons concentré notre approche sur les facteurs environnementaux pouvant intervenir précocement dans le cycle de vie de l'animal. Parmi ces facteurs, le rôle des micro-organismes consommés par les drosophiles et des produits de leur métabolisme a été tout particulièrement étudié.

En pratique, plusieurs approches ont été utilisées simultanément. La réalisation d'un **modèle** démographique prenant en compte à la fois les stratégies de sélection de l'habitat et de dispersion et les caractéristiques du milieu et du cycle de vie de l'animal permet la recherche, sous différentes hypothèses, de stratégies évolutivement stables. Leur comparaison avec les stratégies observées expérimentalement peut alors fournir des indications sur la validité éventuelle des hypothèses incluses dans le modèle, et en particulier le rôle des différents facteurs envisagés dans le déterminisme des comportements considérés. L'**approche expérimentale**, fondée sur des variations contrôlées des différents facteurs, associées à une observation des comportements de dispersion et sélection de l'habitat réalisés dans les différentes conditions peut permettre elle aussi d'évaluer la part relative des déterminants. Cependant, l'approche théorique présente l'avantage de permettre de tester un nombre de situations bien plus important que l'approche expérimentale. Nous avons donc ici, dans le cas de *D. melanogaster*, utilisé conjointement ces deux approches afin d'estimer le rôle des facteurs environnementaux, maternels et génétiques dans le déterminisme des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat (Figure 0-2).

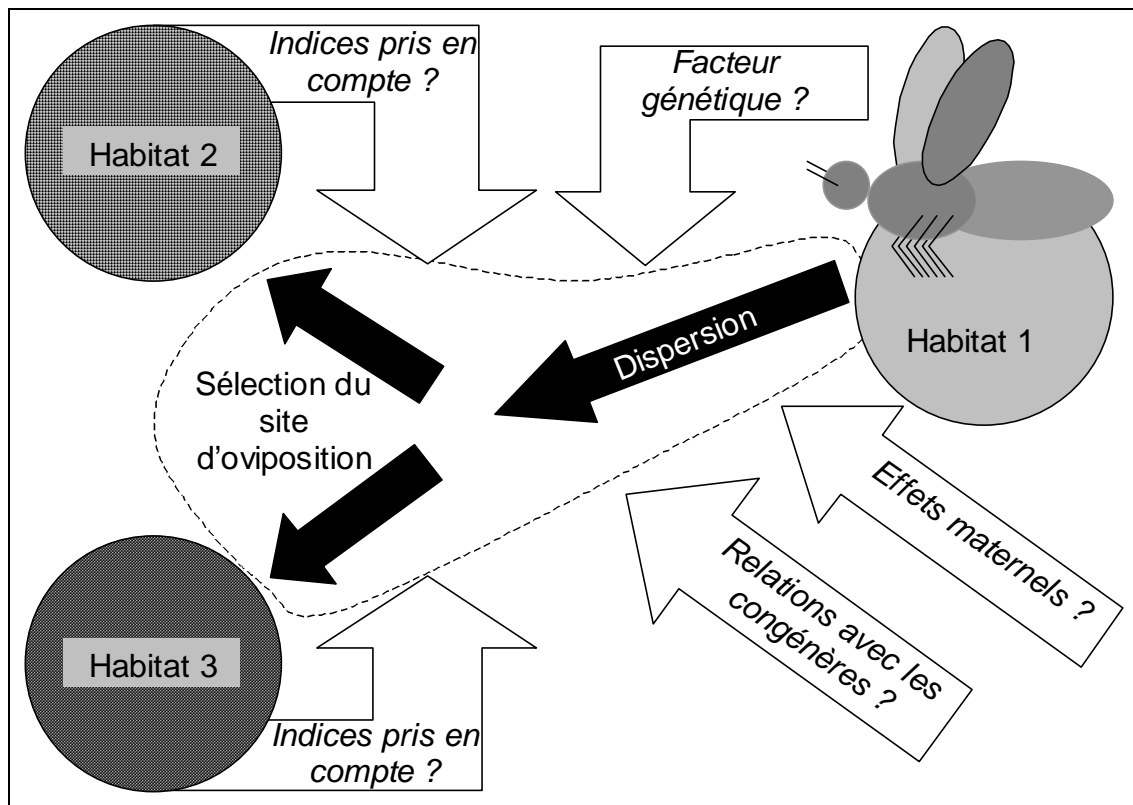


Figure 0-2 : Facteurs pouvant intervenir dans le déterminisme de la dispersion et de la sélection de l'habitat chez *D. melanogaster*. Les différents facteurs sont indiqués en italique.

Il nous a tout d'abord fallu mettre au point un **dispositif** permettant l'étude des déplacements et du choix de l'habitat chez *D. melanogaster* en conditions contrôlées au laboratoire. Cependant, dans le cadre de notre étude écologique, il nous est apparu nécessaire de réaliser ce travail expérimental dans des conditions compatibles avec celles rencontrées par les drosophiles sur le terrain. En particulier, il nous a semblé absolument nécessaire d'étudier les déplacements s'effectuant par la marche et par le vol, ainsi que le choix de l'habitat à moyenne distance. Pour cela, les données bibliographiques ont été utilisées, conjointement à quelques expériences préliminaires, afin de déterminer les dimensions d'une enceinte répondant à ces critères. Ce dispositif a été réalisé et testé (Chapitre 1).

Nous avons ensuite recherché l'existence éventuelle d'**interactions entre les individus** au sein des populations de *D. melanogaster* au cours des mouvements de dispersion. Cette étude a été entreprise en deux étapes : tout

d'abord l'étude de la répartition spatiale des drosophiles, puis l'étude des déplacements en conditions constantes (Chapitre 2).

Nous avons ensuite recherché quels étaient les **indices pris en compte** par les drosophiles lors de la sélection de l'habitat. Lors de cette étude, nous avons considéré plus particulièrement le rôle des micro-organismes véhiculés par les congénères. Ce rôle a été étudié au travers d'expériences concernant le comportement de sélection de l'habitat dans différentes situations, mais aussi à l'aide d'un modèle démographique du système drosophile / fruits / micro-organismes. Pour construire ce modèle, il a bien sûr été nécessaire d'étudier la relation entre le choix du site d'oviposition et la valeur sélective des descendants (Chapitre 3).

La connaissance des indices pris en compte lors de la sélection de l'habitat nous a permis de déterminer une combinaison de produits chimiques ayant un effet attractif sur les drosophiles. Nous avons donc ainsi pu disposer d'indices pris en compte lors de la sélection de l'habitat aisés à manipuler de façon répétable. Cette connaissance nous a permis de mettre au point un protocole expérimental permettant d'étudier les **déterminants** des deux dernières phases de la dispersion : le mouvement et l'installation sur un nouvel habitat (Chapitre 4).

L'ensemble des résultats ainsi obtenus nous a permis de répondre, au moins partiellement, à la question initialement posée, i.e. le rôle relatif des différents facteurs intervenant dans le déterminisme des comportements de dispersion et de choix de l'habitat chez *D. melanogaster*.

Même s'il n'est absolument pas évident que les résultats obtenus dans le cas de la drosophile puissent être transposés à d'autres espèces, leur comparaison avec des prédictions théoriques plus générales pourrait apporter des éléments à l'étude de l'évolution des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat.

**I. Mise au point du dispositif expérimental,
matériels et méthodes communs à l'ensemble des travaux**

I. Mise au point du dispositif expérimental, matériels et méthodes communs à l'ensemble des travaux	31
1. Mise au point du dispositif expérimental	33
1.1 Contraintes	33
1.2 Expériences préliminaires	34
1.3 Réalisation du dispositif	35
1.4 Résultats préliminaires obtenus avec ce dispositif	37
2. Matériel et méthodes communs à l'ensemble des expériences	38
2.1 Souche de drosophiles utilisée	38
2.2 Méthode d'anesthésie.	38
2.3 Protocole expérimental commun aux différentes expériences.	39
3. Conclusion	40



L'étude expérimentale du comportement de choix de l'habitat et de dispersion chez *Drosophila melanogaster* a déjà été réalisée par de nombreux auteurs. Ainsi, Narise (1962), Ewing (1963), Connolly, (1966), Van Dijken et Scharloo (1980) ont étudié l'activité locomotrice de *D. melanogaster* dans des dispositifs expérimentaux variés (cf. Introduction pour plus de détails). Cependant, dans tous les cas, les dispositifs utilisés pour ces études sont fortement restrictifs et ne rendent pas compte des conditions auxquelles sont soumises les mouches dans le milieu naturel. Ainsi, tous les dispositifs utilisés jusqu'à aujourd'hui pour l'étude de la dispersion imposent, par leurs dimensions, la marche comme mode de déplacement. D'autre part, certains de ces dispositifs ne permettent d'observer le comportement que d'un seul individu à la fois. Bien entendu, cela ne correspond pas aux conditions naturelles où les mouches peuvent se déplacer à la fois en marchant et en volant, et ne sont généralement pas isolées de leurs congénères.

En ce qui concerne le choix du site d'oviposition, on peut remarquer de même que la plupart des études ont été réalisées dans des dispositifs dont la taille est très réduite par rapport aux conditions rencontrées par les drosophiles sur le terrain (Chess et Ringo, 1985, Jaenike, 1982, Rice et Salt, 1988). Comme cela a été montré par Hoffmann (1985), il n'est pas évident que les résultats obtenus avec ces enceintes de petite dimension soient transposables au comportement des drosophiles sur le terrain. En effet, sur le terrain, les distances entre deux sites de ponte sont plutôt de l'ordre du mètre, ou de quelques centimètres (entre deux ceps de vigne, par exemple).

Le problème de la transposition des résultats obtenus au laboratoire aux faits réels en conditions naturelles est un dilemme fréquent et épineux en écologie du comportement (Ylönen et Wolff, 1999). L'une des solutions à ce problème consisterait à réaliser des études de terrain. Cependant si celles-ci sont envisageables dans un certain nombre de cas, elles offrent elles aussi de nombreux désavantages : les conditions ne sont pas contrôlées, les techniques de capture-marquage-recapture nécessitent de disposer de techniques de marquage fiables et non pénalisantes pour les animaux, et de plus il est souvent nécessaire de marquer un nombre considérable d'individus pour

disposer au final d'échantillons d'effectif valable. Bien évidemment, des études de terrain ont été réalisées en marquant les *D. melanogaster* à l'aide de poudres colorées fluorescentes (Crumpacker, 1974, Begon, 1975, Rosewell et Schorrocks, 1987), même si des effets parasites de ces poudres ont parfois été suggérés (Turelli *et al.*, 1986). Ici dans la mesure où le but de notre étude était de déterminer la part relative des différents facteurs intervenant dans le déterminisme des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat chez *D. melanogaster*, il nous était absolument nécessaire de contrôler soigneusement toutes les conditions, et nous avons donc opté pour une approche expérimentale au laboratoire.

Cependant, pour que nos résultats soient transposables, au moins en partie, en conditions naturelles, nous avons conçu un dispositif expérimental permettant aux individus de réaliser la plupart des comportements qu'ils ont sur le terrain.

Ce dispositif a été utilisé pour toutes les expériences qui seront ensuite présentées. En outre un certain nombre de protocoles sont aussi communs à toutes les expériences. Nous les présentons donc dans ce chapitre afin d'éviter les redites.

1. Mise au point du dispositif expérimental

Le dispositif expérimental utilisé pour l'observation des comportements de dispersion et de choix de l'habitat doit remplir un certain nombre de conditions, permettant d'assurer dans la mesure du possible que les comportements réalisés refléteront au moins en partie ceux existant sur le terrain.

1.1 Contraintes

On peut en premier lieu évoquer la nécessité d'offrir aux drosophiles des conditions de déplacement aussi proches que possibles de celles rencontrées dans la nature. En particulier, il faut que les deux modes de déplacement, par la **marche** et par le **vol**, soient possibles dans l'enceinte utilisée. Il faut aussi que cette enceinte soit suffisamment volumineuse pour qu'il n'y ait pas de

compétition pour l'espace. D'autre part, cette enceinte a nécessairement une taille limitée. Enfin, compte tenu de la diversité des expériences que nous souhaitons réaliser, il était nécessaire de prévoir dès la conception du dispositif une certaine **modularité** de celui-ci.

De manière générale, nous avons donc retenu pour le dispositif expérimental une structure modulaire, formée de boîtes que l'on peut assembler et faire communiquer entre elles selon les besoins des différentes expériences.

1.2 Expériences préliminaires

1.2.1 Dimensions minimales de l'enceinte permettant à la fois le vol et la marche des drosophiles.

Une dimension de 1 cm ne permet que la marche (Sakai et al., 1958), tandis qu'une dimension de 7 cm permet la marche et le vol (Angus, 1974). Au laboratoire, en modifiant successivement le diamètre de la communication entre deux boîtes assemblées (toutes les dimensions des boîtes étant par ailleurs supérieures à 7cm), jusqu'à ce que les mouches empruntent cette communication en marchant ou en volant, nous avons pu déterminer une dimension minimale de 5cm.

1.2.2 Eviter la concurrence pour l'espace dans le dispositif expérimental

Dans les « démomètres » utilisés par l'Héritier et Teissier (1933), le volume disponible est de 24dm³ pour 1500 mouches, et leurs études ont montré que dans de telles conditions, il n'y avait pas de compétition pour l'espace (L'Héritier et Teissier, 1933). En se fondant sur cette référence, et en supposant que la relation entre le volume disponible et le nombre d'individus pouvant s'y trouver sans qu'il y ait compétition pour l'espace est linéaire, on peut prévoir qu'un volume de 14dm³ permettra d'éviter la compétition pour l'espace si l'on y place moins de 900 mouches (nombre maximal envisagé pour les expériences).

1.3 Réalisation du dispositif

Des cages en plexiglas transparent ont donc été construites en respectant ce cahier des charges (Figures 1 et 2). Ces cages peuvent être assemblées au moyen de cavaliers en plastique, afin de constituer un dispositif de longueur variable. D'autre part, aux extrémités de chaque cage se trouvent des cloisons coulissantes amovibles, on peut donc ouvrir ou fermer la communication entre deux cages assemblées sans risque de perdre des mouches.

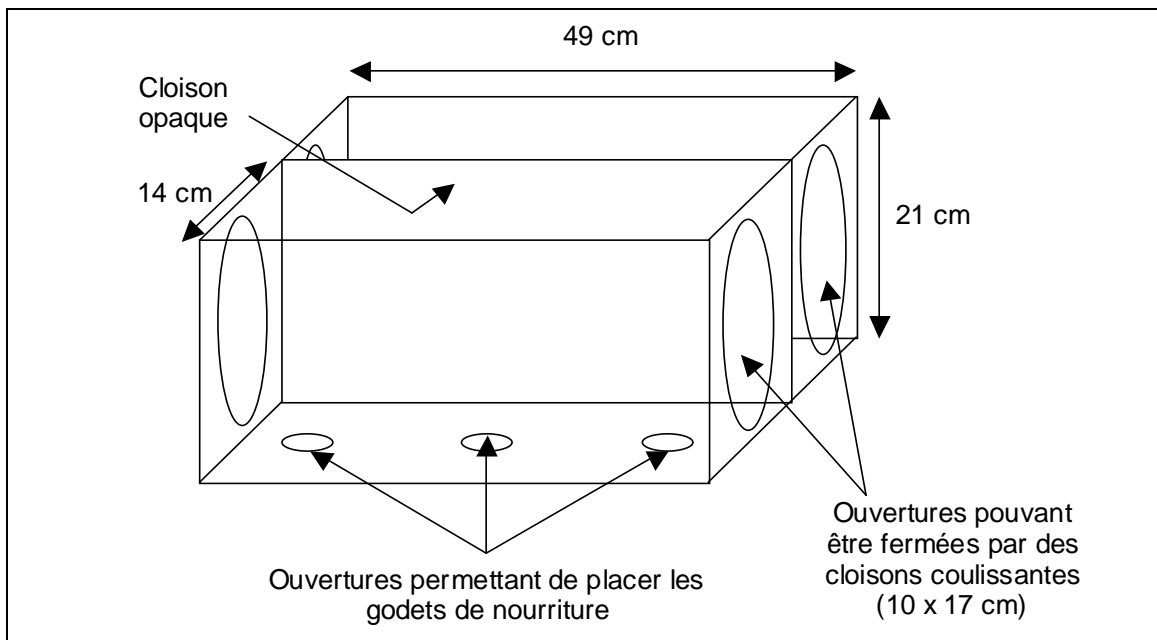


Figure I-1 : Représentation schématique de l'une des cages constituant un élément du dispositif expérimental, vue latérale.

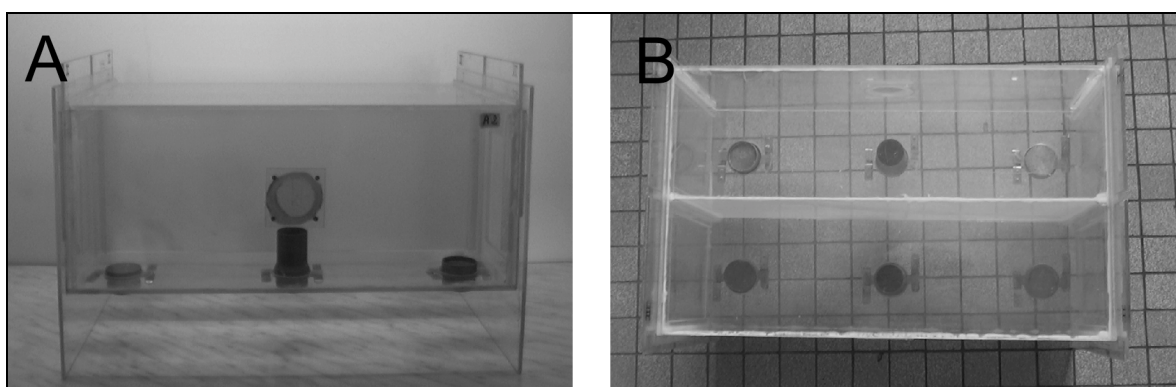


Figure I-2 : Photographies de l'un des éléments constitutifs du dispositif expérimental. A: vue latérale, B: vue du dessus.

Chaque cage est séparée en son milieu, dans le sens de la longueur, par une cloison en plastique blanc opaque. On dispose ainsi de deux « compartiments »

parallèles permettant éventuellement de réaliser deux expériences simultanément dans le même ensemble. A titre d'exemple, deux cages ainsi reliées permettent donc de former deux couloirs parallèles (voir Figures 3 et 4).

Enfin, pour placer à l'intérieur de chaque compartiment différents éléments (godets de nourriture, godets contenant de l'eau...) pendant que des mouches se trouvent à l'intérieur, sans risque de fuite des animaux, on a retenu le système de godets amovibles utilisé classiquement pour les démomètres.

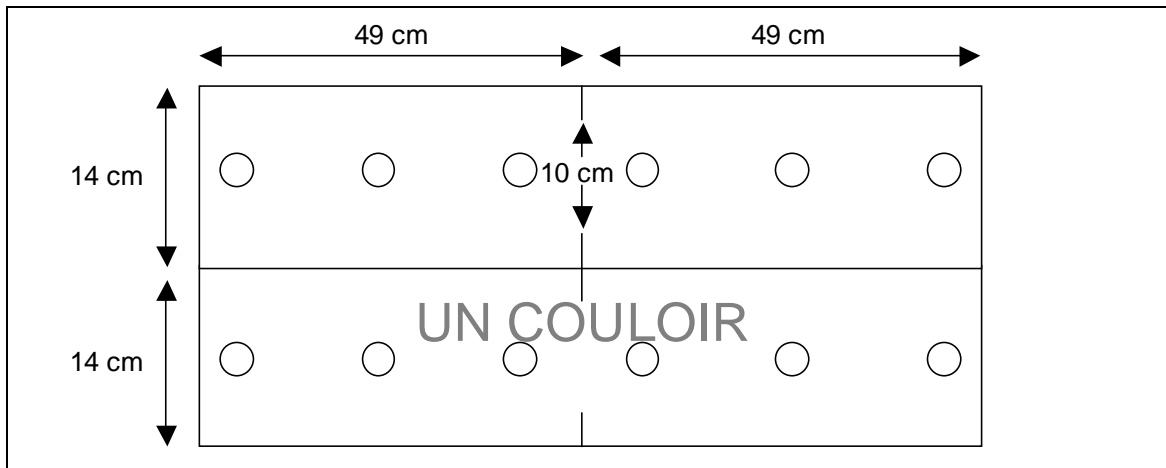


Figure I-3: Représentation schématique du dispositif obtenu en assemblant deux cages. Vu du dessus.

Afin d'assurer des conditions abiotiques répétables d'une expérience à l'autre, les cages sont toujours placées sur des étagères disposant d'un éclairage artificiel « lumière du jour » (tubes Mazdafluor) (Figure 4), en éliminant toute lumière naturelle parasite. Le rythme nyctéméral choisi correspond à l'alternance de 12h d'éclairage et de 12h d'obscurité.

La température est maintenue aussi constante que possible dans la pièce où sont placées ces étagères. Pendant toute la durée des expériences, elle a été enregistrée à l'aide d'un capteur Gemini Datalogger. D'autre part, afin d'assurer une humidité relative élevée à l'intérieur des cages, un godet contenant une mèche de coton trempant dans un flacon d'eau distillée a été placé dans chacun des compartiments, lorsque la présence de milieu à l'intérieur des cages ne permettait pas à elle seule d'assurer une humidité suffisante. Dans tous les cas, nous avons vérifié que l'humidité relative à

l'intérieur de notre dispositif était de l'ordre de 60%. Ces mesures d'humidité relative ont été réalisées à l'aide d'un capteur Gemini Datalogger.



Figure I-4 : Photographie du dispositif obtenu en assemblant deux éléments. Le dispositif est placé sur une des étagères munies de rampes lumineuses qui ont été utilisées pour toutes les expériences.

C'est dans ces conditions abiotiques qu'ont été réalisées toutes les expériences d'observation des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat.

1.4 Résultats préliminaires obtenus avec ce dispositif

Afin de valider notre dispositif, et de préciser quelques points concernant le comportement des mouches placées à l'intérieur, nous avons réalisé des observations continues du comportement d'une population de drosophiles placées dans deux cages assemblées pendant 10h (voir Figure 2).

Il a été observé qu'il n'y a pas de mouches qui passent tout d'abord du compartiment où elles ont été déposées à l'autre pour ensuite revenir dans l'autre sens. Ainsi, on peut considérer en première approximation que le nombre de « retours » dans un tel dispositif est négligeable. Cette observation valide notre dispositif en tant que dispositif d'étude des mouvements de dispersion chez *D. melanogaster*.

2. Matériel et méthodes communs à l'ensemble des expériences

2.1 Souche de drosophiles utilisée

Les drosophiles utilisées pour toutes les expériences proviennent d'une souche de *Drosophila melanogaster* (mouche du vinaigre) obtenue à partir d'un échantillon de larves collectées sur le terrain à Nîmes en septembre 1996.

Depuis sa capture, la souche a été maintenue au laboratoire par la technique de « repiquage en masse » en bouteilles d'élevage. Cette méthode, en assurant un brassage des animaux à chaque génération et en limitant la concurrence alimentaire aux stades larvaires, permet d'éviter dans la mesure du possible les phénomènes de dérive génétique au sein de l'élevage (Boesiger, 1962).

La culture se fait sur milieu axénique (David, 1959) qui assure une alimentation homogène des animaux. De plus, il n'est pas fermenté, ce qui permet d'éviter toute sélection pour la résistance à l'alcool (David et Bocquet, 1977).

Les conditions d'élevage sont identiques tout au long des expériences : température constante (25°C), éclairage homogène (1500 lux), avec rythme nyctéméral artificiel régulier (12h à la lumière, 12h à l'obscurité), et humidité relative plus élevée que dans les dispositifs expérimentaux (autour de 75% R.H. dans les bouteilles).

2.2 Méthode d'anesthésie.

Il faut anesthésier les mouches afin de pouvoir les manipuler. Pour réaliser une étude sur le comportement, il est de plus nécessaire que le mode d'anesthésie n'altère pas le comportement. Nous avons retenu la méthode d'anesthésie par le froid dès que nous voulions réaliser des observations comportementales. En effet, avec cette méthode, le temps de réveil est réduit (de l'ordre d'une à 2 minutes) ; de plus, aucune modification comportementale liée à cette méthode n'a été signalée (Ashburner, 1989).

En pratique, la bouteille ou le tube contenant les mouches est renversé et placé au congélateur (-18°C) pendant 20mn : le milieu se trouve donc en haut, et les

mouches contenues dans la bouteille ou le tube tombent sur le bouchon en mousse lorsqu'elles sont endormies. A la sortie du congélateur, on dispose de quelques minutes pendant lesquelles les mouches sont immobiles et peuvent donc être manipulées. Cependant, ce temps est insuffisant pour permettre de compter et/ou sexer les drosophiles. Dans la plupart des expériences, le nombre et le sexe des mouches introduites dans le dispositif expérimental sont donc déterminés *a posteriori*. Dans la mesure où nous n'avons jamais observé de décès au cours de l'expérience, cette méthode nous permet de connaître avec exactitude le nombre de mouches initialement introduit dans l'enceinte.

Pour les autres manipulations nécessitant de compter ou de sexer précisément les drosophiles mais sans observation comportementale ultérieure, la méthode d'anesthésie classique par l'éther a été utilisée.

2.3 Protocole expérimental commun aux différentes expériences.

Comme pour les élevages, et pour les mêmes raisons, le milieu axénique a été retenu comme milieu « de base » dans la plupart des expériences.

A l'éclosion, les imagos sont placés dans des bouteilles ou des tubes contenant du milieu axénique frais, où ils séjournent pendant 3 à 4 jours. C'est dans ce récipient qu'ils subissent l'anesthésie par le froid. Ils sont alors placés, endormis, dans le dispositif expérimental.

Toutes les expériences sont donc conduites avec des mouches adultes âgées de 3 à 4 jours. Il s'agit d'animaux matures pour la reproduction (David et al, 1974), produisant les phéromones caractéristiques des animaux adultes, et en particulier les phéromones sexuelles (Ferveur et al, 1994).

A la fin de chacune des expériences, le nombre et le sexe des animaux contenus dans les différentes parties du dispositif sont déterminés après un passage au congélateur d'au moins 2h (ce qui tue les drosophiles).

Les parois des cages sont nettoyées à l'alcool à 90° puis séchées après chaque expérience pour éviter tout effet parasite lié à des substances persistant dans les cages d'une expérience à l'autre. En effet, les mouches peuvent déposer leur fèces, ou bien des phéromones de contact sur les parois des cages.

3. Conclusion

L'ensemble de ces précautions, et la conception même de notre dispositif expérimental nous a donc permis de réaliser des expériences dans des conditions plus proches de celles rencontrées dans la nature que les conditions des expériences réalisées précédemment sur la dispersion et la sélection de l'habitat. En particulier, les deux modes de locomotion possibles pour la dispersion (marche et vol) peuvent être réalisés dans nos dispositifs.

Bien évidemment, on ne peut jamais être absolument assuré que les résultats obtenus expérimentalement puissent être transposés aux phénomènes naturels (Ylönen et Wolff, 1999). L'approche expérimentale est donc ici un compromis entre la nécessité de coller aux réalités du terrain et celle de contrôler les facteurs dont on veut tester les effets.

II. Interactions entre les individus au sein des populations de *Drosophila melanogaster*.

II. Interactions entre les individus au sein des populations de *Drosophila melanogaster*. _____ 41

1. « Non-indépendance des individus dans une population de *D. melanogaster* : conséquences sur la distribution spatiale et sur le comportement de dispersion » _____ 42

2. Conclusion _____ 51



L'existence de mécanismes de communication au sein des populations d'insectes est assez largement connue à ce jour. Ainsi, il est classiquement admis qu'il existe une communication chimique, visuelle et auditive chez les insectes sociaux (abeilles, fourmis). Chez un insecte non strictement social, comme la Blatte, il semble aussi exister une communication chimique relativement élaborée (Rivault et Cloarec, 1998).

Compte tenu de ce qui a été montré concernant la communication phéromonale chez les drosophiles (Ferveur et al., 1994) et l'existence de comportements de relation aux congénères relativement complexes chez cette espèce (Ehrmann et Spiess, 1970, Palomino et Del Solar, 1967, Chess et Ringo, 1985, Hoffmann et Cacoyianni, 1990), nous avons recherché si les relations entre individus intervenaient au cours du comportement de dispersion chez *D. melanogaster*.

L'une des conséquences possibles de l'existence de phénomènes de communication entre les individus est la présence d'une distribution spatiale non aléatoire. Nous avons donc tout d'abord étudié la distribution spatiale des drosophiles, avant de chercher à mettre en évidence l'influence éventuelle des relations interindividuelles pendant les mouvements de dispersion.

1. « Non-indépendance des individus dans une population de *D. melanogaster* : conséquences sur la distribution spatiale et sur le comportement de dispersion »

Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Vie, 2001

324 : 219-227.

Agnès Lefranc, Bernard Jeune, Michèle Thomas-Orillard et Etienne Danchin

Non-independence of individuals in a population of *Drosophila melanogaster*: effects on spatial distribution and dispersal

Agnès Lefranc^a, Bernard Jeune, Michèle Thomas-Orillard, Étienne Danchin

Laboratoire d'écologie, CNRS UMR 7625, université Pierre-et-Marie-Curie-Paris-VI, bâtiment A, case 237, 7, quai Saint-Bernard, 75252 Paris cedex 5, France

Received 22 May 2000; accepted 4 December 2000

Communicated by Henri Dancamps

Abstract – We used a simple quadrat analysis to globally categorise the spatial distribution of *Drosophila melanogaster* individuals. Individuals were spatially aggregated and this was not only due to sexual attraction. This aggregation seemed to be maintained during dispersal, hence explaining the great variability of this behaviour observed in our work and by other authors. Thus, individuals are expected to arrive as small groups into a new patch. This may induce costs through competition and benefits by ensuring the presence of reproductive males and/or if there is a phenomenon of local resource enhancement by the presence of conspecifics, hence influencing the evolution of dispersal. © 2001 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

spatial distribution / dispersal / *Drosophila melanogaster*

Résumé – **Non-indépendance des individus dans une population de *Drosophila melanogaster* : conséquences sur la distribution spatiale et sur le comportement de dispersion.** Nous avons étudié au laboratoire le type de distribution spatiale existant dans une population de *Drosophila melanogaster* à l'aide la méthode des quadrats. Les individus sont spatialement agrégés, et cela n'est pas uniquement dû à des phénomènes d'attraction sexuelle. Cette agrégation semble se maintenir au cours des mouvements de dispersion. Elle serait ainsi responsable d'une partie de la grande variabilité des résultats observés en ce qui concerne le comportement de dispersion, tant dans notre étude que dans celles qui l'ont précédée. En ce qui concerne les conséquences sur l'évolution de la dispersion, on peut envisager les coûts liés à l'existence d'un tel comportement : les individus arrivent sur les nouveaux sites par petits groupes, ce qui implique un coût au travers de la compétition intra-spécifique. Mais il y a aussi des bénéfices : l'arrivée par petits groupes assure de la présence de partenaires pour la reproduction et/ou d'un habitat de qualité convenable s'il existe un phénomène d'amélioration de la qualité locale de l'habitat par la présence de congénères. Ce comportement, par le biais de ce bilan coûts-bénéfices, va donc pouvoir intervenir dans l'évolution de la dispersion. © 2001 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

distribution spatiale / dispersion / *Drosophila melanogaster*

Version abrégée

La dispersion peut être définie comme le mouvement permanent d'individus d'un site vers un autre. Ce comportement implique des bénéfices, en relation avec la variabilité environnementale, l'intensité de la compétition intra-spécifique et le degré de consanguinité. Mais il suppose aussi des coûts, liés à la vulnérabilité de l'animal pendant la phase de mouvement, au risque d'arriver dans un habitat de mauvaise qualité et aux coûts physiologiques de la locomotion. L'une des questions qui se posent lorsqu'on étudie le comportement de dispersion, c'est la nature des causes, immédiates ou ultimes, de cette dispersion. En particulier, le fait qu'un individu disperse est-il lié à des facteurs environnementaux, au patrimoine génétique de l'individu, à la nature de ses interactions avec les autres individus de la population ? Pour répondre à cette interrogation, il faut d'abord essayer de comprendre comment les individus perçoivent leur environnement et comment ils utilisent l'espace disponible.

Dans la nature les mouches du vinaigre, *Drosophila melanogaster*, vivent sur des fruits pourris, dans les vergers ou les vignobles. Ce sont des environnements riches en ressources, où les foyers de nourriture sont proches les uns des autres (environ 80 cm entre deux ceps de vigne). Une étude de la distribution spatiale et du comportement de dispersion des drosophiles a été conduite au laboratoire dans des conditions relativement proches de celles qu'on peut trouver dans de tels milieux. Pour cela, un dispositif expérimental original, inspiré des dernières de l'Héritier et Teissier a été construit. Ce dispositif présente des dimensions qui permettent aux drosophiles de se déplacer en marchant et en volant sur des distances comparables à celles qui dans les vignobles séparent deux ceps. Cette précaution, à l'inverse des autres auteurs qui ont utilisé

des dispositifs limitant les modes de déplacement à la marche, nous a permis de travailler dans des conditions relativement proches des conditions naturelles. La microdistribution spatiale des drosophiles (en populations mixtes ou unisexuées) dans un tel dispositif a tout d'abord été étudiée au moyen de la méthode des quadrats, puis nous avons analysé le comportement de dispersion des drosophiles dans cet environnement.

Il apparaît que la distribution spatiale des drosophiles diffère significativement d'une distribution aléatoire et semble au contraire être aggrégative. De plus, l'analyse du comportement de dispersion observé dans notre dispositif montre que les interactions interindividuelles responsables de la formation de ces agrégats semblent se maintenir au cours des mouvements de dispersion.

L'existence d'une telle attraction sociale dans les populations de *Drosophila melanogaster* implique un certain nombre de remarques quant à l'évolution du comportement de dispersion. En particulier, le fait que les individus arrivent en groupe sur de nouveaux sites doit induire un certain nombre de bénéfices, en assistant de la présence de congénères par exemple. La présence de congénères peut ainsi améliorer localement la qualité de l'habitat, en agissant de façon positive sur les caractéristiques physico-chimiques du milieu par exemple, ce qui semble être le cas chez *Drosophila melanogaster*. Cependant, ce comportement a aussi un coût, en particulier au travers de la compétition intraspécifique. L'évolution d'un tel comportement dépend donc du bilan entre ces bénéfices et ces coûts. La mise en évidence de ce comportement de dispersion complexe, basé sur les relations entre individus au sein de la population souligne la nécessité de prendre en compte dans les modèles d'évolution de la dispersion l'existence de tels comportements conditionnels.

1. Introduction

Dispersal can be defined as the permanent movement of individual animals from one patch to another. It can have important consequences by increasing gene flow between patches, population range and viability. At the individual scale, dispersal may provide three kinds of benefits in relation to environmental variability, avoidance of intra-specific competition, between kin and non-kin, as well as inbreeding avoidance [1-3]. However, dispersal also entails costs to the individual in relation to vulnerability during movement, the risk of ending up in a worse habitat, physiological costs of locomotion [4]. The evolution of dispersal will depend on the balance of those costs and benefits for the individual.

A relevant question for the study of the evolution of dispersal is "why a particular individual should disperse or not?" To answer that question, a crucial issue is how individuals perceive their environment, and how they use available space.

In the field, the fruit fly *Drosophila melanogaster* exploits resources such as decaying fruits, in orchards or vineyards, for example. These are sites where resources are abundant, and where resource patches are close to each other (about 80 cm between two vines in a vineyard). In this paper, we experimentally study dispersal and individual spatial distribution in *D. melanogaster* populations placed in a situation similar to the one encountered in the field.

D. melanogaster is a species very easy to rear in the laboratory, and whose biology and genetics are very well known. For the purpose of our ecological study, we wanted

to develop an experimental device providing the conditions as close as possible to natural ones. Concerning dispersal, previous field studies have shown that, in the presence of food, *D. melanogaster* moves over only very short distances (1.7 m per 24 h, [5–7]). When food deprived, *Drosophila* are able to move over larger distances [7–9]. On the other hand, all previous laboratory works on dispersal in *D. melanogaster* have been conducted using very small devices, where flies were not even able to fly [10–13]. We therefore decided to use a device that allowed a compromise between these two extremes: allowing the flies to both walk and fly, but over relatively short distances (1 m), in the presence of food, which corresponds to the situation encountered in vineyards, for example.

The study of spatial distribution has already been studied in other insects [16–19], but all these are field studies concerning insects whose biology is very different from that of *Drosophila*. Nevertheless, we were able to study *Drosophila* micro-spatial distribution in controlled conditions in the laboratory. Some methodologies [20–23] were available to analyse the data obtained from these experiments.

Navarro and del Solar [24] showed that spatial distribution of individual flies seems to be aggregated, but up to now, in *D. melanogaster*, neither the exact type of spatial distribution of mature imago on a broad surface, nor the connection between sexual relationships and observed patterns of micro-spatial distribution have been studied. Thus, we first studied adult micro-spatial distribution and then put this in relation with dispersal of adult flies.

2. Materials and methods

All experiments and mass cultures took place at 25 °C, under an artificial daylight of 1500 lux, with a nycthemeral rhythm of 12:12 and R.H. of approximately 75%. These conditions are usually considered as optimal for flies' locomotion activity [25]. For all the experiments, the axenic medium [26] was used as a basis, since it does not contain alcohol and living yeast. The flies (Nîmes strain, originating from larvae collected on rotting figs in Nîmes in September 1996) were maintained in the laboratory by mass culture (in 8 to 12 bottles) to avoid genetic drift [27].

2.1. Experimental conditions

Experimental flies emerging from the culture bottles were transferred to bottles containing fresh medium. Flies stayed there for 2–3 d before the experiment, they were then sexually mature when used for the experiments.

In order to avoid stress due to transfer from the bottles to the experimental device, flies were anaesthetised in the bottles by freezing (20 min at –18 °C) just before the experiment. Cold anaesthesia was retained because it allows quick recovery and avoids long-term behavioural modification [28]. However, because of quick recovery,

we were not able to determine a priori the exact number of flies introduced into the experimental device. Flies were counted at the end of the experiment.

The experimental device was made up of transparent plastic boxes. Its dimensions, inspired by L'Héritier and Tessier population-cages [29], were 49 × 21 × 14 cm (figure 1.A). Such a device allowed flies to both walk and fly in the compartments. The ends of the compartments could be closed by sliding doors, or opened as a 10 × 17 cm hole through which flies could either walk or fly. We could thus couple two or more of these boxes in order to obtain parallel corridors (figure 1.A, C) which could be used simultaneously. Ten hours of continuous observations of fly movements within two unit corridors showed that flies moving from one unit to the next do not move back. At the bottom of each compartment, three holes allowed the placing of cups containing axenic medium, water or a lid. Between two experiments, all compartments and lids were cleaned with alcohol to remove all traces (feces, pheromones, etc.) of previous use. Cups were sterilised.

2.1.1. Micro-spatial distribution experiment

Single-unit devices (14 × 21 × 48 cm) were used with three cups containing water with a cotton wick. Anaesthetised flies issued from the same culture bottle were placed in the middle of the compartment (figure 1.B). Samples were composed of both males and females, or either only females or males. For 7 h, the positions of the flies standing on the front wall of the compartment (21 × 49 cm) were recorded every hour. For each record, not all flies contained in the box were standing on this surface.

2.1.2. Dispersal experiments

Flies anaesthetised by cold were placed at the beginning of a two-unit corridor (figure 1.C). Each compartment of the corridor contained a cup containing axenic medium. Flies had the possibility of staying on the medium in the first compartment (they were then called 'residents') or moving into the other compartment (they were then called 'migrants'). Flies moved freely in the device for 28 h, from early one morning to the end of the next one. We chose that duration because it included two successive daily peaks of locomotor activity (onset of the light and dark periods [30]). At the end of this period, the sliding doors were closed to separate the two compartments. Flies of each compartment were counted and sexed, in order to know the total number of flies introduced in the device and the percentage of migrants. We carried out 19 replicates under these experimental conditions.

2.2. Statistical analyses

2.2.1. Spatial distribution

As we only wanted to categorise the distribution observed, we used a simple quadrat method [24]. We knew that such a method "can really only be recommended for exploratory work and for [its] simplicity" [31], so it is exactly what was required, since we only wanted to

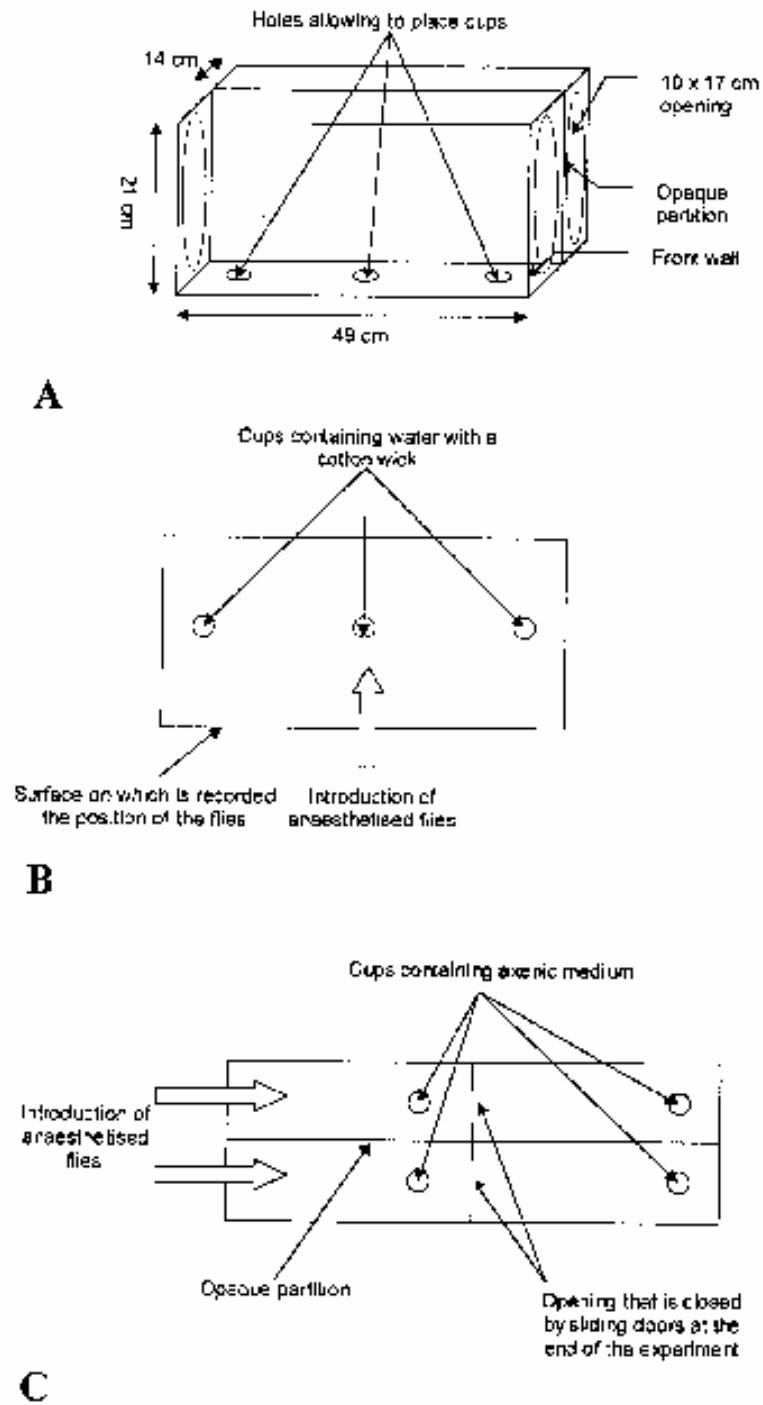


Figure 1. Schematic representations of general view of one of our cages (A), the device used for the study of micro-spatial distribution (top view) (B), the device used for the study of dispersal behavior (top view) (C).

verify whether the spatial distribution of *Drosophila* was random or not.

The lateral surface was divided into 56 identical cells ($3 \times 6,1$ cm). We analysed some single observations (fly positions recorded at one specific time) for which the mean number of flies per cell was more than 0,5; under the null hypothesis that flies have a random spatial distribution, the number of flies observed in each cell for each observation follows a Poisson law, whose parameter is estimated by the mean of the observed distribution. To test whether observed and expected distributions differed significantly we used the usual Chi-square test.

In order to ensure that the observed results were not artefacts due to some heterogeneity of the surface used for this study, we also performed some Chi-square tests to verify whether the repartition of the flies was different when considering only the periphery of the surface, the central part alone, the left part of the surface alone, its right part alone, or only its upper or its lower parts. All these analysis gave non-significant results. We hence assumed that considering the surface as a whole did not induce any bias to fly social distribution.

We then pooled the fly positions recorded during the entire experiment. Hence, we deduced the total number of flies remaining in each cell over the whole experiment from the positions recorded at each observation. We conducted the same analysis as before on these data. Under the random spatial distribution hypothesis, and assuming that every observation is independent from each other, the total number of flies remaining in a cell over the whole experiment also follows a Poisson distribution (as a sum of independent Poisson variables [17]). After having checked that the analysis carried out on data corresponding to single observations and on data corresponding to the summed observations gave the same results, we decided to use only the latter way of presenting data.

As the negative binomial distribution also describes aggregative distributions, we also compared the observed distribution with such a distribution, fitted to our experimental data according to the Bliss and Fisher method [33], also using a Chi-square test.

3.2.2. Measures of dispersal

The most general method to analyse binary data (i.e. data where each observation can take two possible forms: success, to be a migrant in our case, or failure, to be a resident in our case) would be the maximum likelihood method [34]. As we only tested the simple hypothesis of equality of dispersal probabilities, the mathematical expression used in the maximum likelihood method is asymptotically identical to the one used in the Chi-square method [34]. We hence had to use simple Chi-squares and confidence interval calculations to test for the homogeneity of the observed values of probabilities of dispersal.

Kravis-Pearson correlation coefficients were calculated and used to test for the significance of the linear relationship between two variables.

3. Results

3.1. Spatial distribution

With the kind of method used, there was no way of deciding a priori whether the number of cells was well chosen. However, given our observations, the mean number of flies per cell was between 0,9 and 6,3, which corresponds to the domain of application of the Poisson law [35].

In every case (either mixed or single-sexed experiments), the observed distributions of flies differed significantly from a theoretical random distribution (table I). In all the experiments, the significant deviation of the observed distribution from theoretical random distribution was due to three characteristics of the observed distribution when compared to the theoretical Poisson distribution (figure 2, A-C presents an example of observed and theoretical distributions for each kind of experimental population):

- there was an excess of cells containing fewer flies than the mean;
- there was an excess of cells containing more flies than the mean;
- hence, there was a deficit of cells containing an intermediate number of flies.

We also tested the deviation between the observed distribution and a fitted negative-binomial distribution. In almost all the cases (five out of six), the deviation between observed and expected distributions was significant ($P < 0,05$). In the last case (second experimental sample containing only males), the difference was non significant ($P = 0,12$). The deviation between observed and theoretical fitted negative-binomial distributions seems to be mainly because the observed curve is bimodal. These aggregated distributions suggested that individuals did not behave independently of each other, but were attracted to each other, even when the experimental sample was single-sexed, this kind of distribution was maintained. It suggests that non-sexual interactions intervened in the observed aggregated distributions.

3.2. Dispersal experiments

We found a large variability in dispersal activity between replicates. This over-variability was displayed under the hypothesis of independent dispersal between individuals with nine experimental points out of 19 (47 %) being beyond the estimated 95 % confidence interval around the mean (figure 3, A). Between replicates, variation was correlated neither to variations in the number of flies placed in the experimental device, nor to variations in the sex-ratio (defined by number of males divided by number of females) of the experimental sample (multiple regression analysis, $F_{2, 16} = 0,194$, $P = 0,826$, numbers of flies ranging from 70 to 500, conditions of low competition for space according to [29] and [31], sex-ratio ranging from 0,5 to 2).

The results of the spatial distribution analysis, and some recent studies on intra-population pheromonal communi-

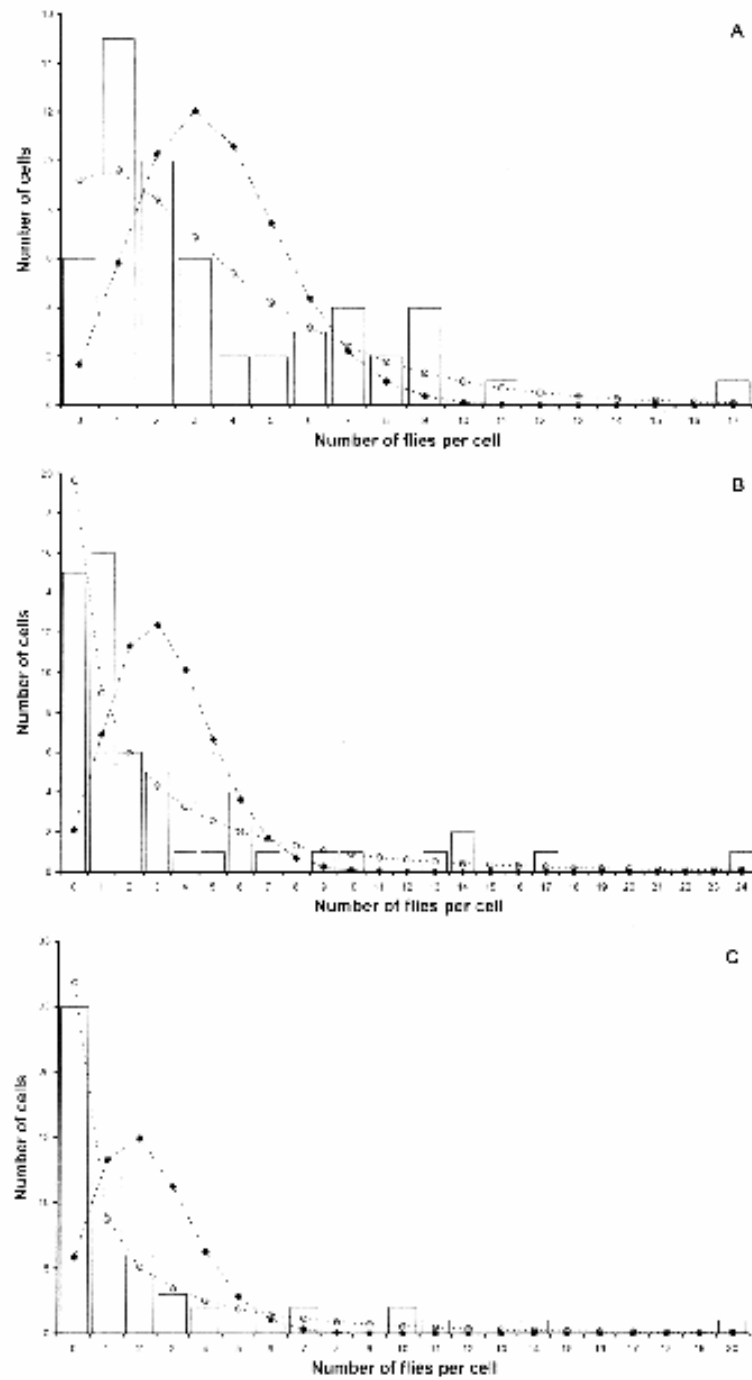


Figure 2. Example of observed (histogram), theoretical Poisson (\bullet), and negative binomial (\circ) distributions of the number of individuals per cell
 A. Mixed population (Poisson distribution: $\lambda = 1.52$; negative binomial distribution: $m = 1.52$ $k = 1.49$).
 B. Females only (Poisson distribution: $\lambda = 3.29$; negative binomial distribution: $m = 3.29$ $k = 0.681$).
 C. Males only (Poisson distribution: $\lambda = 2.25$; negative binomial distribution: $m = 2.25$ $k = 0.102$).

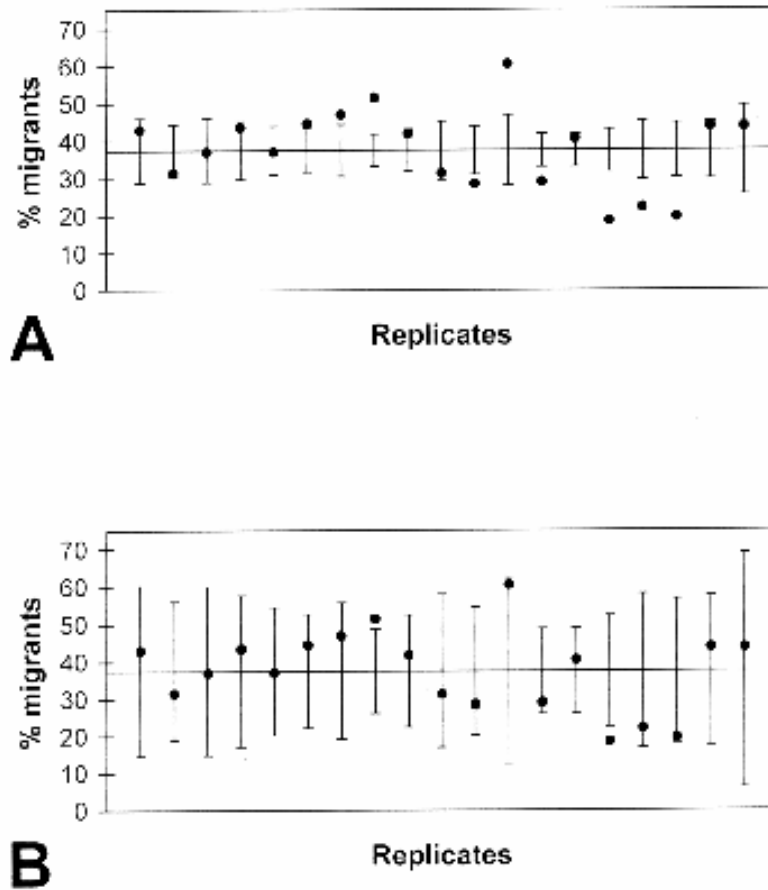


Figure 3. Percentages of migrants recorded in 19 real cages.
 A. Confidence intervals calculated under the hypothesis of independent individuals.
 B. Confidence intervals calculated under the hypothesis of movement by groups of seven flies.

cation in *D. melanogaster* [36] suggest that one cause of that overdispersion could be non-independent behaviour of animals submitted to the dispersal tests. Statistically, this hypothesis can be assimilated to group movements. By testing increasing theoretical group sizes from two to sixteen flies on this data set, we found that a group size of seven (figure 3.B) is sufficient to explain most (i.e. 77.8 %) of the extra variability in our results. With a theoretical group size of six flies there were still three experimental points out of the confidence intervals, but only two (i.e. less than 11 %) for group sizes of seven up to ten flies, one for group size of eleven, five and none for group size of twelve or more flies (figure 4). Therefore, seven individuals per group appeared to be an optimal solution.

We should point out that the exact number of individuals per group was not the study parameter, and this number is only a statistical indication of the mean size of supposed groups. In reality, these groups may only be

some kind of fluctuating aggregates varying both in size and in composition. Nonetheless, our experiments suggest that individuals did not disperse independently, but kept an aggregated structure during dispersal movements.

Original data are available on request by e-mail to the corresponding author.

4. Discussion

Our results suggest that mature adult flies do not behave independently but are related by some kind of attractive interactions, which are not only due to sexual interactions. Such interactions seem to play a role in dispersal behaviour.

In *D. melanogaster* mixed populations, the observation of aggregated distributions was suggested more than 20 years ago by Navarro and del Solar [24]. One main

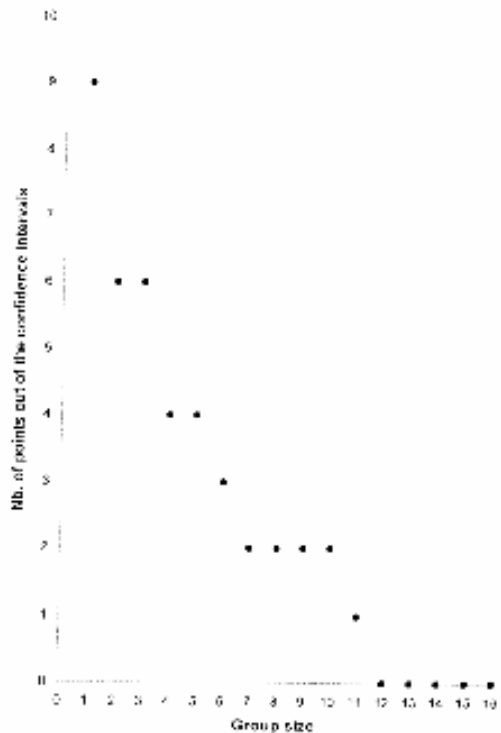


Figure 4. Number of points situated out of the confidence intervals around the mean, depending on group size.

pheromone responsible for social aggregation and some sexual behaviours have been studied, and the chemical compound (cis-vaccenyl acetate) involved has been identified [37]. However, there are some controversies concerning its exact roles in natural populations (see [13], and [36] for reviews). One can certainly imagine that some other ways of communication between individuals exist with *D. melanogaster* populations. For example, the role of male wing flapping, producing auditory stimuli during courtship behaviour is well known [36]. Together with visual and chemical signals differing from pheromones, these signals could be some possible ways of communication between individuals.

References

[1] Cohen J., Massot M., Lecointre J., Sordani C., de Haippen M., Balleu E. Determinants of dispersal behavior: the common lizard as a case of study. In: Metz J.J., Bawa F.R. (Eds.), *Evary Ecology: Theoretical and Experimental Approaches*. Princeton University Press, Princeton, 1994, pp. 33–49.

[2] Ferrero K., Bellthor J.R., Olivieri I., Kvarnemo S. Evolving dispersal: where to go next? *Tree* 15 (2000) 5–7.

Whatever the proximal causes, the inter-individual relationships observed here, and more especially their implications for dispersal may have important consequences from an evolutionary point of view. If individuals do not disperse independently but as aggregates, it would mean that they should arrive at a new micro-habitat in small groups. This would imply that flies dispersing from a patch to another will still be in competition between kin, or at least between individuals with the same genetic background, on this new site. But arriving as a group on an empty site can also be advantageous: female fecundity may be higher because of group facilitation in egg-laying (furthermore, the optimal egg-laying is obtained for groups of about five to seven females, [39], which is comparable to the group size estimated from our experiments), and higher probability of finding a mate. Arriving as a group on a new empty micro-habitat can also be very positive for the individuals if there is some kind of local resource enhancement induced by the presence of conspecifics. This seems to be the case for *D. melanogaster*. Hence, determining the cost-benefit balance in this case is rather involved.

The effect of non-independent dispersal of *D. melanogaster*, inflating the variability between replicates, may explain some of the surprising published results. Some authors find a high variability between replicates [12], comparable to the one we found, or a difference in dispersal of identical flies, if they are considered alone or within a group of flies [11].

The effect of abiotic environmental factors on dispersal has been previously well studied (for a review, see [40]). However, our results underline the role of biotic environmental factors on the determination of dispersal. Hence, we suggest that 'conditional dispersal' models, which are increasingly used by ecologists today [41, 42], should account for such behavioural patterns. We now need to specify which cues are taken into account by individuals when they chose their micro-habitat at the end of the dispersal movements.

Acknowledgements. We thank M. Ceylan for helpful technical assistance and É. Gomariz Zilber for having collected the flies in Nîmes. We are grateful to Y. Michalakis for his helpful comments on a previous version of this manuscript.

[3] Cohen J., Harshbarger F., Nichols J., Doherty A.A. *Dispersal: Individuals, Populations and Communities*. Oxford University Press, Oxford, 2001.

[4] Begon M., Harper J.L., Townsend L.R., *Ecology*. Blackwell Science, Oxford, 1996.

[5] Timofeev-Resovskiy N.W., Timofeev-Resovskiy E.A., *Populations genétique et recherche en Drosophilid*. Z. Indukt. Abstamm. Vererb. 79 (1940) 28–43.

[6] Walker B., *Observations on the microdispersion of D. melanogaster*. In: Leitch M. G., Stern W.C. (Eds.), *Essays in Evolution and Genetics in the Honor of Theodosius Dobzhansky*. Appleton-Century-Crofts, New York, 1971, pp. 481–509.

- [7] McKendrick A.M., The distribution of viscous populations of *Drosophila melanogaster* and *D. obscura* during winter and non-winter periods, *Oecologia* 15 (1974) 1–16.
- [8] Yoninger A.E., Warner R.M., Flight distance in *Drosophila* determined with radioactive anastrophus, *Ecol. Evolut.* 14 (1961) 423–426.
- [9] Coyle L.A., Milstead E., Long distance migration of *Drosophila*, *Am. Nat.* 120 (1962) 79–82.
- [10] Narise T., Studies on competition in plants and animals. X. Genetic variability of migratory activity in natural populations of *Drosophila melanogaster*, *Ann. J. Genet.* 37 (1962) 431–461.
- [11] Fung A.M., Attempts to select for spontaneous activity in *Drosophila melanogaster*, *Anim. Behav.* 11 (1963) 369–373.
- [12] Connors K., locomotor activity in *Drosophila* selected for active and inactive strains, *Anim. Behav.* 14 (1966) 444–449.
- [13] Sawai K.I., Narise T., Hiraizumi Y., Igama S.Y., Studies on competition in plants and animals. X. Experimental studies on migration in *Drosophila melanogaster*, *Evolution* 12 (1958) 94–101.
- [14] McDunnald L., Parsons P.A., Dispersal activities of the sibling species *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*, *Behav. Genet.* 3 (1974) 293–301.
- [15] Van Dijken E.R., Schurke W., Divergent selection on locomotor activity in *Drosophila melanogaster*. I. Selection response, *Behav. Genet.* 9 (1979) 544–553.
- [16] McGuire J.U., Brindley L.A., Janzen R.A., The distribution of European cornborer larvae *Pyrausta nubilalis* Hübner in field corn, *Biometrics* 13 (1957) 65–70.
- [17] Hitch M.C., Cheng L., Feheme J.L., Distribution and environmental synchronization of the marine insect, *Halobates robustus*, in the Galapagos islands, *Proc. R. Soc. Lond., B Biol. Sci.* 204 (1979) 53–52.
- [18] Milam T., Takahashi R.M., Steward R.L., Estimation of absolute number of drosophila nymph *B. morata*, *Chenopodiaceae* by dipper sampling in California rice fields with seasonal, spatial distribution and vegetation association, *J. Agr. Mosq. Control Assoc.* 9 (1996) 490–495.
- [19] Franzschini K., Cannavacciale M., Borel F., A geostatistical analysis of the spatial distribution of *Aedes parviteles* (Diptera, Ceratopoda) in a woodland, *Luz. J. Sci. Biol.* 35 (1997) 117–122.
- [20] Anscombe F.J., The statistical analysis of insect counts based on the Negative Binomial distribution, *Biometrics* 1 (1945) 165–173.
- [21] Evans D.A., Experimental evidence concerning contagious distributions in ecology, *Biometrika* 46 (1952) 166–210.
- [22] Gësim L., Modèles de répartition spatiale en écologie animale, *Bom. Praxim.* 11 (1970) 124–130.
- [23] Coyle N.W., Spatial point patterns: Statistics for Spatial Data, Wiley-Interscience, New York, 1991.
- [24] Nayaon J., del Solar L., Pattern of spatial distribution in *Drosophila melanogaster*, *Behav. Genet.* 5 (1975) 9–16.
- [25] Davis G.R., Allerman R., Van Henevange J., Cohen N., Locomotor egg-abort factors, in: Ashburner M., Carson F.L., Thompson J.N. Jr (Eds.), *The Genetics and Biology of Drosophila*, Vol. 5, Academic Press, New York, 1983, pp. 105–170.
- [26] David L., Pure courtative du développement de la drosophile *Drosophila melanogaster*, *Bull. Biol. Fr. Belg.* 93 (1959) 472–505.
- [27] Boniger L., Sur la courbe d'hétérozygotie des populations naturelles de *Drosophila melanogaster* et son maintien par la sélection naturelle, *Bull. Biol. Fr. Belg.* 106 (1962) 3–22.
- [28] Ashburner M., *Drosophila*, A Laboratory Handbook, Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, 1919.
- [29] L'Héritier P., Tessier G., Élimination des formes mutantes dans les populations de drosophiles: cas des drosophiles *lecontei*, *C. R. Acad. Sci. Paris* 124 (1933) 443–449.
- [30] David L., Recherche sur la composition des populations de *Drosophila* de la région de Makoko (Congo), activité isochromale au cours de la répartition des espèces, *Biologica belgica* 107 (1971) 67–69.
- [31] Ripley B.D., *Spatial Statistics*, John Wiley & Sons, New York, 1976.
- [32] Johnson N.A., *A Course in Theoretical Statistics*, Griffin, London, 1960.
- [33] Bliss C.I., Fisher R.A., Fitting the negative binomial distribution to biological data, *Biometrics* 9 (1953) 176–200.
- [34] Cox D.R., Snell E.J., *Analysis of Binary Data*, Chapman and Hall, London, 1989.
- [35] Jøvet H., *Analyse spatiale quantitative, une introduction*, Flammarion, Paris, 1993.
- [36] Gersner J.B., Coulard, Oguma N., Dillon J.M., Pheromones, the fruit fly's perfume garden, in: Short R.V., Balduf F. (Eds.), *The Differences Between the Sexes*, Cambridge University Press, Cambridge, 1994, pp. 363–378.
- [37] Benish K.I., Schirra A.M., Jackson L.L., Cis-*trans*-acetylacetate as an aggregation pheromone in *Drosophila melanogaster*, *J. Chem. Ecol.* 11 (1985) 1747–1756.
- [38] Ashburner M., *Pheromones and Insectometry*, *Drosophila*, A Laboratory Handbook, Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, 1989.
- [39] Wirtle J., Influence du groupement sur la vitellogenèse et la ponte de *Drosophila melanogaster*, différence de réaction entre les femelles vierges et les femelles mères, *C. R. Acad. Sci. Paris* 271 (1970) 1015–1018.
- [40] Grossfeld J., Dispersal activity, in: Ashburner M., Wright T.R.H. (Eds.), *The Genetics and Biology of Drosophila*, Academic Press, San Diego, 1978, pp. 67–74.
- [41] Park M.A., Holt R.D., The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environment, *Am. Nat.* 140 (1992) 1010–1027.
- [42] Leme J.Y., Helichur S., Clabert J., Hochberg M.F., The evolution of dispersal in a two-patch system: some consequences of differences between migrants and residents, *Ecol. Ecol. Evol.* 11 (1997) 613–624.

2. Conclusion

Nous avons mis en évidence l'existence de relations interindividuelles induisant une non-indépendance des individus au cours des mouvements de dispersion. Outre les conséquences que cela implique en termes écologiques, ce fait présente aussi d'importantes implications pour la suite de notre étude.

En effet, comme nous l'avons vu ici, l'existence de ces relations induit une grande variabilité au niveau des données obtenues expérimentalement, ce qui complique l'analyse statistique des données. Cependant, la connaissance de la cause de cette variabilité légitime l'utilisation de méthodes permettant de s'en affranchir (SAS, 1999).

III. Indices pris en compte lors du choix de l'habitat : le rôle des congénères et des micro-organismes

III. Indices pris en compte lors du choix de l'habitat : le rôle des congénères et des micro-organismes	52
1. « Conspecific attraction and local resource enhancement in <i>Drosophila melanogaster</i> »	56
1.1 Introduction	57
1.2 Materials and Methods	59
1.3 Results	69
1.4 Discussion	71
1.5 Acknowledgements.	75
1.6 References.	75
2. Ubiquité des micro-organismes en tant qu'indices de la qualité de l'habitat	85
2.1 Matériels et méthodes	86
2.2 Analyse	87
2.3 Résultats	87
3. Effet des micro-organismes sur le pH des fruits	89
3.1 Matériels et méthodes	89
3.2 Résultats	90
4. Conclusion	91



La qualité d'un milieu va conditionner la valeur sélective des individus s'y trouvant. En particulier, pour le site d'oviposition, chez la drosophile, la qualité du milieu va conditionner la valeur sélective des descendants, et par conséquent la valeur sélective des parents. On peut donc s'attendre à ce que les sites d'oviposition ne soient pas choisis au hasard, et que les préférences observées reflètent la qualité des différents sites (Thompson, 1988).

Le milieu de vie naturel de *D. melanogaster* est constitué de sites dont l'évolution temporelle est **prédictible** : après contamination par des micro-organismes, la pourriture se développe et envahit progressivement tout le fruit. Après une première contamination sur un fruit blessé, ce processus est quasiment inéluctable (Morais *et al.*, 1995). Le cas de la drosophile peut donc être comparé à celui des nombreuses espèces qui exploitent des ressources dont la qualité varie selon une succession temporelle. Dans ce cas, l'état d'un habitat à un instant donné fournit une information fiable sur la qualité de l'habitat dans le futur. Cependant, l'information concernant la qualité réelle du milieu à un instant donné n'est habituellement pas accessible directement. Les individus utilisent alors différents indices indirects de la qualité du milieu afin de sélectionner leur habitat.

On connaît ainsi de nombreux exemples pour lesquels des facteurs abiotiques du milieu (température, luminosité, humidité) sont pris en compte par les individus lors de la sélection du site de reproduction (Taylor, 1987). Dans d'autres cas, c'est l'abondance d'autres espèces qui est utilisée pour effectuer ce choix (Lambrechts, 1997, Stamps, 2001). Enfin, il a été montré plus récemment que c'était parfois les congénères eux-mêmes qui étaient utilisés comme indices de la qualité du milieu. Ce système, appelé « **conspecific cueing** », a été observé chez certaines espèces d'oiseaux (hirondelles : Shields *et al.*, 1988), ou certains lézards (Stamps, 1988). Plus précisément, chez la mouette *Rissa tridactyla*, c'est le succès reproductif local des congénères qui est utilisé comme indice indirect de la qualité du milieu lors de la prospection qui précède le choix du site de reproduction (Danchin et Wagner, 1997, Boulinier et Danchin, 1997, Danchin *et al.*, 1998). Si l'utilisation des

caractéristiques ou de l'abondance des congénères fournit un indice honnête de la qualité du milieu, le choix d'un site où des congénères sont déjà présents entraîne aussi une augmentation de la compétition intra-spécifique. La sélection d'un tel comportement va dépendre du bilan entre ce coût et les bénéfices associés par ailleurs à cette stratégie.

L'utilisation de modèles démographiques a montré que plusieurs facteurs influencent l'issue de ce bilan coûts-bénéfices. Tout d'abord, la **variabilité temporelle de la qualité de l'habitat** va intervenir. En effet, en cas de forte variabilité temporelle non prédictible, la présence et les caractéristiques des congénères à un instant donné ne constituent plus un bon indice de la qualité de l'habitat dans le futur (Boulinier et Danchin, 1997). Ensuite, la **possibilité de repousser la période de reproduction** dans le temps, permettant ainsi l'existence d'une phase de prospection, favorise la sélection d'un comportement de choix de l'habitat fondé sur les indices apportés par les congénères. Ainsi, chez les oiseaux, la sélection de ce type de stratégie n'est possible que chez les espèces à durée de vie longue, par opposition aux espèces à durée de vie courte (Boulinier et Danchin, 1997, Doligez et *al.*, soumis). Il reste à vérifier que cette prédiction peut être éventuellement étendue à d'autres phylums.

D. melanogaster peut être considérée comme une espèce à cycle de vie court : la durée de vie imaginale est de l'ordre de 5 jours sur le terrain (Rosewell et Shorrocks, 1987). La transposition à cette espèce de la prédiction reliant durée du cycle de vie et stratégie de choix de l'habitat conduit donc à supposer que la stratégie de choix de l'habitat sélectionnée ici serait une stratégie « au hasard ». Cependant, il convient de nuancer cette appréciation. En effet, malgré la courte durée de vie imaginale, il a été montré que les femelles de *D. melanogaster*, placées sur un milieu qui ne leur convient pas, peuvent s'abstenir de toute ponte ou au moins pondre très peu, jusqu'à ce qu'elles soient placées à nouveau dans des conditions favorables (David, 1970). Les drosophiles sont donc capables de repousser leur période de reproduction dans le temps. Cela représente une possibilité pour l'existence d'une stratégie de sélection de l'habitat fondée sur les indices fournis par les congénères. Les

études expérimentales réalisées sur *D. melanogaster* apportent par ailleurs des arguments en faveur de l'existence de telles stratégies (voir Introduction).

Il nous est donc apparu nécessaire de déterminer quels étaient les indices pris en compte par *D. melanogaster* lors de la sélection du site d'oviposition, et en particulier si des indices liés aux congénères intervenaient dans ce processus. Pour cela, nous avons utilisé conjointement modélisation et expérimentation. Tout d'abord, nous avons construit, pour une population de *D. melanogaster* exploitant des fruits pourris, un **modèle démographique** prenant en compte les **stratégies de sélection de l'habitat**.

Ce modèle nous a permis de rechercher les stratégies de choix de l'habitat évolutivement stables (*ESS*). Nous avons pour cela choisi de tester la stratégie de choix « au hasard » (pas de critère de sélection de l'habitat), ainsi que 3 stratégies basées sur les indices fournis par les congénères, et une stratégie correspondant à l'évitement des fruits « perdus » (c'est à dire qui vont disparaître au temps suivant).

Parallèlement, nous avons mené des **expérimentations** afin d'étudier la sélection du site de reproduction chez *D. melanogaster*. Le rôle des **congénères** et des **indices qui leur sont liés**, en particulier les **micro-organismes** qu'ils véhiculent, a été tout spécialement étudié.

Enfin, nous avons testé expérimentalement l'hypothèse d'un lien entre la **présence d'indices fournis par les congénères** et la **qualité de l'habitat**. Cette hypothèse a été introduite dans le modèle, et nous avons étudié ses effets sur les prédictions fournies.

Compte tenu de l'importance des micro-organismes dégagée lors de cette étude, nous avons précisé expérimentalement leur **spécificité** éventuelle vis à vis d'une souche particulière de *D. melanogaster* et de l'espèce *D. melanogaster* elle-même. Puis nous avons étudié leur effet sur une des **caractéristiques chimiques** des fruits auxquels ils sont inoculés : le pH.

1. « *Conspecific attraction and local resource enhancement in Drosophila melanogaster* »

Manuscrit soumis (Proceedings of the Royal Society, B).

Lefranc^{1,3}, A., Michalakis^{1,2}, Y., Thomas-Orillard¹, M. and Clobert¹, J.

¹ Laboratoire Fonctionnement et Evolution des Systèmes Ecologiques, UMR 7625

Université Pierre et Marie Curie, 7 Quai St Bernard, Case 237, F-75252 Paris Cedex 05.

² Present adress: Centre d'Etudes sur le Polymorphisme des Microorganismes, UMR 9926, IRD, 911 Avenue Agropolis, B.P. 5045, F-34032 Montpellier Cedex 1

³ Corresponding author: Agnes.Lefranc@snv.jussieu.fr

Running headline: Habitat selection in Drosophila melanogaster.

Abstract

We used theoretical (search of Evolutionarily Stable Strategies) and experimental approaches in order to specify the cues used by Drosophila melanogaster for the selection of their oviposition site. We concentrated on the possible cueing effect of micro-organisms carried by Drosophila and on their effect on the carrying capacity of habitats. We experimentally showed that both effects occurred. Theoretical work showed that the combination of these two roles led to an evolutionarily stable strategy. The possible implications of these facts are discussed.

Key words

Habitat selection, Evolutionarily Stable Strategies, conspecific cueing.

1.1 Introduction

For most species, the choice of reproduction site and timing is very important, as they strongly condition the individual fitness. One of the key processes involved in habitat choice is the assessment of habitat quality. Indeed, habitat quality usually varies both spatially and temporally. As the information on actual habitat quality is usually not directly available, individuals often use indirect cues of habitat suitability. For example, tits use the abundance of leaves as a cue of the future abundance and timing of caterpillar production, and adjust accordingly their reproductive investment and timing, (Lambrechts *et al.*, 1997). The kitiwake uses conspecific reproductive success as a cue of habitat quality (Danchin and Wagner, 1997). In this last case, conspecifics themselves are used as a cue. This is also the case for some other species like lizards (Stamps, 1988) or swallows (Shields *et al.*, 1988). The presence of conspecifics indicates that the site is suitable for reproduction. However, the presence of conspecifics also results in increased intra-specific competition. The evolution of such behaviour based on conspecific cueing is hence certainly dependent on the balance between these two antagonistic forces. In particular, it will depend on the opportunity the species has to delay reproduction. An illustration of this last point is that in some cases (e.g. birds), a theoretical model showed that the habitat choice strategy selected when the species is short-lived is not conspecific based, but a random one, whereas it is the contrary when the species is long-lived (Boulinier and Danchin, 1997, Danchin *et al.*, 2000). In this manuscript, we test this prediction (selection of a random strategy of habitat choice) in a short lived species such as *Drosophila melanogaster* (average adult lifespan of 5 days, Rosewell and Shorrocks, 1987). As for most insects, the choice of an oviposition site made by females *D. melanogaster* conditions the environment where larval development will take place, i.e. the period when most competition occurs in this species (Beaver, 1977). One would therefore expect the oviposition site choice behaviour to be under strong selection, as it directly influences the survival of the offspring, and hence the fitness of the parents. Previous laboratory experiments showed

that D. melanogaster females selected oviposition sites on various parameters: texture of the medium (David, 1970), nature of the medium itself (Hoffman, 1985). Even more surprisingly, some authors have shown positive effects of female aggregation (Palomino and del Solar, 1967, Sokolowski, 1983), and negative effects of traces of larvae in the medium (del Solar and Palomino, 1966) and of the presence of eggs (Chess and Ringo, 1985). All these results appear in contradiction with the speculation that a random choice strategy with respect to the presence of conspecifics should be selected in short lived species. In order to study the causes of this discrepancy, we first constructed a demographic model of D. melanogaster populations living on decaying fruits. D. melanogaster in the field exploit resources such as fallen fruits (Shorrocks, 1982), that can be considered as small patches of decaying organic matter varying in quality both spatially and temporally (Beaver, 1977). This situation can be seen as a particular case of the more general situation of animals exploiting habitats whose carrying capacity is varying temporally in a successional way. Here, the temporal variations are explicitly due to fruit aging and decay, but this situation can be extended to many other kinds of habitat.

This model allowed us to test the evolutionary stability of various strategies of habitat choice. We tested a random strategy, three strategies based on social cueing (attraction or aversion) at various life-stages (adult or larvae), and a strategy corresponding to the avoidance of “dead-end” sites (i.e. sites that are going to disappear together with the eggs that they are carrying). In parallel, we designed laboratory experiments that allowed us to study the effect of conspecifics from various life-stages on habitat choice in D. melanogaster.

Flies of the Drosophila genus are generally known to feed on microorganisms, (Begon, 1982, Kearney, 1982) and to transport some of them (Gilbert, 1980, Morais et al., 1992, Morais et al., 1995, Basset et al., 2000, Gravot, 2000). More precisely, D. melanogaster was shown to be a massive source of inoculation of microorganisms onto fruits (Janizewicz et al., 1999, Mortimer and Polsinelli, 1999, Gravot, 2000). Moreover, these microorganisms seem to have a beneficial effect on larval survival of D. melanogaster, (Kearney, 1982, Chess and Ringo,

1985). This group of observations led us to modify the model in order to take into account the possibility that development of micro-organisms carried by flies enhances fruit decay and hence habitat quality. This last hypothesis was also tested experimentally. Experiments were also conducted to precise the role of microorganisms in the observed patterns of habitat choice.

1.2 Materials and Methods

We focused mainly on the role of conspecifics. We first examine attraction towards specific stages of the life cycle and proximal causes of this attraction theoretically and experimentally. We then compare the results obtained experimentally and those obtained from the models.

1.2.1 Model

We used discrete-time demographic models because they are well adapted to describe the Drosophila life cycle under temperate conditions (Shorrocks and Charlesworth, 1980, Thomas-Orillard and Legendre, 1996).

The model included the life-cycle of the fruit flies and the life cycle of the fruits on which flies oviposit. The life cycle of the fruits corresponded to the situation where some fruits fall from a tree and stay on the ground, decaying progressively. At each stage of this decay process, Drosophila can lay eggs on the fruits. The larvae emerging from the eggs will then forage through the flesh of the fruit, and finally pupate on the surface of the fruit.

In all following explanations i indicates the age of the fruit (and hence the stage of the decay process), and j indicates, for each age, whether the fruit was previously chosen for egg laying or not ($1 \leq j \leq 2^i$). $F_{i,j}$ is then the number of fruits of the i, j kind (Fig. 1B), and $O_{i,j}$ and $P_{i,j}$ the numbers of eggs and pupae on fruits of the i, j kind (Fig. 1A). The carrying capacity of the fruit will vary according to the age (decay stage) of the fruit and to the previous events in the fruit history (chosen or not for egg laying). We hence defined a carrying capacity for each kind of fruit, $K_{i,j}$.

1.2.1.1 *Drosophila* life-cycle:

The *Drosophila* life cycle was modelled using an age based 3-stages life cycle, with 5-days time steps. The three stages were egg, pupae and imago. The transition parameters were influenced by survival and/or fecundity parameters (Fig. 1A).

The transition parameter corresponding to egg-to-pupae survival was a density

dependent Ricker survival rate: $S_{i,j}(t) = r \times e^{\frac{-r \times O_{i,j}(t)}{K_{i,j}(t)}}$, where $S_{i,j}(t)$ is the survival rate on fruits i,j from time t to $t+1$ and r is the maximum survival rate. We decided to determine a minimal survival: if $O_{i,j}(t) \geq 2$, $S_{i,j}(t) \geq \frac{2}{O_{i,j}(t)}$, because experimental observations showed that

even in very overcrowded cultures, a few flies always emerged (Lefranc and Bundgaard, 2000).

We also defined a pupae-to-adult survival sp , and an adult mortality m , both considered constant.

The fecundity parameter fec was defined as the number of eggs laid during 5 days per couple. The total number of eggs laid on fruits of the type i,j at time $t+1$ was then:

$$O_{i,j}(t+1) = \frac{F_{i,j}(t)}{\sum_{\text{chosen fruits}} F_{i,j}(t)} \times fec \times (1-m) \times \frac{I(t)}{2} \quad (\text{A}),$$

where $I(t)$ is the number of imagos at time t . This last formula implicitly supposes that the sex-ratio of the *Drosophila* population was constant and equal to 0.5. This seems quite realistic because it has been shown experimentally that the sex ratio in *D. melanogaster* populations was balanced and unaffected by the intensity of intra-specific competition during larval stages (Rodriguez, 1989). All these parameters were included in a matrix. They were estimated through measures previously made in the laboratory (Thomas-Orillard and Legendre, 1996).

1.2.1.2 Fruits life cycle:

Simultaneously to the Drosophila population dynamics, we modelled the cycle of fruits available for egg laying. We supposed that there was a production of fruits allowing to keep the number of fruits in the population constant. The fruit population was also age-structured, with a 5-days time step between each decay stage and a lifetime of 4 time steps. The values for the time-step and the lifetime length were based on personal observations of fruit decay in orchards and in order to synchronise both cycles. At each time step, fruits can be either chosen or not for egg laying (Fig. 1B). We hence defined a “choice parameter” $c_{i,j}$ for each kind of fruit. More precisely, this means that among $F_{i,j}(t)$ fruits at time t , $c_{i,j}(t) \times F_{i,j}(t)$ are going to receive some eggs at time $t+1$, and $(1-c_{i,j}(t)) \times F_{i,j}(t)$ are not going to receive some eggs. These parameters were included in a 30x30 matrix.

1.2.1.3 Fruits carrying capacity:

Carrying capacities differed according to the age of the fruit and to the previous events in the fruit history (chosen or not for egg laying). The general relation for these carrying capacities is: $K_{i+1,k}(t+1)=[K_{i,j}(t)+(effect\ of\ natural\ ageing\ of\ the\ fruit)-(effect\ of\ larvae\ that\ developed\ on\ the\ fruit\ from\ t\ to\ t+1)+(effect\ of\ micro-organisms\ carried\ by\ Drosophila\ and\ inoculated\ on\ the\ fruit\ at\ time\ t)] \times (c_{i,j}(t)\ or\ 1-c_{i,j}(t))$. Of course, the presence of the two last terms of the sum depends on whether the fruits were previously chosen or not for egg laying. The initialisation of this recursion was made by setting the value of $K_{0,1}$ to a numerical value corresponding to the carrying capacity of newly fallen fruits.

The effect of the natural ageing of the fruits was obtained by $F_{i,j} v_i$, where v_i is an evaluation of the modification per fruit of the carrying capacity due to natural ageing from a fruit $F_{i,j}$ to a fruit $F_{i+1,k}$. The effect of larvae was equal to the number of larvae that developed on the fruits multiplied by the mean effect of one larva, *larvae*: $S_{i,j}(t) \times O_{i,j}(t) \times larvae$. The effect of the microorganisms inoculated by Drosophila during egg laying was calculated by:

$$F_{i,j}(t) \times micro_{i,j} \times \left(1 - e^{\frac{-2 \times O_{i,j}(t)}{fec}} \right), \text{ where } micro_{i,j} \text{ is the maximal possible effect}$$

of microorganisms on a fruit i,j . The parameter $micro_{i,j}$ can be either positive or negative (in this last case, it is in fact a minimal value), as we supposed that, depending on the age of the fruit, the effect of micro-organisms could be either an enhancement or a degradation of the fruit's carrying capacity.

1.2.1.4 Coupling the two cycles:

The carrying capacity, through the Ricker density dependent survival rate and the "choice parameter" were the links between the dynamics of the populations of Drosophila and of the population of fruits.

1.2.1.5 Strategies of habitat choice and the choice parameter:

We wanted to test various strategies of choice of the oviposition site, especially some based on conspecific cueing. These various strategies resulted in modifications of the "choice parameter" in the cycle of the fruits.

The random choice strategy corresponded to the situation where all choice

parameters were equal to $1 - e^{\frac{-I}{\sum_{i=0}^3 \sum_{j=1}^{2^i} F_{i,j}}}$. This formula is based on the assumption that the number of flies laying eggs on a fruit is Poisson distributed.

Three kinds of strategies based on conspecific cueing were tested.

Two were based on conspecific attraction:

The first one corresponded to attraction for larval stages or scents of larvae: for fruits where larvae had previously developed (i.e. $1 \leq j \leq 2^i - 1$), the choice

parameter was hence equal to: $1 - e^{\frac{-I}{\sum_{i=0}^3 \sum_{j=1}^{2^i-1} F_{i,j}}}$, while for all other fruits ($F_{i,2^i}$) the choice parameter was set to 0.

The second corresponded to adult aggregation and/or attraction for eggs. We supposed that under this hypothesis, the distribution of adults among fruits followed a negative binomial distribution (Anscombe, 1949). In this case all

choice parameters were equal to $1 - \frac{1}{\left(1 + \left(I / \sum_{i=0}^3 \sum_{j=1}^{2^i} F_{i,j}\right) / \text{agreg}\right)^{\text{agreg}}}$, where

agreg is a parameter indicating the intensity of adult aggregation (aggregation increases as *agreg* decreases toward 0).

The last strategy based on conspecific cueing corresponded to an aversion for the larval stages or scents of larvae: for fruits that had been used for egg laying before (i.e. $1 \leq j \leq 2^i - 1$, see Fig. 1B), the choice parameter was set to 0, while for the other fruits (i.e. $j = 2^i$), the choice parameter was equal to:

$$1 - e^{\frac{-I}{\sum_{i=0}^3 F_{i,2^i}}}$$

The last strategy tested corresponded to the case where flies are supposed to be able to avoid “dead-end” sites, i.e. sites that are going to disappear together with the eggs and pupae that they are carrying (fruits at the last stage of their life, for which $i=3$). For all fruits, except for the ones of the last life stage, the

choice parameter was equal to: $1 - e^{\frac{-I}{\sum_{i=0}^2 \sum_{j=1}^{2^i} F_{i,j}}}$. For the F_{3j} fruits, the choice parameter was equal to 0.

For all these strategies, eggs are distributed among chosen fruits proportionally to the abundance of each kind of fruit, as shown in formula (A).

1.2.1.6 Finding the Evolutionarily Stable Strategies (ESS):

In order to search for ESS, we modelled the competition between two phenotypes of Drosophila, having two different strategies of oviposition site choice but sharing the same population of host fruits (sites available for oviposition). The competition for resources between the two strategies was during the egg-to-pupae stage, while larvae developed on the fruits.

We simulated the dynamics of two competing *Drosophila* phenotypes for 10000 time steps. A strategy was considered an ESS if this strategy was able to resist invasion by mutant strategies when a resident population had adopted it. We also checked if ESS were accessible by assessing the ability of a strategy to invade a resident one when introduced as a mutant. Initial vectors for both strategies were determined by stable age distributions. After initialisation, residents were ten times more numerous than mutants.

All choosing strategies were tested against the “random” strategy, in order to test the appropriateness, in the case of *Drosophila*, of the prediction about the advantage of random choice strategy in short lived species (Boulinier and Danchin, 1997, Danchin *et al.*, 2000). The strategy of choice based on conspecific attraction was tested against the “dead-end” avoidance strategy and the conspecific aversion strategy.

We simulated the competition between the two phenotypes with various costs associated to a choosing behaviour: cost in fecundity (i.e. fecundity reduced for the individuals presenting the choice strategy), and cost in mortality (i.e. adult mortality enhanced for individuals presenting the choice strategy). These costs were chosen because the existence of a choice strategy assumes that flies fly around to find a suitable habitat. Flight is associated to a cost in fecundity (Roff, 1977), and movements imply a greater vulnerability to predators. We also tested various values of the parameters, especially of $micro_{i,j}$. This parameter was set to 0 in a first set of simulations, and then we tested the effect of some modifications of its value on the issue of the competition between the two phenotypes.

All the models were implemented using the ULM software (Legendre and Clobert, 1995). With this software, it was also possible to study the dynamics of the different populations, determining their mean growth rate and the kind of dynamics followed (using spectral analysis).

1.2.2 Experiments

All experiments and mass cultures took place at 25°C, under an artificial daylight of 1500 lux, with a nycthemeral rhythm of 12:12 and R.H. around

75%. These conditions are usually considered as optimal for flies' locomotion activity (David *et al.*, 1983). For all the experiments, the axenic medium (David, 1959) was used as a basis, since it does not contain alcohol and living yeast. The flies (Nîmes strain, originating from larvae collected on rotting figs in Nîmes in September 1996) were maintained in the laboratory by mass culture (in 8 to 12 bottles) to avoid genetic drift (Boesiger, 1962).

1.2.2.1 Experimental Conditions:

Experimental flies emerging from the culture bottles were transferred to bottles containing fresh medium. Flies stayed there for 2-3 days.

In order to avoid stress due to transfer from the bottles to the experimental device, flies were anaesthetised in the bottles by freezing (20mn at -18°C) just before the experiment. Cold anaesthesia was retained because it allows quick recovery and avoids long-term behavioural modifications (Ashburner, 1989). However, because of quick recovery, we were not able to determine a priori the exact number of flies introduced in the experimental device. Flies were counted at the end of the experiment.

1.2.2.2 Preference tests:

We wanted to first test the effect of conspecifics on habitat choice, and secondly which specific cue the flies were attracted to. We used two-ways choice experiments in which two bottles were placed at each end of a box. The experimental device was made of transparent plastic boxes (49x21x28cm). It was placed various substances in the bottles (Fig. 2). Flies were placed in the centre of the box, and after 24h, bottles were closed. Flies within each bottle were counted and sexed.

1.2.2.2.1 *Testing for attractiveness of imagos:*

We prepared small glass bottles containing 2cm³ of axenic medium, closed by cheesecloth. In some of them, we introduced mature Nîmes flies (both males and females). These small bottles were then introduced in half pint milk bottles containing axenic medium. The preference test was conducted by

placing one bottle containing living flies and another containing no flies at each end of the plastic box.

1.2.2.2.2 Testing the effect of conspecifics-borne substances:

We decided to use solutions because it was the easiest way to prepare and separate the various compounds emitted or carried by flies: mainly excretion products, microorganisms and the products of their metabolism.

In order to test the preference of flies for these substances carried by conspecifics at various life stages; we prepared the following solutions:

(a) "Solution containing excretion products, metabolic products and microorganisms carried by adult and larval stages": 2g of axenic medium where flies had laid eggs, and where the first and second instars of larval development took place were homogenised in 6mL of sterile distilled water. This suspension was then centrifuged for 3 minutes (5000 r/min), in order to eliminate the big particles of medium. The supernatant was kept for further immediate treatment. This solution may also contain a small amount of cuticular pheromones, even if they are feebly soluble into water, due their chemical nature.

(b) "Solution containing micro-organisms carried externally by adults and other soluble products present on the cuticle": 2g of flies were anaesthetised and placed in 6mL of sterile water in a tube. The tube was then shaken for 2 minutes. The rinsing solution was taken and kept for further immediate treatment. This solution may also contain a small amount of cuticular pheromones, even if they are feebly soluble into water, due their chemical nature.

(c) "Solution containing micro-organisms carried internally by adults and various metabolic products": 2g of flies were anaesthetised by very light exposure to ether and then surface sterilised in 6mL of 70% ethanol, blotted on sterile paper, rinsed in 6mL of sterile water, blotted on paper and then crushed in 6mL of sterile water. The suspension obtained was then centrifuged for 3 minutes (5000 r/min), in order to eliminate the cuticle remains. The supernatant was kept for further immediate treatment. This solution may also

contain a small amount of pheromones, even if they are feebly soluble into water, due their chemical nature.

All these solutions were treated as follows:

Part of the solution was plated in half-pint milk bottles containing axenic medium (800 μ L per bottle). Another part was filtered through a 45nm Millipore element, in order to remove bacteria and yeast. We hence obtained from (a) a solution containing excretion and metabolic products from both adult and larval stages, from (b) a solution containing soluble products present on the cuticle and from (c) a solution containing adult metabolic products. Each of these sterile solutions was then plated in half-pint milk bottles containing axenic medium (800 μ L per bottle). Sterile water was also plated in some bottles (800 μ L per bottle). Bottles were then placed for incubation at 25°C for 5 days. After this time of incubation, we visually checked that there was a development of microbial colonies in bottles where the whole solution was plated, and that there was no colony in bottles plated with the sterile solution or with sterile water. The bottles were then ready to be used for the preference test.

First, in order to search for an eventual general effect of conspecifics-borne substances, a test was conducted by placing one bottle with whole (a) solution and one bottle with sterile water at each end of a plastic box.

In order to specify the nature and origin of attractive components, one bottle containing the whole (a), (b) or (c) solution, and one bottle containing the corresponding filtered solution were placed at each end of the transparent plastic box (Fig. 2).

1.2.2.3 Experimental contamination of fruits and effects on carrying capacity

We were able to cultivate the micro-organisms by plating 100 μ L of solution (a) on Petri dishes (\varnothing 10cm) containing axenic medium, and then successively plating a solution of the obtained colonies in new Petri dishes.

Apples were experimentally contaminated with these microorganisms. For this purpose, Granny-Smith apples were externally disinfected by immersion in 70% ethanol. They were then cut with a disinfected knife in four quarters.

Each of these quarters received the following treatment: it was cut into two parts, and the central part was removed in order to obtain a plane surface of flesh. One part received 100 μ L of a suspension of microorganisms, the other one received 100 μ L of sterile water (control). Each part was then individually placed in a disinfected glass bottle, closed by a stopper. They were then placed for incubation at 25°C for 4 days.

In order to study the effect of the development of microorganisms on larva-to-adult survival in controlled crowding conditions, we transferred 75 eggs on each part of apple, according to the method described in Gomariz-Zilber and Thomas-Orillard (1993). After 24h at 25°C, the eggs remaining were counted. The difference between 75 and the number of eggs remaining allowed us to know the exact number of first instar larvae being on each piece of apple.

After 14 days of incubation at 25°C, we counted the number of imagos emerging from each piece of apple. We could then calculate the larva-to-adult survival rate for each experimental condition.

1.2.3 Statistical analysis

We could not analyse the results of the preference experiments with a Chi-square test on flies' counts because, as in many behavioural studies, the between-replicates variation was too important to use this method. We hence used another approach. We considered each replicate as a Bernoulli trial, having two possible outcomes: obtaining more than 50% of the flies on a particular habitat or obtaining less than 50% of the flies on this habitat. We calculated, with the help of a Binomial law, the probability of obtaining the observed (or more) number of replicates over 50% under the null hypothesis of equiprobability of the two issues. If this probability was less than 0.05, we then rejected the null hypothesis and concluded on the existence of an attractive (or repulsive) effect of the habitat considered.

In order to test the existence of an effect of the sex ratio or of the population density on habitat choice, we used classical multiple regression analyses.

Simple Chi-square tests were used to analyse survival.

1.3 Results

1.3.1 Model

We first used a model where the carrying capacity of the fruit depended only on its age and on the amount of larvae that developed on it (i.e. $micro_{i,j}=0$). In this case, the only ESS strategy was to avoid «dead-ends» sites (Table 1). The strategy corresponding to attraction for larval stages disappears very quickly when placed in competition with any of the other strategies (Table 1). The random choice strategy hence seems to be an ESS when tested against conspecifics-cueing based strategies. This is in accordance with the prediction concerning short-lived species. Not surprisingly, these results are true for a large set of costs associated to the choice strategy (cost in fecundity from 0 to 30 eggs per couple in 5 days, and cost in adult mortality from 0 to 0.1).

We then introduced in the model the hypothesis that flies were carrying microorganisms, and that these microorganisms were modifying the carrying capacity of the fruits (i.e. $micro_{i,j}\neq 0$). When the modification of the carrying capacity due to flies-carried micro-organisms ($micro_{i,j}$) was large enough relatively to the fruit's initial carrying capacity (K_0) (i.e. $K_0 < 20$ and $micro_{i,j} > 800$), we observed that the strategy corresponding to preference for fruits on which flies had previously laid eggs, i.e. attraction for larvae (as mutant or resident) was able to coexist with all the other strategies (Table 2). As before, these results hold for a wide range of costs associated to a choice strategy. Through this range of costs, the issue of the competition does not change, but the kind of dynamics followed by both phenotypes can change, going from cycles to chaos as costs increased.

1.3.2 Preference tests

1.3.2.1 Attraction toward living imagos:

In eight replicates, a majority of flies selected bottles with imagos in 4 replicates, and a majority of flies selected bottles without imagos in 4 replicates. The probability of obtaining this result is 0.637, and therefore we could not reject the null hypothesis. We concluded that there was no attractive effect of living mature imagos.

1.3.2.2 Attractiveness of traces of adults and larvae:

Flies showed significant attraction for the bottle containing the whole solution (a) (i.e. mainly excretion products and micro-organisms carried by adult and larval stages) when opposed to sterile water (12 replicates, $p=2.10^{-4}<0.05$) (Fig. 3B). The between replicates variation was related neither to the variation in the number of flies placed in the experimental device, nor to the variation in the sex-ratio (multiple regression analysis, $F_{2,9}=0.578$, $p=0.581$, numbers of flies ranging from 50 to 280, sex-ratio ranging from 0.29 to 1.30).

1.3.2.3 Origin of the attractive effect:

When the whole solution (a) was opposed to the same filtered (without micro-organisms) solution, we observed again an attractive effect of the bottle containing the whole solution (Fig. 3C) (six replicates, $p<0.02$). We can therefore conclude that micro-organisms contained in the medium where some Drosophila have previously laid eggs and where larval development took place were dominant over Drosophila linked cues for the observed attractive effect.

We found the same results when solutions (b) (containing micro-organisms carried externally and soluble products present on the cuticle, see p.14) and (c) (containing micro-organisms carried internally by adults and various metabolic products, see p.14) were tested against their corresponding filtered solutions (containing the same compounds except micro-organisms) (Figs 3D and E). This indicated that D. melanogaster adults carry internally and externally some microorganisms that have an attractive effect on other flies.

1.3.3 *Experimental contamination of fruits and effects on carrying capacity*

Apple sections contaminated with micro-organisms obtained from the whole solution (a), showed a degradation of their flesh texture (rotting), simultaneous to the development of a brown coloration. These symptoms appeared first around the point of inoculation (during the first 96h of incubation, Fig. 4A), and then extended to the whole piece of apple. Apples contaminated with sterile water did not show these symptoms (Fig. 4B). Hence, this kind of rot can be considered specific of the microorganisms involved here.

Larval development appeared to be impossible on non-contaminated apples. We did not obtain any single imago from the six replicates corresponding to this situation (i.e. 450 eggs, which gave 391 first instar larvae). Results with contaminated apples were homogenous among replicates (six replicates, 450 eggs which gave 375 first instar larvae, $D^2=6.07$, $df=5$; $p=0.30$). In this situation, the mean larva-to-adult survival rate was equal to 0.69 ± 0.05 . These experimental results were consistent with the hypothesis introduced in the model of micro-organisms carried by flies and increasing markedly the carrying capacity of the fruits.

1.4 Discussion

Drosophila were attracted to a medium carrying traces of previous use by conspecifics. More precisely, this attraction was mainly due to micro-organisms carried by conspecifics. This strategy can be said to be an ESS only when the carrying capacity enhancement effect of these micro-organisms is taken into account. Our experiments showed that this carrying capacity enhancement effect occurs.

1.4.1 *Habitat choice and population dynamics.*

The results obtained with the model lead to a general discussion on population dynamics. When the effect of micro-organisms is not included in the model, we observed that in all cases the attractor of the population dynamics is a constant equilibrium. This can seem surprising because some experimental, Rodriguez (1989) and field (Gravot, 2000) work showed that Drosophila

populations did not seem to follow this kind of population dynamics. Nevertheless, in an experimental device reproducing the conditions of our first model (constant number of patches with regular renewal, and no possible effects of conspecific carried micro-organisms on the carrying capacity of the patches), L'Heritier and Teissier (1933) showed that the Drosophila population reached an equilibrium. When the model took into account the effect of micro-organisms that affect the carrying capacity, however, we observed that the dynamics followed by the populations were always cyclic or chaotic, whatever the habitat selection strategy. This may constitute another example of an ESS strategy where chaos or cycles are selected (Ferrière and Clobert, 1992, Ferrière and Gatto, 1993).

1.4.2 Micro-organisms and Drosophila.

The existence of tight relations between micro-organisms and Drosophila, including transport, inoculation and beneficial effects of micro-organisms has been already suggested in many studies (Gilbert, 1980, Begon, 1982, Kearney, 1982, Chess and Ringo, 1985, Janizewicz et al., 1999, Mortimer and Polsinelli, 1999, Gravot, 2000). The Drosophila-yeast interactions have even been proposed to be one of the factors explaining the diversity of Drosophila species coexisting in the same habitat, as a function of differential preferences for different micro-organisms (Begon, 1982). This has been shown for some species (for the virilis and repleta subgenus, Starmer, 1981; for rain forest Drosophila, Morais et al., 1992; Morais et al., 1995). The problem seems more complex for temperate species like D. melanogaster and its sibling species D. simulans. Because these are human-associated species that breed on many different substrates (Atkinson and Shorrocks, 1977), they are probably generalist (Begon, 1982). However, the coexistence between two or more species can also be explained by the existence of many localised and divided resource patches and intraspecific attraction, (Atkinson and Shorrocks, 1981).

1.4.3 Carrying capacity enhancement and habitat selection.

When the carrying capacity was not enhanced in a significant way by a fly visiting the fruit, a random choice strategy always won when placed in

competition with any conspecific cueing based strategy, confirming that when animals do not modify the quality of their habitats, random choice strategy was selected for a short-lived species. On the opposite, we experimentally observed an attraction toward conspecific of different stages in D. melanogaster.

Others authors have also found some conspecific attraction in D. melanogaster, especially with respect to adults (Palomino and del Solar, 1967, Sokolowski, 1983). Some authors attribute this behaviour to pheromones emitted by the adult (Bartelt et al., 1985). Indeed, adults should be attractive, because they represent potential mates and a cue of habitat suitability. In this scenario, we should have expected that the attractive effect decreases with earlier stages such as the larvae and egg stages, since they may indicate some intraspecific competition and a potential decrease of the medium carrying capacity. Our experimental results showed the opposite trend: living adults did not seem to have any attractive effect, but there is a strong attractive effect of traces of larvae and of previous use of the medium. Furthermore, our experiments showed that pheromones were not the compound which were mainly responsible for the attractive effect.

The model suggested that enhancement of the carrying capacity contribute to this effect. The experimental results confirmed this hypothesis: adult flies carry internally and externally some microorganisms that have an attractive effect on conspecifics when they developed on the medium. Furthermore, we have shown that the development of these microorganisms drastically increases the carrying capacity of natural substrates such as apples. This was also previously found by various authors using natural (berries and mushrooms, Kearney, 1982) or artificial media (Chess and Ringo, 1985). The Drosophila micro-organisms system can be assimilated to the "local resource enhancement" (Werren and Beukenboom, 1998), where Drosophila melanogaster indirectly modifies the characteristics of the local habitat by inoculating them with microorganisms. This has been well studied in the case of cactophilic Drosophila species (Drosophila mojavensis, D. arizonensis, and D. buzzatii...) and of their associated yeasts and bacteria (Starmer et al.,

1982). The development of yeasts has been shown to play a role in the modification of habitat characteristics (Starmer, 1981, Starmer *et al.*, 1986). It has also been shown that these cactophilic Drosophila help to disseminate micro-organisms and are attracted by some of them or by their metabolic products (Fogleman and Foster, 1989). This attraction has a genetic basis (Barker *et al.*, 1986, Barker *et al.*, 1994).

In the context of habitat choice, the fact that individuals are attracted to sites where some conspecifics (or some traces of their presence) are present is called social cueing and conspecifics are used as cues of habitat quality (Stamps, 1987, Danchin and Wagner, 1998). In our system, it is not conspecifics directly which constitute the cue, but the micro-organisms that they carry. Let us consider the balance between the costs of this behaviour and the benefits it can provide to the individual. We have shown that micro-organisms were absolutely necessary to larval development, but there is certainly a cost for a fly to search for a suitable oviposition site (increased risks of predation, loss of energy and hence decrease of fecundity, Roff, 1977). Moreover, if a fly lays some eggs on a substrate, it inoculates it with micro-organisms at the same time. One can therefore wonder about the advantage for the fly to search for a site already inoculated with micro-organisms. One of the reasons may be in the relative timing of micro-organisms and Drosophila development. Drosophila eggs hatch about 24h after egg-laying (at 25°C), and first instar larvae begin to eat immediately. If micro-organisms have been inoculated on the substrate at the same time, we can suppose that they have multiplied during these 24h, but not enough to avoid their population becoming quickly extinct due to grazing by larvae, then larvae starve. However, if micro-organisms have been inoculated a few days before, we can suppose that there are enough of them at the time of hatching to allow present larval feeding and survival of the microbial populations (and hence future larval feeding). This last hypothesis is the one implicitly taken into account in our model and in our experiments. One of the perspectives would hence be to explicitly confirm this hypothesis by experiments.

This system involving micro-organisms carried by conspecifics extends the efficiency of the conspecific cueing system, because, the same micro-organisms can be carried and disseminated by other species. It may also be that D. melanogaster itself, can inoculate some substrates with micro-organisms even when eggs are not laid on them, by simple contact with the insect body or by defecation (feces are known to contain micro-organisms, Louis *et al.*, 1996). Using the micro-organisms themselves instead of some other species or life-stage specific components like pheromones may allow using all favourable sites. As we have now specified which cues should be looked more carefully in the Drosophila habitat choice problem, we should now search for a confirmation of the role of micro-organisms by doing some preference tests in conditions closer to natural ones, using fruits as substrate for example.

1.5 Acknowledgements.

We gratefully acknowledge the critical comments by Stéphane Legendre to an earlier version of this manuscript.

1.6 References.

- Anscombe, F.J. 1949. The statistical analysis of insect counts based on the negative binomial distribution. - *Biometrics* 5 : 165-173.
- Ashburner, M. 1989. Anesthetisation. - In: *Drosophila, a laboratory handbook*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, pp. 194.
- Atkinson, W. and Shorrocks, B. 1977. Breeding sites in the domestic species of Drosophila. - *Oecologia* 29 : 223-232.
- Atkinson, W.D. and Shorrocks, B. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. - *Journal of Animal Ecology* 50 : 461-471.
- Barker, J.S.F., Starmer, W.T. and Fogleman, J.C. 1994. Genotype-specific habitat selection for oviposition sites in the cactophilic species Drosophila buzzatii. - *Heredity* 72 : 384-395.
- Barker, J.S.F., Vacek, D.C., East, P.D. and Starmer, W.D. 1986. Allozyme genotypes of Drosophila buzzatii: feeding and oviposition preference for microbial species, and habitat selection. - *Australian Journal of Biological Sciences* 39 : 47-58.
- Bartelt, R.J., Schaner, A.M. and Jackson, L.L. 1985. Cis-vaccenyl acetate as an aggregation pheromone in Drosophila melanogaster. - *Journal of Chemical Ecology* 11 : 1747-1756.
- Basset, A., Khush, R. S., Braun, A., Gardan, L., Bocard, F., Hoffmann, J.A. and Lemaitre, B. 2000. The phytopathogenic bacteria Erwinia carotovora infects Drosophila and activates an immune response. - *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97(7) : 3376-3381.

- Beaver, R.A. 1977. Non-equilibrium island communities: Diptera breeding in dead snails. - *Journal of Animal Ecology* 46 : 783-798.
- Begon, M. 1982. Yeasts and *Drosophila*. - In: M. Ashburner, M., Carson, H.L. and Thompson, J.N. Jr. (eds.), *The genetics and Biology of Drosophila*, Vol. 3b. Academic Press, New-York, pp. 345-384.
- Boesiger, E. 1962. Sur le degré d'hétérozygotie des populations naturelles de *Drosophila melanogaster* et leur maintien par la sélection naturelle. - *Bulletin Biologique Franco-Belge* 96 : 3-122.
- Boulinier, Th. and Danchin, E. 1997. The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. - *Evolutionary Ecology* 11 : 505-517.
- Chess, K.F. and Ringo, J.M. 1985. Oviposition site selection by *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. - *Evolution* 39 : 869-877.
- Danchin, E. and Wagner, R.H. 1998. The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. - *Trends in Ecology and Evolution* 12 : 342-347.
- Danchin, E., Heg, D. and Doligez, B. 2001. Public information and breeding patch choice. - In: Clobert, J., Danchin, E., Nichols, J. and Dhondt, A.A. (eds.), *Dispersal: individuals, populations and communities*. Oxford University Press. In press.
- David, J. 1959. Etude quantitative de la drosophile élevée en milieu axénique. - *Bulletin Biologique Franco-Belge* 93 : 475-505.
- David, J. 1970. Oviposition chez *Drosophila melanogaster*: importance des caractéristiques physiques de la surface de ponte. - *Revue de Comportement Animal* 4 : 70-72.
- David, J.R., Allemand, R., Van Herrewege, J. and Cohet, Y. 1983. Ecophysiology: Abiotic factors - In: M. Ashburner, M., Carson, H.L. and Thompson, J.N. Jr. (eds.), *The genetics and Biology of Drosophila*, Vol. 3d. Academic Press, New-York, pp. 105-170.
- Ferrière, R. and Clobert, J. 1992. Evolutionarily stable age at first reproduction in a density-dependent model. - *Journal of Theoretical Biology* 157 : 253-267.
- Ferrière, R. and Gatto, M. 1993. Chaotic population dynamics can result from natural selection. - *Proceedings of the Royal Society of London B* 251 : 33-38.
- Fogleman, J.C. and Foster, J.L.M. 1989. Microbial colonization of injured cactus tissue (*Stenocereus gummosus*) and its relationship to the ecology of cactophilic *Drosophila mojavensis*. - *Applied and Environmental Microbiology* 55 : 100-105.
- Gilbert, D.G. 1980. Dispersal of yeasts and bacteria by *Drosophila* in a temperate forest. - *Oecologia* 46 : 135-137.
- Gravot, E. (2000). Interactions entre la pourriture acide de la vigne et les populations de drosophiles dans la région Bordelaise. Thèse de l'Université Paris VI.
- Hoffman, A.A. 1985. Effects of experience on oviposition and attraction in *Drosophila*: comparing apples and oranges. - *American Naturalist* 126 : 41-51.
- Janisiewicz, W.J., Conway, W.S., Brown, M.W., Sapers, G.M., Fratamico, P, and Buchanan, R.L. 1999. Fate of *Escherichia coli* O157-H7 on fresh-cut apple tissue and its potential for transmission by fruit flies. - *Applied and Environmental Microbiology* 65 : 1-5.
- Kearney, J.N. 1982. Oviposition and feeding on naturally occurring yeasts by *Drosophila* spp., using natural substrates. - *OIKOS* 39 : 103-112.

- Lambrechts, M.M., Blondel, J., Maistre, M. and Perret, Ph. 1997. A single response mechanism is responsible for evolutionary adaptive variation in a bird's laying date. - Proceedings of the National Academy of Science USA 94 : 5153-5155.
- Lefranc, A. and Bundgaard, J. 2000. Crowding, food quality and wing size in Drosophila melanogaster. - Drosophila Information Service 83 : 171-174.
- Legendre, S. and Clobert, J. 1995. ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. - Journal of Applied Statistics 22 : 817-834.
- L'Heritier, Ph. and Teissier, G. 1933. Etude d'une population de drosophiles en équilibre. - Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris Sciences de la Vie 197 : 1765-1767.
- Louis, J., Girard, M., Kuhl, G. and Lopez-Ferber, M. 1996. Persistence of Botrytis cinerea in its vector Drosophila melanogaster. - Phytopathology 86 : 934-939.
- Morais, P.B., Hagler, A.N., Rosa, C.A. and Medonca-Hagler, L.C. 1992. Yeasts associated with Drosophila in tropical forests of Rio de Janeiro, Brazil. - Canadian Journal of Microbiology 38 : 1150-1555.
- Morais, P.B., Martin, M.B., Klaczko, L.B., Mendonca-Hagler, L.C. and Hagler, A.N. 1995. Yeasts succession in the Amazon fruit Parahancornia amapa as resource partitioning among Drosophila spp. - Applied and Environmental Microbiology 61 : 4251-4257.
- Mortimer, R. and Polsinelli, M. 1999. On the origin of wine yeast. - Research in Microbiology 150 : 199-204.
- Palomino, H. and del Solar, E. 1967. Density, fertility and gregarian tendency in Drosophila melanogaster. - Drosophila Information Service 42 : 106.
- Rodriguez, D.J. 1989. A model of population dynamics for the fruit fly Drosophila melanogaster with density dependence in more than one life stage and delayed density effects. - Journal of Animal Ecology 58 : 349-365.
- Roff, D. (1977). Dispersal in dipterans : its costs and consequences. - Journal of Animal Ecology 46 : 443-456.
- Rosewell, J. and Shorrocks, B. 1987. The implication of survival rates in natural populations of Drosophila: capture-recapture experiments on domestic species. - Biological Journal of the Linnean Society 32 : 373-384.
- Shields, W.M., Crook, J.R., Hebblethwaite, M.L. and Wiles-Ehmann, S.S. 1988. Ideal free coloniality in swallows. - In: Cody, M.L. (ed.), The ecology of social behavior. Academic Press, New-York; pp. 283-309.
- Shorrocks, B. 1982. The breeding sites of temperate woodland Drosophila. - In: M. Ashburner, M., Carson, H.L. and Thompson, J.N. Jr. (eds.), The genetics and Biology of Drosophila, Vol. 3b. Academic Press, New-York, pp. 385-428.
- Shorrocks, B. and Charlesworth, P. 1980. The distribution and abundance of the British fungal-breeding Drosophila. - Ecological Entomology 5 : 61-78.
- Sokolowski, M.B. 1983. Gregarious oviposition behavior in Drosophila melanogaster. - Drosophila Information Service 59 : 118-120.
- del Solar, E. and Palomino, H. 1966. Choice of oviposition site in Drosophila melanogaster. - American Naturalist 100 : 127-133.
- Stamps, J.A. 1987. Conspecifics as cues to territorial quality: A preference of juveniles lizards (Anolis aeneus) for previously used territories. - American Naturalist 129 : 629-642.
- Stamps, J.A. 1988. Conspecific attraction and aggregation in territorial species. - American Naturalist 131 : 329-347.

Stamps, J.A. 1991. The effect of conspecifics on habitat selection in territorial species. - Behavioral Ecology and Sociobiology 28 : 19-36.

Starmer, W.T. 1981. A comparison of *Drosophila* habitats according to the physiological attributes of yeast community. - Evolution 35 : 38-52.

Starmer, W.T. 1982. Associations and interactions among yeasts, *Drosophila* and their habitats. In: Barker, J.S.F. and Starmer, W.T. (eds.), Ecological genetics and evolution: the cactus-yeast-*Drosophila* model system. Academic Press, Sidney, pp. 159-174.

Starmer, W.T., Barker, J.S.F., Phaff, H.J. and Fogleman, J.C. 1986. Adaptation of *Drosophila* and yeasts: their interactions with the volatile 2-propanol in the cactus-microorganism-*Drosophila* model system. - Australian Journal of Biological Sciences 39 : 69-77.

Thomas-Orillard, M., Legendre, S. 1996. Virus C de la drosophile et dynamique d'une population hôte. - Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Vie 319 : 615-621.

Werren, J.H., Beukenboom, L.W. 1998. Sex determination, sex ratios, and genetic conflict. - Annual Reviews Ecology and Systematics 29 : 233-261.

Table1 :

Results of the simulations conducted with the model, when the carrying capacity depends only on the age of the fruit and on the amount of larvae that previously developed on it.

Values of the parameters:

Flies presenting random choice strategy: $fec=180$ eggs/couple/5days, $m=0$

Flies presenting any of the choice strategies: $fec=150$ eggs/couple/5days, $m=0.1$

$agreg=0.1$, $r: 0.88$, $sp: 0.99$, $K_{0,1}=0$, $Larvae=-0.8$, $v_1=15$, $v_2=-10$, $Micro_{1j}=0$, $Micro_{2j}=0$

Strategy 1	Situation of the population presenting strategy 1 at the beginning of the simulation	Kind of dynamic observed for strategy 1	Strategy 2	Situation of the population presenting strategy 2 at the beginning of the simulation	Kind of dynamic observed for strategy 2	Issue of the competition
Random choice of oviposition site	resident	Constant	Aversion for larvae	mutant	-	Elimination of strategy 2
	mutant	Constant		resident	-	Elimination of strategy 2
Random choice of oviposition site	resident	Constant	Attraction for larvae	mutant	-	Elimination of strategy 2
	mutant	Constant		resident	-	Elimination of strategy 2
Random choice of oviposition site	resident	-	Avoidance of fruits that are at the end of their lives	mutant	Constant	Elimination of strategy 1
	mutant	-		resident	Constant	Elimination of strategy 1
Random choice of oviposition site	resident	Constant	Adult aggregation	mutant	-	Elimination of strategy 2
	mutant	Constant		resident	-	Elimination of strategy 2
Adult aggregation	resident	Constant	Aversion for larvae	mutant	-	Elimination of strategy 2
	mutant	Constant		resident	-	Elimination of strategy 2
Adult aggregation	resident	Constant	Attraction for larvae	mutant	-	Elimination of strategy 2
	mutant	Constant		resident	-	Elimination of strategy 2
Adult aggregation	resident	-	Avoidance of fruits that are at the end of their lives	mutant	Cycle	Elimination of strategy 1
	mutant	-		resident	Cycle	Elimination of strategy 1
Avoidance of fruits that are at the end of their lives	resident	Cycle	Attraction for larvae	mutant	-	Elimination of strategy 2
	mutant	Cycle		resident	-	Elimination of strategy 2
Avoidance of fruits that are at the end of their lives	resident	Constant	Aversion for larvae	mutant	-	Elimination of strategy 2
	mutant	Constant		resident	-	Elimination of strategy 2
Aversion for larvae	resident	Constant	Attraction for larvae	mutant	-	Elimination of strategy 2
	mutant	Constant		resident	-	Elimination of strategy 2

Table2 :

Results of the simulations conducted with the model, when local resource enhancement is taken account.

Values of the parameters:

Flies presenting random choice strategy: $fec=180$ eggs/couple/5days, $m=0$

Flies presenting any of the choice strategies: $fec=150$ eggs/couple/5days, $m=0.1$

$agreg=0.1$, $r: 0.88$ $sp: 0.99$, $K_{0,i}=0$, $Larvae=-0.8$, $v_1=15$, $v_2=-10$, $Micro_{1j}=1000$,

$Micro_{2j}=-200$

Strategy 1	Situation of the population presenting strategy 1 at the beginning of the simulation	Kind of dynamic observed for strategy 1	Strategy 2	Situation of the population presenting strategy 2 at the beginning of the simulation	Kind of dynamic observed for strategy 2	Issue of the competition
Random choice of oviposition site	resident	Chaos	Aversion for larvae	mutant	-	Elimination of strategy 2
	mutant	Chaos		resident	-	Elimination of strategy 2
Random choice of oviposition site	resident	Cycle	Attraction for larvae	mutant	Cycle	Coexistence of the two strategies (in average, 9.71% of the population presenting strategy 2)
	mutant	Chaos		resident	Chaos	Coexistence of the two strategies (in average, 96.7% of the population presenting strategy 2)
Random choice of oviposition site	resident	Chaos	Avoidance of fruits that are at the end of their lives	mutant	Chaos	Coexistence of the two strategies (in average, 9.80% of the population presenting strategy 2)
	mutant	Chaos		resident	Chaos	Coexistence of the two strategies (in average, 91.42% of the population presenting strategy 2)
Random choice of oviposition site	resident	Chaos	Adult aggregation	mutant	-	Elimination of strategy 2
	mutant	Chaos		resident	-	Elimination of strategy 2
Adult aggregation	resident	Chaos	Aversion for larvae	mutant	-	Elimination of strategy 2
	mutant	Chaos		resident	-	Elimination of strategy 2
Adult aggregation	resident	Cycle	Attraction for larvae	mutant	Cycle	Coexistence of the two strategies (in average, 96.1% of the population presenting strategy 2)
	mutant	Chaos		resident	Chaos	Coexistence of the two strategies (in average, 95.5% of the population presenting strategy 2)
Adult aggregation	resident	Chaos	Avoidance of fruits that are at the end of their lives	mutant	Chaos	Coexistence of the two strategies (in average, 91.41% of the population presenting strategy 2)
	mutant	Chaos		resident	Chaos	Coexistence of the two strategies (in average, 9.80% of the population presenting strategy 2)
Avoidance of fruits that are at the end of their lives	resident	Cycle	Attraction for larvae	mutant	Chaos	Coexistence of the two strategies (in average, 29.33% of the population presenting strategy 2)
	mutant	Chaos		resident	Chaos	Coexistence of the two strategies (in average, 32.03% of the population presenting strategy 2)
Avoidance of fruits that are at the end of their lives	resident	Chaos	Aversion for larvae	mutant	-	Elimination of strategy 2
	mutant	Chaos		resident	-	Elimination of strategy 2
Aversion for larvae	resident	Constant	Attraction for larvae	mutant	Cycle	Coexistence of the two strategies (in average, 97.33% of the population presenting strategy 2)
	mutant	Constant		resident	Cycle	Coexistence of the two strategies (in average, 97.28% of the population presenting strategy 2)

Figure legendsFigure 1 :

A- Schematic representation of the *Drosophila* life cycle.

$O_{i,j}$: number of eggs laid on the fruit i,j .

$P_{i+1,k}$: number of pupae found on the fruit $i+1,k$.

I : total number of imagos

$S_{i,j}$: egg-to-pupae survival on the fruit i,j .

sp : pupae-to-adult survival.

B- Schematic representation of the fruits life cycle

All $F_{i,j}$ are the number of fruits i,j

All $c_{i,j}$ are choice coefficients

It means that $F_{i,j} \times c_{i,j}$ fruits of the kind i,j are used for egg laying.

Figure 2:

Schematic representation of the experimental device used in preference tests.

Figure 3:

- A. Percentages of flies observed in the bottle containing living imagos (8 replicates), when flies have the choice between a bottle containing living imagos, and a bottle not containing living imagos
- B. Percentages of flies observed in the bottle containing the (a) solution (12 replicates), when flies have the choice between a bottle containing this whole (a) solution and a bottle containing sterile water.
- C. Percentages of flies observed in the bottle containing the whole (a) solution (6 replicates), when flies have the choice between a bottle containing the whole (a) solution and a bottle containing the same solution filtered.
- D. Percentages of flies observed in the bottle containing the whole (b) solution (6 replicates), when flies have the choice between a bottle containing the whole (b) solution and a bottle containing the same solution filtered.
- E. Percentages of flies observed in the bottle containing the whole (c) solution (6 replicates), when flies have the choice between a bottle containing the whole (c) solution and a bottle containing the same solution filtered.

Figure 4:

Aspects of experimentally contaminated apples after 96h of incubation at 25°C:

A- Contaminated with a solution of micro-organisms.

B- Contaminated with sterile water.

Figure 1:

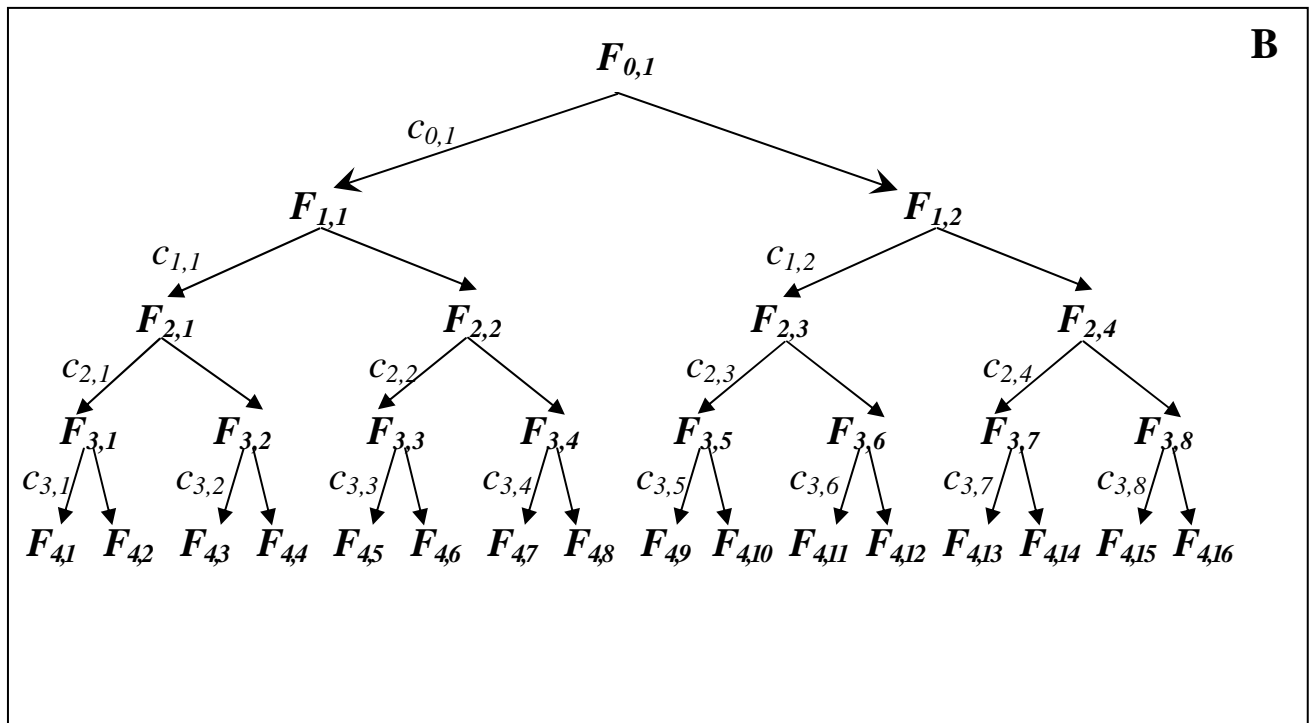
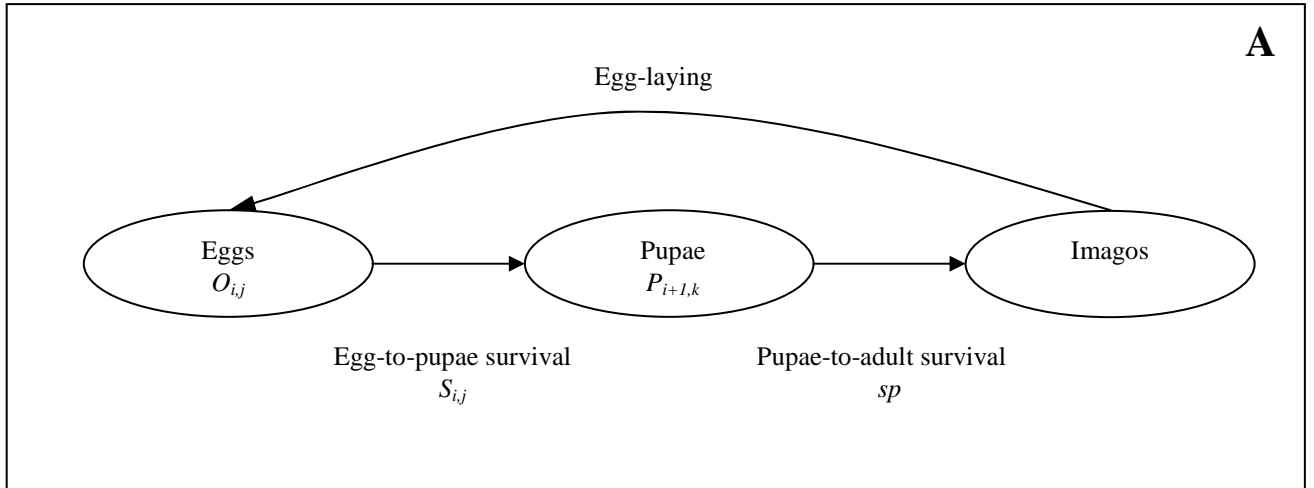


Figure 2:

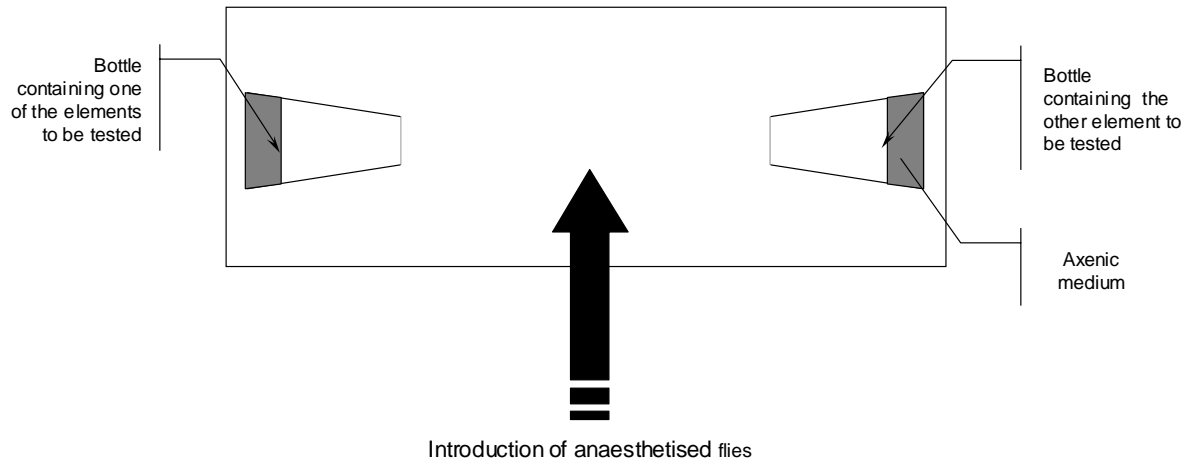
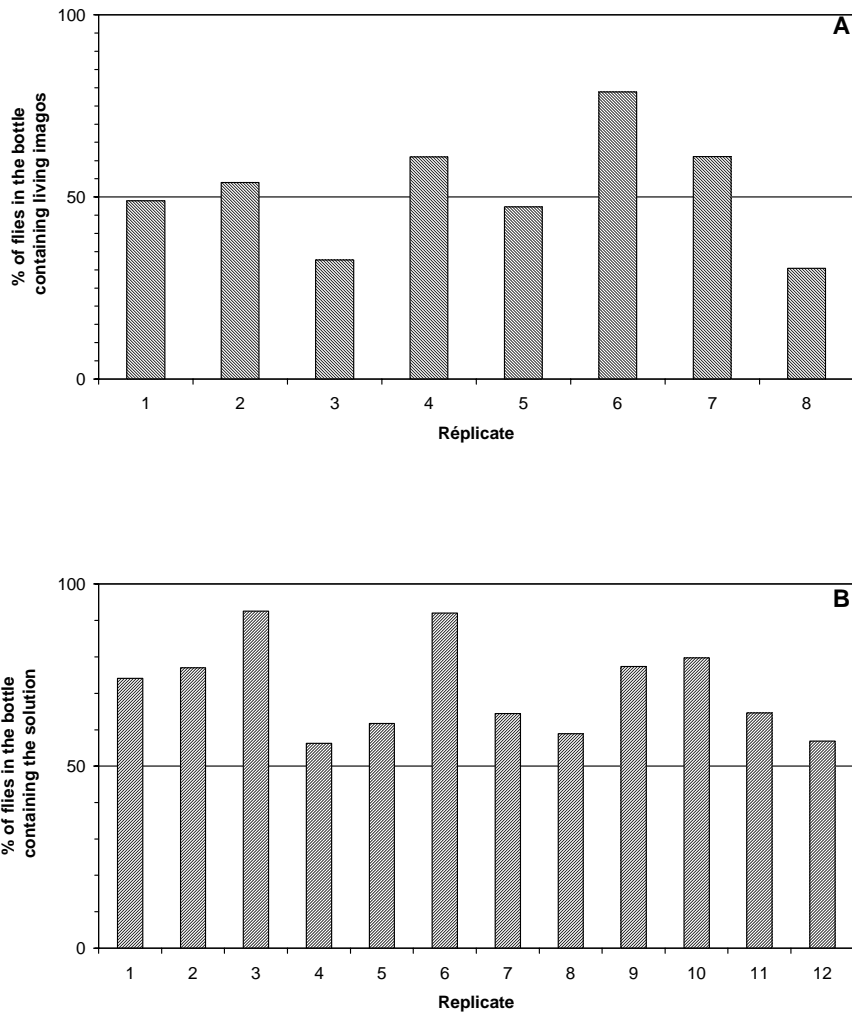


Figure 3



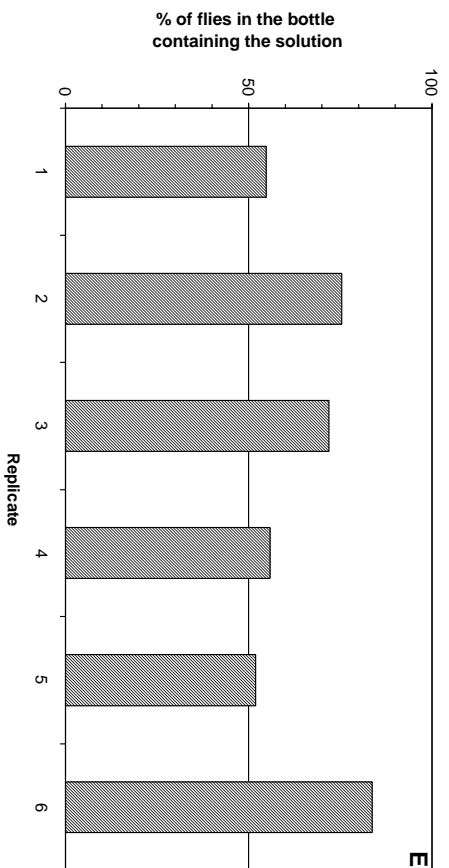
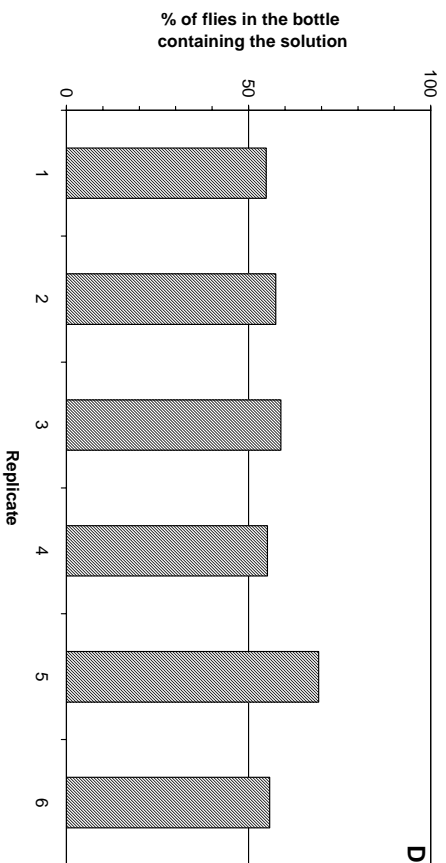
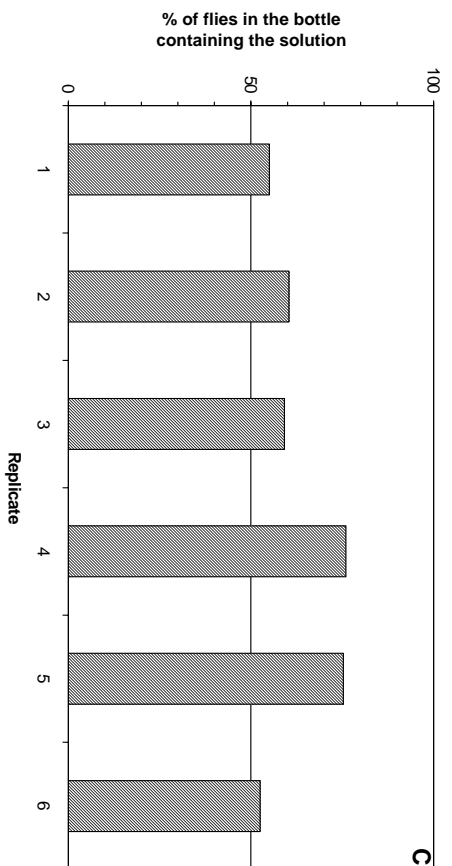
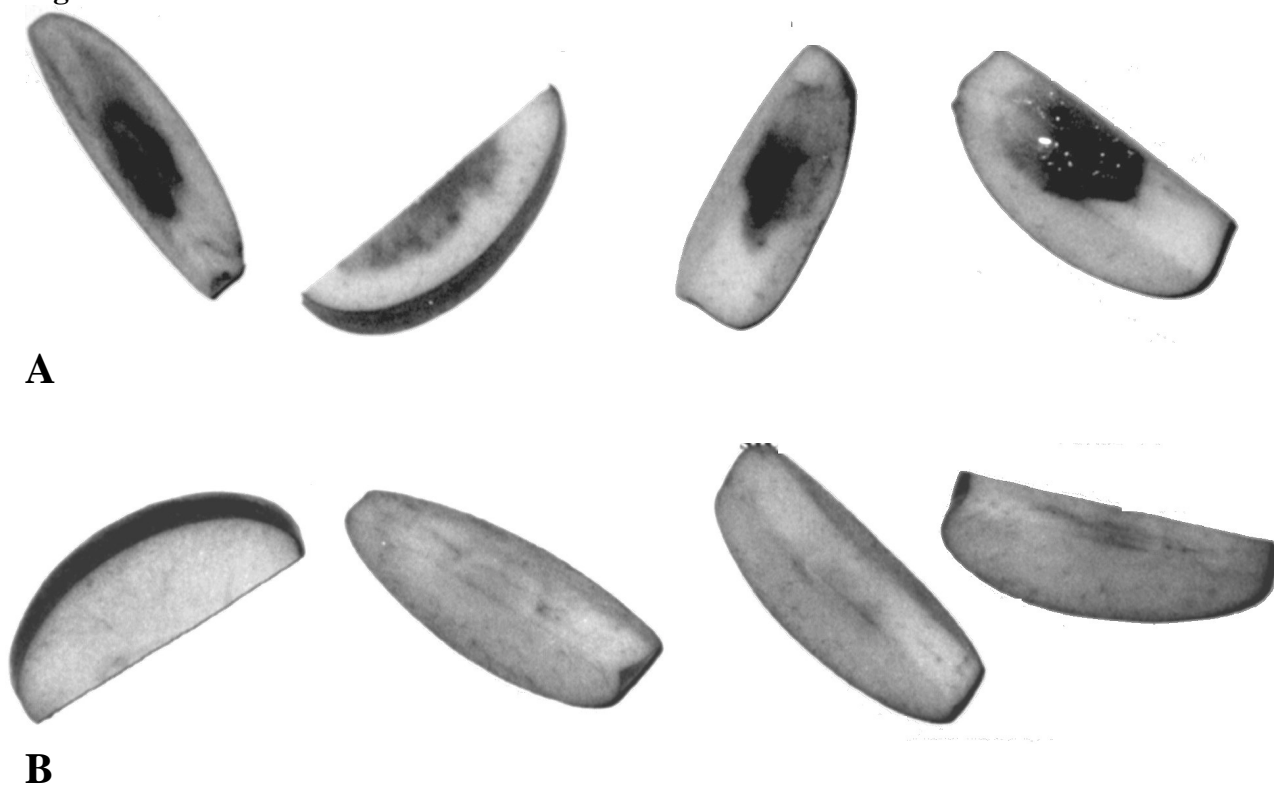


Figure 4:



2. Ubiquité des micro-organismes en tant qu'indices de la qualité de l'habitat

Nous avons pu mettre en évidence le rôle des micro-organismes véhiculés par les congénères en tant qu'indices pris en compte lors du choix de l'habitat. Cependant, cette étude n'a été réalisée que sur la souche de *D. melanogaster* « Nîmes ». Afin de préciser si ces micro-organismes ont un rôle similaire chez d'autres souches de *D. melanogaster*, ainsi que chez l'espèce *D. simulans*, nous avons réalisé quelques expériences complémentaires. Il est à noter que *D. melanogaster* et *D. simulans* sont des espèces « jumelles » (Surtevant, 1919) : les individus sont morphologiquement identiques, à l'exception des pièces génitales des mâles. Les deux espèces sont souvent présentes sur les mêmes sites (McKenzie et Parsons, 1972, Mac Donald et Parsons, 1973, Atkinson et Shorrocks, 1977, McKenzie et Mc Kechnie, 1979, Rosewell et Shorrocks, 1987, Gravot, 2000), même s'il semble que leur écologie diffère légèrement. Entre autres, *D. simulans* est moins tolérante à l'alcool que *D. melanogaster* (McKenzie et Parsons, 1972, David et Bocquet, 1976, Mc Kenzie et Mc Kechnie, 1979), *D. melanogaster* supporte une gamme de températures plus

étendue que *D. simulans* (Tantawy et Mallah, 1961, Parsons, 1973) et les deux espèces semblent utiliser différemment les levures contenues dans le milieu (El-Helw et Ali, 1970). En ce qui concerne les aspects comportementaux, les femelles de *D. simulans* montrent une préférence pour l'oviposition sur un milieu sans alcool par rapport à un milieu contenant 9% d'éthanol contrairement aux femelles de *D. melanogaster* (McKenzie et Parsons, 1973), les deux espèces utilisent différemment les sites disponibles pour la pupaison (Barker, 1971), et leur activité de dispersion diffère légèrement, notamment en présence de lumière (Mac Donald et Parsons, 1973).

2.1 Matériels et méthodes

Comme pour les expériences précédentes, nous avons placé à chaque extrémité d'un compartiment une bouteille contenant du milieu axénique. Chacune de ces bouteilles contenait de plus un broyat obtenu de la façon suivante : des mouches issues de l'élevage de masse sont endormies par le froid. Elles sont ensuite placées dans l'eau distillée stérile, à raison de 0,1g de mouches par mL, puis broyées. Nous avons de cette façon préparé du broyat d'imagos *D. melanogaster* de notre souche de référence « Nîmes », de la souche japonaise « Tamashina », ainsi que du broyat d'imagos *D. simulans* de la souche « Bévenais ».

Nous avons alors réalisé les situations expérimentales suivantes :

- Broyat d'adultes « Nîmes » dans une des bouteilles, et broyat d'adultes « Tamashina » dans la bouteille située à l'autre extrémité du compartiment.
- Broyat d'adultes « Nîmes » dans une des bouteilles, et broyat d'adultes « Bévenais » dans la bouteille située à l'autre extrémité du compartiment.

Dans tous les cas, des mouches « Nîmes » âgées de trois jours sont placées après anesthésie par le froid au centre du compartiment. Elles sont laissées libres de leurs mouvements dans ce dispositif pendant 24h. Au bout de cette

durée, les mouches contenues dans chacune des bouteilles sont dénombrées et sexées.

2.2 Analyse

Cette étude avait pour but de tester si les broyats présents dans chacune des bouteilles avaient un effet sur les drosophiles, cet effet pouvant être du éventuellement à une différence dans la flore de micro-organismes présents dans chacun des broyats.

Nous ne pouvions utiliser les méthodes « classiques » d'analyse du fait de la grande variabilité existant d'un réplicat à l'autre. Nous avons donc utilisé une méthode alternative.

Sous l'hypothèse d'une absence d'effet des substances contenues dans les bouteilles, le nombre de réplicats où l'on observe un pourcentage de mouches supérieur à 50% dans une bouteille donnée suit une loi binomiale de paramètres égaux respectivement au nombre de réplicats et à 0,5. Il est donc possible de calculer aisément la probabilité d'obtenir un nombre de réplicats supérieur ou égal à celui observé au dessus de 50%. Nous avons donc testé les résultats obtenus expérimentalement par rapport à cette hypothèse nulle.

2.3 Résultats

2.3.1 Broyat d'adultes « Tamashina » vs. broyat d'adultes « Nîmes »

Nous avons effectué 12 réplicats dans cette situation expérimentale. Le nombre de mouches soumis à l'expérience variait de 49 à 242 (moyenne : 129,6 ; écart-type : 55,3), leur sex-ratio (nombre de mâles divisé par le nombre total de mouches) variait de 0,29 à 0,51 (moyenne : 0,41 ; écart-type : 0,06).

La proportion de mouches observées dans la bouteille contenant le broyat d'adultes « Tamashina » était supérieure à 50% dans 7 cas sur 12. Sous l'hypothèse nulle d'absence d'effet significatif des broyats en présence, la probabilité d'observer un tel nombre, ou plus, de réplicats au-dessus de 50% est de 0,39. En prenant un risque α de 5%, on ne rejette donc pas l'hypothèse nulle. Il semble donc qu'il n'y ait pas d'effet significatif fort du broyat

« Tamashina » par rapport au broyat « Nîmes ». Donc, il ne semble pas y avoir de discrimination inter-souches violente dans les conditions de notre expérience. La figure suivante présente les résultats obtenus.

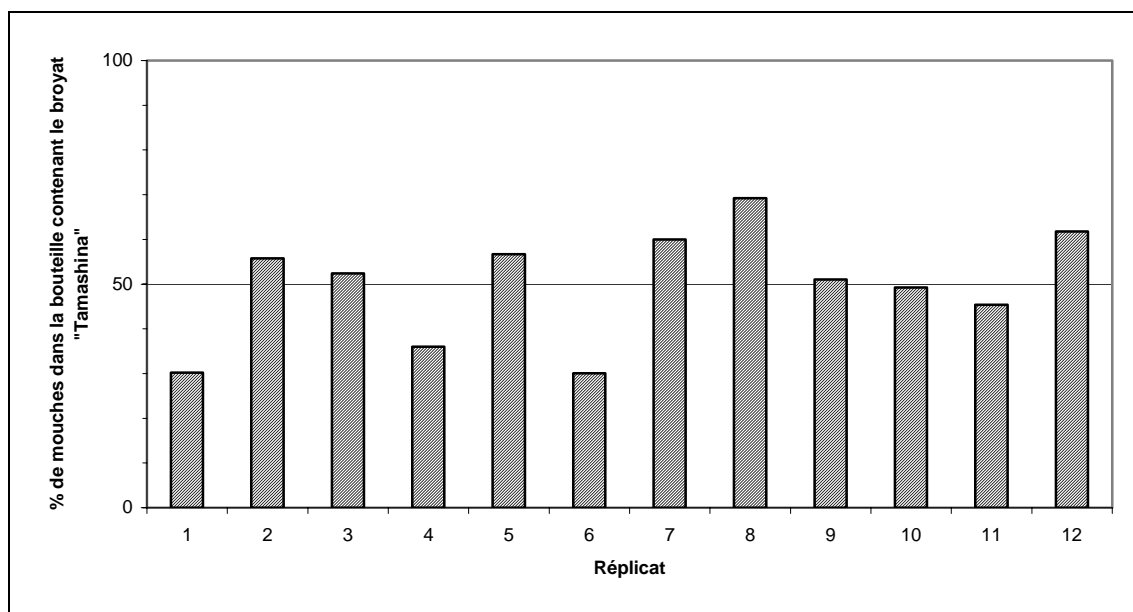


Figure III-1 : Résultats obtenus lorsque l'on propose aux drosophiles une bouteille contenant du broyat de mouches adultes « Nîmes » et une bouteille contenant du broyat de mouches adultes « Tamashina ».

2.3.2 Broyat d'adultes « Bévenais » vs. Broyat d'adultes « Nîmes »

Nous avons effectué 15 réplicats dans cette situation expérimentale. Le nombre de mouches soumis à l'expérience variait de 19 à 166 (moyenne : 95,9 ; écart-type : 42,15), leur sex-ratio (nombre de mâles divisé par le nombre total de mouches) variait de 0,34 à 0,78 (moyenne : 0,50 ; écart-type : 0,13).

La proportion de mouches observées dans la bouteille contenant le broyat d'adultes « Tamashina » était supérieure à 50% dans 8 cas sur 15. Sous l'hypothèse nulle d'absence d'effets significatifs de la nature des broyats en présence sur la sélection de l'habitat, la probabilité d'observer un tel nombre, ou plus, de réplicats au-dessus de 50% est de 0,5. En prenant un risque α de 5%, on ne rejette donc pas l'hypothèse nulle. Il semble qu'il n'y ait pas d'effet significatif du broyat « Bévenais » par rapport au broyat « Nîmes ». Donc, il ne semble pas y avoir de discrimination inter-espèces forte dans les conditions de notre expérience. La figure suivante présente les résultats obtenus.

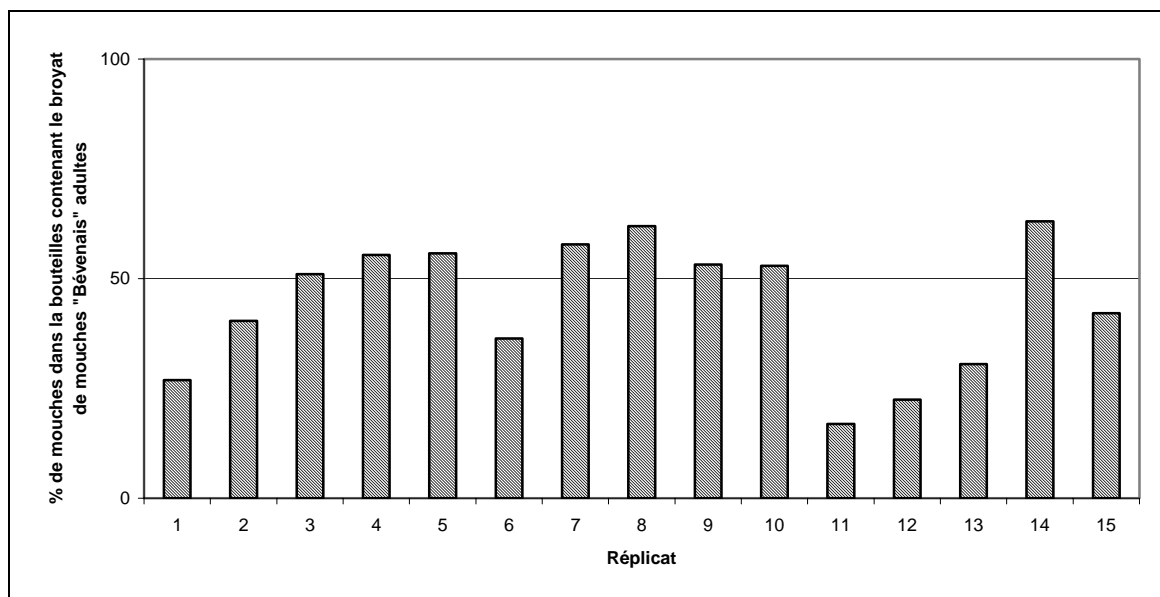


Figure III-2: Résultats obtenus lorsque l'on propose aux drosophiles une bouteille contenant du broyat de mouches adultes « Nîmes » et une bouteille contenant du broyat de mouches adultes « Bévenais ».

Ces résultats semblent confirmer le rôle des micro-organismes comme indices ubiquitaires de la qualité de l'habitat au sein des Drosophilides.

3. Effet des micro-organismes sur le pH des fruits

Compte tenu des effets des micro-organismes sur l'apparence des fruits et sur leur qualité en tant que substrat de développement des larves, nous avons souhaité préciser l'évolution du pH des fruits au cours d'une contamination par les micro-organismes. Par définition, une diminution de pH correspond à une augmentation de la teneur en acide du milieu. Compte tenu du métabolisme des levures et bactéries, l'apparition d'acide peut être due à l'accumulation d'acides lactique ou acétique qui sont tous deux des produits issus de fermentations (Parsons, 1982, David et al., 1983, Chakir *et al.*, 1996, Gravot, 2000).

3.1 Matériels et méthodes

Une solution contenant les micro-organismes véhiculés par les drosophiles est obtenue en diluant 1g de milieu sur lequel se sont trouvés des adultes et des larves de *D. melanogaster* dans 1mL d'eau.

Des pommes Granny-Smith, achetées dans le commerce, sont désinfectées extérieurement à l'alcool à 90° et flambées. Elles sont ensuite coupées en 8 et la partie centrale est enlevé. Chaque morceau va subir l'un des deux traitements suivants :

- Ensemencement par application sur la surface de 100µL de la solution de micro-organismes.
- Ensemencement par application sur la surface de 100µL de la solution de micro-organismes filtrée à l'aide d'un micro-filtre (45nm), ce qui permet d'éliminer les levures et les bactéries. Le lot ayant subi ce traitement constitue donc un témoin.

Chaque morceau est ensuite individuellement placé dans une bouteille transparente stérile fermée par un bouchon de mousse laissant passer l'air. Ces bouteilles sont placées pour incubation dans une étuve à 25°C, 70% R.H.

Chaque jour, un morceau issu du lot témoin et un morceau issu du lot traité sont prélevés. Après mesure du pH à leur surface à l'aide de papier pH (Prolabo), les fragments sont placés au congélateur (-18°C) afin d'être conservés en vue d'éventuelles analyses complémentaires.

3.2 Résultats

Les valeurs mesurées pour le pH au cours de 8 jours d'incubation sont présentées sur la figure III-3. On voit bien ici qu'il y a une forte diminution du pH des pommes contaminées avec la solution de micro-organismes à partir du 2^{ème} jour d'incubation, tandis que le pH des pommes témoins au contraire augmente.

Conjointement à ces variations du pH, nous avons observé comme précédemment (voir figure 4 de l'article soumis) le développement d'une pourriture brune sur les pommes contaminées avec la solution de micro-organismes.

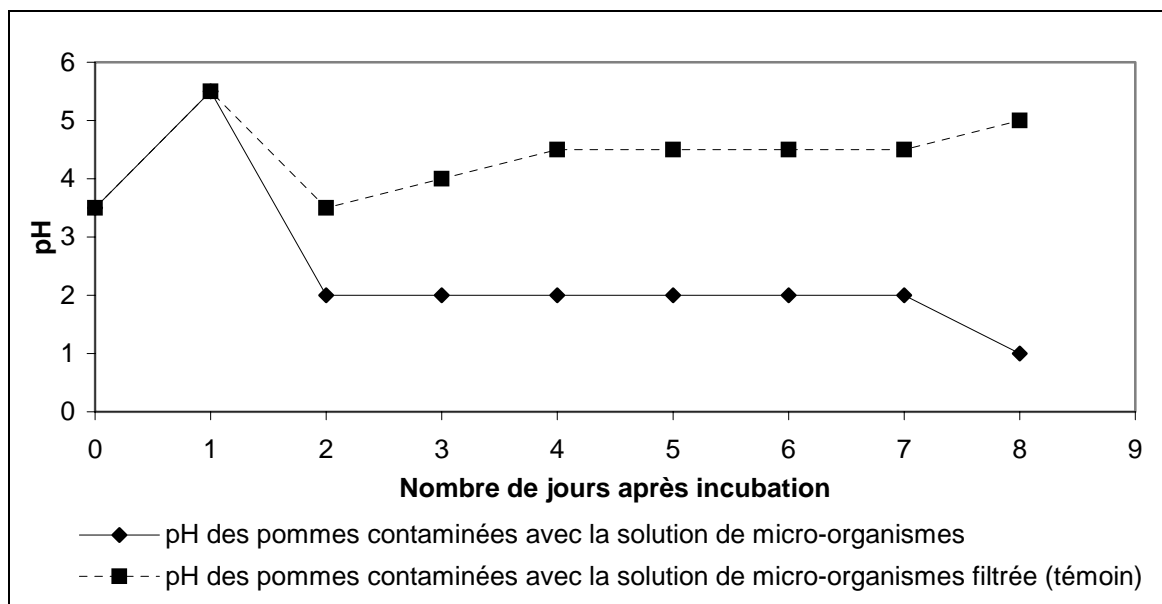


Figure III-3: Variation du pH des fragments de pommes témoins et contaminés avec la solution de micro-organismes au cours de la période d'incubation.

Il est clair d'après ces résultats que le développement de pourriture due aux micro-organismes s'accompagne d'une production d'acide. De plus, le développement de cette pourriture s'accompagne aussi de l'apparition d'une forte odeur caractéristique d'acide acétique. L'acide acétique semble être l'un des produits du métabolisme des micro-organismes véhiculés par les drosophiles.

4. Conclusion

Nous avons donc pu montrer que lors de la sélection de l'habitat par *D. melanogaster*, les indices liés aux congénères, et en particulier les micro-organismes qu'ils véhiculent jouent un rôle important. Ces micro-organismes ont un effet fortement attractif sur les drosophiles. Leur présence améliore de façon très nette la qualité du milieu, en terme de survie larvaire. De plus, leur métabolisme semble produire de l'acide acétique. L'utilisation d'un modèle démographique nous a permis de montrer que dans cette situation, la stratégie de sélection de l'habitat observée expérimentalement était évolutivement stable.

L'effet des micro-organismes observé ici n'exclue pas l'intervention, de façon marginale, d'autres composés liés aux congénères, comme les phéromones par

exemple. Cependant, notre étude expérimentale (voir article soumis), a permis de montrer que l'effet attractif des traces de congénères n'était pas principalement dû à ces composés. La composition des cocktails phéromonaux produits par les drosophiles peut différer selon leur origine géographique (Narise et Narise, 1991). Ce phénomène pourrait alors intervenir de façon subtile, par exemple en modulant l'action des micro-organismes selon la souche considérée.

Il n'en demeure pas moins que l'effet majeur observé ici est l'attraction des drosophiles par les micro-organismes qu'elles véhiculent. Le fait que les drosophiles soient attirées par la présence de micro-organismes produisant de l'acide acétique est une observation commune : la dénomination courante de *D. melanogaster*, « mouche du vinaigre », l'indique bien. Cependant, notre approche a permis de préciser la nature des interactions existant à l'intérieur du système regroupant les drosophiles, les micro-organismes et les fruits.

IV. Facteurs intervenant dans le déterminisme des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat

IV. Facteurs intervenant dans le déterminisme des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat	93
1. Sélection sur les capacités de dispersion	95
1.1 Principes généraux de la sélection	95
1.2 Limites des expériences de sélection	96
1.3 Protocole expérimental	98
1.4 Analyse statistique	100
1.5 Résultats	101
1.6 Discussion	102
2. « Maternal, environmental and genetic determinants of movement and habitat selection in <i>Drosophila melanogaster</i> »	104
2.1 Introduction	106
2.2 Materials and methods	109
2.3 Results	114
2.4 Discussion	116
2.5 Conclusion	121
2.6 Acknowledgements	121
2.7 References	121
2.8 Figure legends	126
3. Conclusion	129



L'évolution du comportement de dispersion est l'un des thèmes très largement abordés en écologie au cours des dernières années. Le comportement de dispersion a été étudié chez de nombreuses espèces au moyen d'expériences de terrain. Cependant, en ce qui concerne l'évolution de ce comportement, la plupart des résultats présentés sont obtenus au moyen de modèles théoriques. La quasi-totalité de ces modèles suppose que le déterminisme de ce comportement est, au moins en partie, d'origine génétique. Cette hypothèse n'a malheureusement que très rarement été testée expérimentalement (Johnson et Gaines, 1990, Roff et Fairbairn, 2001), ce que nous avons donc tenté ici en ce qui concerne *Drosophila melanogaster*. En effet, comme nous l'avons vu, différents facteurs peuvent intervenir dans le déterminisme du comportement de dispersion : des facteurs propres à l'individu comme son patrimoine génétique, des effets dits « maternels », c'est à dire les conditions subies pendant le développement, ainsi que des facteurs externes à l'individu comme les conditions du milieu (Ims et Hjermann, 2001). Le but principal de ce qui suit est donc de déterminer les parts respectives de ces trois facteurs dans le déterminisme des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat chez *D. melanogaster*.

Nous avons tout d'abord réalisé une **sélection** « simple » sur les capacités de mouvement chez *D. melanogaster*. Outre le fait que cette sélection aurait pu mettre en évidence un éventuel rôle des facteurs génétiques dans le comportement de dispersion, ceci avait pour but d'obtenir, avec notre dispositif expérimental original, des résultats que nous pouvions comparer avec ceux obtenus par les autres auteurs, lors de sélections identiques, dans des dispositifs ne permettant que les déplacements par la marche (Narise, 1962, Ewing, 1963, Connolly, 1966, Van Dijken et Scharloo, 1980).

Par ailleurs, les résultats obtenus précédemment nous ont permis de mettre en évidence l'existence de **relations interindividuelles** au sein des populations de drosophiles. Nous avons aussi mis en évidence le **rôle des micro-organismes véhiculés par les congénères** dans le comportement de sélection de l'habitat. En utilisant ces connaissances, nous avons pu concevoir un protocole expérimental permettant de déterminer la **part relative** des

différents facteurs (environnement, effets maternels, génétique) dans le déterminisme des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat.

1. Sélection sur les capacités de dispersion

Certains auteurs ont réalisé des expériences de sélection sur l'activité locomotrice chez *D. melanogaster*, et obtenus des résultats variables (cf. Introduction). Cependant, dans tous les cas, les dispositifs expérimentaux utilisés contraignaient le mode de déplacement en le limitant à la marche. Comme nous disposons d'un dispositif expérimental permettant les déplacements à la fois par la marche et le vol, nous avons réalisé une tentative de sélection sur les capacités de mouvement chez *D. melanogaster*, en utilisant pour quantifier cette activité le dispositif original que nous avons mis au point pour cette étude.

1.1 Principes généraux de la sélection

En règle générale, les expériences de sélection artificielle consistent à isoler un groupe d'individus pour la reproduction. Lorsque l'on effectue une **sélection directionnelle**, on retient par exemple les individus présentant les phénotypes extrêmes comme individus reproducteurs. Si l'on retient les phénotypes « supérieurs », on parlera de sélection « montante », tandis que si l'on retient les phénotypes « inférieurs », on parlera au contraire de sélection « descendante ». Dans le cas où le déterminisme du caractère considéré serait, au moins partiellement, d'origine génétique, on s'attend à observer parmi les descendants du groupe sélectionné pour la reproduction un déplacement du phénotype moyen dans la direction où a été exercée la pression de sélection.

Ce principe s'applique, bien sûr, aux caractères quantitatifs, comme cela est schématisé sur la figure IV-1, mais aussi aux caractères qualitatifs.

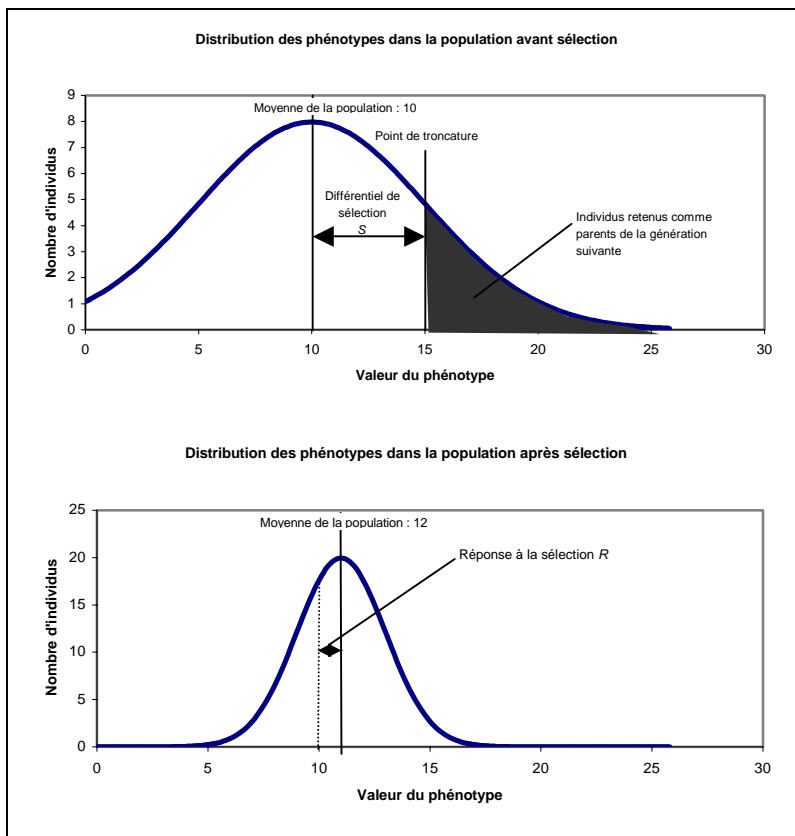


Figure IV-1 : Représentation schématique de la distribution d'un caractère quantitatif dans une population avant et après sélection. L'héritabilité h peut être calculée par la formule suivante : $R=h^2S$.

Dans le cas des **caractères qualitatifs**, bien évidemment, les notions de phénotype moyen, de différentiel de sélection, ne peuvent être appliquées telles quelles. On réalisera alors le plus souvent la sélection en retenant comme parents de la génération suivante tous les individus présentant (sélection montante) ou ne présentant pas (sélection descendante) le caractère considéré. Dans ce cas, la réponse à la sélection sera estimée par la proportion moyenne d'individus présentant le caractère au sein de la population. On peut alors évaluer l'héritabilité d'un caractère qualitatif au moyen de méthodes adaptées (Falconer, 1960, Goux, 1970, Roff et Fairbairn, 2001).

1.2 Limites des expériences de sélection

De nombreuses expériences de sélection ont été réalisées au laboratoire sur des populations de *D. melanogaster* (voir par exemple Parsons, 1973 pour une revue). Si la plupart d'entre elles ont donné des résultats positifs et instructifs, on peut cependant s'interroger sur la validité écologique des résultats obtenus.

Ainsi, Harshman et Hoffmann ont récemment publié (2000) une étude critique des différents résultats obtenus lors d'expériences de sélection chez la drosophile. Parmi les points qu'ils soulèvent, on peut en particulier citer les suivants :

- Les effets du maintien d'une souche en laboratoire peuvent en modifier la composition **génétique** par rapport à la population de départ. En particulier, les conditions d'élevage en laboratoire peuvent diminuer la compétition intra-spécifique, et donc favoriser éventuellement l'accumulation d'allèles qui auraient autrement été éliminés par compétition dans une population naturelle. Il peut aussi y avoir une augmentation de la consanguinité au sein de la souche, entraînant une diminution du polymorphisme génétique original de la population.
- Le protocole expérimental lui-même peut induire une **sélection « cachée »**. Les lignées témoins seront alors elles-mêmes soumises à cette sélection « par inadvertance ». L'interprétation des résultats de la sélection, obtenue par comparaison des lignées soumises à la sélection et des lignées témoins peut donc être biaisée.
- Les réponses à la sélection et les corrélations observées entre le caractère sélectionné et d'autres caractères sont à interpréter avec précaution. En effet, ces corrélations peuvent être très largement dépendantes du **contexte environnemental** dans lequel les drosophiles sont maintenues. En particulier, les conditions de l'expérimentation au laboratoire sont assez éloignées des conditions existant sur le terrain. D'autre part, lorsqu'une souche est récemment capturée et maintenue en laboratoire, il peut y avoir une phase d'adaptation aux conditions d'élevage induisant des variations des différents caractères. Si la sélection est réalisée à ce moment là, les corrélations observées peuvent en fait être des interactions liées à cette phase d'adaptation.
- Les réponses à la sélection peuvent aussi être mal appréciées si les conditions dans lesquelles est réalisée la sélection sont différentes de celles dans lesquelles la réponse à la sélection est évaluée.

- Enfin, par leur nature même, les expériences de sélection en laboratoire, qui soumettent les populations à une **sélection directionnelle constante** ne peuvent en aucun cas être comparées aux phénomènes de sélection fluctuante qui se produisent dans les populations naturelles.

En résumé, il convient de relativiser les résultats obtenus lors d'expériences de sélection, et en particulier de nuancer les transpositions aux populations naturelles qui peuvent en être déduites.

1.3 Protocole expérimental

La dispersion peut être considérée comme un caractère qualitatif : chaque individu peut être classifié dans l'une ou l'autre de ces deux catégories, dispersant ou non-dispersant. Cependant, on peut supposer que la « propension » à disperser est en fait un caractère quantitatif, distribué de façon continue. Un seuil de sensibilité propre à chaque individu l'amènera ensuite à réaliser ou non la dispersion, et donc à se trouver qualitativement parmi les dispersants ou les non-dispersants (Roff et Fairbairn, 2001).

Nous avons ici exercé une pression de sélection portant sur la dispersion mesurée de façon qualitative : chaque individu était caractérisé par le fait qu'il avait, ou non dispersé.

Le dispositif utilisé est constitué de deux cages assemblées (voir Chapitre 1, Figure IV-2). Avec deux tels dispositifs, on obtient 4 « couloirs », longs chacun de 98 cm. Chaque couloir est constitué de deux compartiments. Les mouches sont déposées à une extrémité d'un couloir. Chaque compartiment contient un godet de milieu axénique, disposé de telle façon que la distance entre le lieu de dépôt des mouches et le godet le plus éloigné soit le double de la distance entre le lieu de dépôt des mouches et le godet le plus proche (voir Figure IV-2).

Le test de dispersion, et l'expérience de sélection sont réalisées conjointement dans ce dispositif.

Pour le **test de dispersion** proprement dit, les drosophiles sont déposées après anesthésie par le froid à une extrémité d'un couloir et y sont laissées libres de leurs mouvements pendant 28h. Les cloisons séparant les deux

compartiments sont alors remises en place, et les mouches contenues dans chaque compartiment sont comptées et sexées. Les mouches contenues dans le compartiment le plus éloigné de leur lieu de dépôt sont dites « dispersantes ». On peut donc ainsi avoir une évaluation de la proportion d'individus dispersants parmi la population soumise à ce test.

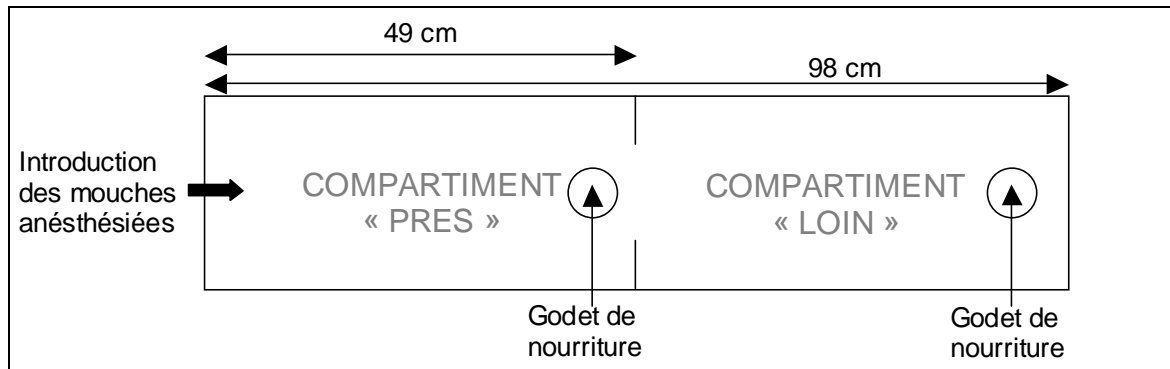


Figure IV-2 : Représentation schématique de l'un des quatre « couloirs » utilisés lors de l'expérience de sélection. Vu du dessus.

Pour la première génération de sélection, des mouches issues de l'élevage de masse ont été soumises à ce test de dispersion. Le lot de mouches initial a été divisé en quatre groupes, et chacun a été placé à l'extrémité d'un couloir.

Ensuite, pour toutes les générations, le protocole suivant a été retenu :

- **Lignée montante (+)** : les œufs pondus lors du test de dispersion sur le godet contenu dans le compartiment « loin » sont récupérés et placés dans des bouteilles contenant du milieu axénique. Après 11 jours de développement larvaire à 25°C, les imagos sont recueillis et placés dans des bouteilles contenant du milieu frais. Ces imagos sont donc les descendants des individus dispersants de la génération précédente. Ils sont alors à leur tour soumis au test de dispersion.
- **Lignée descendante (-)** : les œufs pondus lors du test de dispersion sur le godet contenu dans le compartiment « près » sont récupérés et placés dans des bouteilles contenant du milieu axénique. Après 11 jours de développement larvaire à 25°C, les imagos sont recueillis et placés dans des bouteilles contenant du milieu frais. Ces imagos sont donc les

descendants des individus non-dispersants de la génération précédente. Ils sont alors à leur tour soumis au test de dispersion.

- **Lignée « témoin soumis à l'expérience »** : les œufs pondus lors du test de dispersion sur les godets contenu dans les compartiments « près » et « loin » sont récupérés et placés dans des bouteilles contenant du milieu axénique. Après 11 jours de développement larvaire à 25°C, les imagos sont recueillis et placés dans des bouteilles contenant du milieu frais. Ces imagos sont donc les descendants des individus non-dispersants et dispersants de la génération précédente. Ils sont alors à leur tour soumis au test de dispersion. Les individus de cette lignée passent donc à chaque génération dans le dispositif expérimental. Par contre, cette lignée n'est soumise à aucune pression de sélection.
- **Lignée témoin** : parallèlement à l'expérience de sélection, la souche est maintenue par la technique de repiquage en masse. A chaque génération, des individus sont prélevés dans cet élevage et soumis au test de dispersion. Il s'agit donc là d'une lignée qui n'est soumise à aucune pression de sélection.

Pour toutes ces lignées, la quantité d'œufs placés dans une bouteille permet d'assurer qu'il n'y aura pas de compétition alimentaire au cours du développement larvaire.

La sélection a ainsi été poursuivie pendant 6 générations.

1.4 Analyse statistique

Nous disposions, pour chacune des lignées et chacune des générations, des comptages des individus dispersants et non-dispersants, ainsi que de leurs sexes.

Nous avons donc analysé les données correspondant au nombre migrants parmi le nombre total d'individus au moyen d'un modèle linéaire généralisé, avec une fonction de lien logit, et une distribution binomiale (procédure GENMOD du logiciel SAS, SAS, 1999). Comme nous l'avons vu précédemment, il existe au sein des populations de drosophiles des interactions qui induisent

une non-indépendance du comportement des individus. Cette non-indépendance se traduit statistiquement par une variabilité supplémentaire par rapport à celle attendue sous l'hypothèse d'une distribution binomiale (Aitkin *et al.*, 1989). Afin de tenir compte de cette variabilité supplémentaire lors des analyses, nous avons utilisé l'option DSCALE de la procédure GENMOD.

Dans tous les cas, nous avons sélectionné le meilleur modèle en éliminant successivement tous les facteurs non significatifs, et en vérifiant que l'adéquation aux données du dernier modèle ainsi obtenu (évaluée par le rapport entre le Chi-deux de Pearson corrigé par l'échelle et le nombre de degrés de liberté) était convenable (i.e. de l'ordre de 1).

Nous avons ainsi testé l'effet des facteurs : lignée, génération, sexe et sex-ratio (calculé comme le ratio entre le nombre de mâles et le nombre total d'individus contenus dans la population) et de leurs interactions à chaque fois que cela était possible.

1.5 Résultats

Parmi les 28 expériences réalisées, le nombre de mouches soumises au test de dispersion variait entre 32 et 720 (moyenne : 205,7, écart-type : 25,48), et le sex ratio variait entre 0,14 et 0,73 (moyenne : 0,48, écart-type : 0,02).

Nous n'avons trouvé aucun effet significatif des facteurs lignée, génération, sexe ou sex-ratio sur le comportement de dispersion des drosophiles (modèle constant, Chi-deux de Pearson corrigé par l'échelle=49,9344, 55 degrés de liberté). La proportion de dispersants observés pour chaque lignée et chaque génération est présentée sur la figure IV-3.

Il est à noter qu'une autre tentative de sélection réalisée au laboratoire dans les mêmes conditions a conduit à des résultats similaires (Armatys, comm. pers.), voir Figure IV-4.

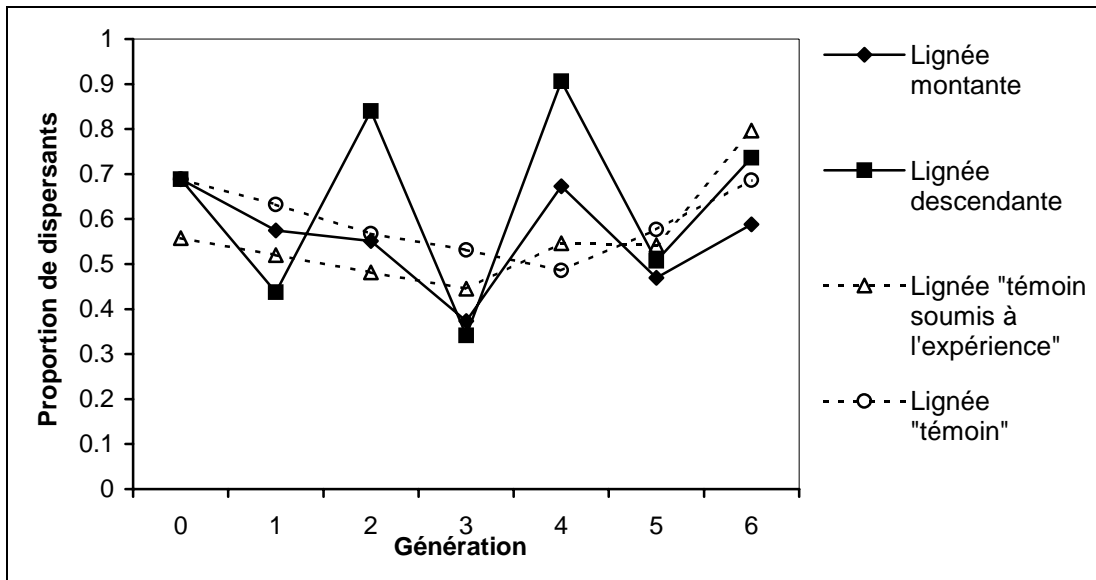


Figure IV-3 : Proportion de dispersants observée pour chaque lignée et chaque génération.

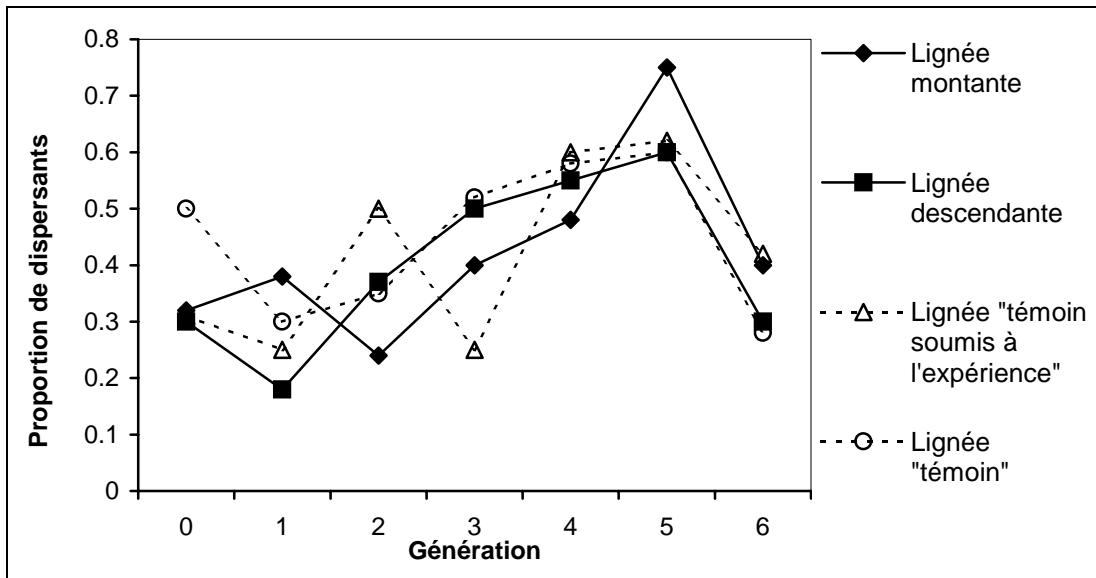


Figure IV-4 : Proportion de dispersants observée pour chaque lignée et chaque génération (d'après Armatys).

1.6 Discussion

Les résultats que nous avons observés ici ne sont pas contradictoires avec ceux obtenus par les autres auteurs lors de leurs expériences de sélection sur l'activité locomotrice chez *D. melanogaster*. En effet parmi les résultats précédemment publiés, ceux qui font état d'une réponse positive à la sélection signalent aussi la grande variabilité observée d'une génération à l'autre (Connolly, 1966), la très faible héritabilité observée pour le comportement

étudié (Van Dijken et Scharloo, 1980), ou encore la perte rapide des effets de la sélection (Narise, 1962).

Comparons maintenant les conditions dans lesquelles notre expérience a été réalisée avec les points critiques soulevés par Harshmann et Hofmann (2000).

- La souche que nous avons utilisée était, au moment où l'expérience de sélection a été réalisée, maintenue au laboratoire depuis un an. L'entretien de cette souche a toujours été réalisé avec le plus grand soin, en évitant au maximum que se produisent des « goulots d'étranglement » aboutissant à une perte de diversité génétique. On peut donc supposer que la souche était, dans sa composition génétique, assez fidèle à la population de départ dont elle était issue. La durée de un an de culture en laboratoire a sans doute permis d'éviter que la sélection ait lieu pendant la phase d'adaptation de la souche aux conditions du laboratoire, qui semblerait ne durer que pendant quelques générations (Krebs et Feder, 1997). Par contre, la méthode de maintien des souches, et les conditions même de l'expérience assuraient l'absence de compétition alimentaire pendant les stades larvaires. Il a donc pu y avoir accumulation éventuelle de mutations délétères en l'absence de sélection par compétition.
- L'utilisation d'une lignée témoin et d'une lignée « témoin soumis à l'expérience » nous a permis de nous assurer que l'utilisation même de notre dispositif n'induisait pas de sélection « cachée ».
- Il est clair, par contre, que tant les pressions de sélection effectuées que notre dispositif, qui ne proposait aucune variabilité quant aux milieux proposés aux drosophiles, sont très éloignés des conditions de vie des mouches sur le terrain.

L'absence de réponse observée lors de cette tentative de sélection ne signifie donc pas qu'il n'y ait pas déterminisme génétique au comportement de dispersion. Elle suggère que le déterminisme génétique du comportement de dispersion, s'il existe, n'est pas simple, et intervient sans doute de concert avec les facteurs environnementaux et maternels.

Compte tenu des résultats obtenus lors de cette tentative de sélection en environnement constant, nous avons alors choisi de rechercher le rôle relatif de chacun de ces différents facteurs au moyen d'une expérience où ils présentaient plusieurs niveaux de variation, placés en interaction.

2. « *Maternal, environmental and genetic determinants of movement and habitat selection in *Drosophila melanogaster »**

Manuscrit soumis (Behavioral Ecology).

Agnès Lefranc^{1, 3}, Jean Clobert¹ and Yannis Michalakis²

¹ Laboratoire Fonctionnement et Evolution des Systèmes Ecologiques, UMR 7625

Université Pierre et Marie Curie, 7 Quai St Bernard, Case 237, F-75252 Paris Cedex 05.

² Centre d'Etudes sur le Polymorphisme des Microorganismes, UMR 9926, IRD, 911 Avenue Agropolis, B.P. 5045, F-34032 Montpellier Cedex 1

³ Corresponding author

phone: +33.1.44.27.31.45

fax: +33.1.44.27.76.42

e-mail: Agnes.Lefranc@snv.jussieu.fr

Running title : Determinants of movement and habitat selection in *D. melanogaster*.

Abstract

We conducted an experimental study, using *Drosophila melanogaster* as a model species, in order to determine the relative roles of maternal, environmental and genetic effects in the determinism of movement and habitat selection behaviors in *D. melanogaster*. We used acetic acid and ethanol, two metabolic products of the micro-organisms used by *D. melanogaster* as cues during habitat selection processes, and which are easy to manipulate. We experimentally determined concentrations of these two compounds that have an attractive effect on flies. Using these cues as factors of environmental and maternal variation, and iso-female lines as factors of genetic determinants variation, we designed an experiment crossing all the effects. We measured, under each condition, realized dispersal and habitat selection. Both maternal and environmental effects, and their interaction, were significant, whereas genetic determinants were not. These results are discussed, in the light of *D. melanogaster* biology, especially the role of maternal effects in relation with the life cycle of *D. melanogaster*, and through their more general implications for the ecology of habitat selection and dispersal, particularly the lack of genetic effect.

Keywords

Habitat selection, dispersal, movement, *Drosophila melanogaster*, maternal effects, environmental variation, genetic determinism, conditional dispersal.

2.1 Introduction

Habitat selection and dispersal are two behaviors that greatly influence the fitness of individuals (Clobert *et al.*, 2001). Dispersal can be defined as the movement of an individual from one patch to another. It can be broken down into three temporally successive processes: leaving a habitat, moving from one habitat to another and settling on a new habitat. In this paper, we search for the determinants of the last two phases of dispersal: movement and settlement.

Many costs and benefits need to be taken into account when considering the evolution of dispersal. Three recognized benefits are avoidance of intra-specific competition, inbreeding avoidance and dealing with environmental variability (Clobert *et al.*, 1994, Ferrière *et al.*, 2000 and Clobert *et al.*, 2001). However, dispersal also entails costs to the individual, including increased vulnerability to predators during movement, energetic costs of locomotion, and the risk of not finding a suitable habitat.

Habitat selection occurs during the settling phase, and is essential in avoiding unsuitable habitats. Cues linked to habitat quality are often used by animals (Stamps, 2001). Abiotic factors can be used as cues: for example, temperature (Huey, 1991), humidity (Shorrocks and Nigro, 1981, Huk and Kuhne, 1999), luminosity (Shorrocks and Nigro, 1981), colour (Volpe *et al.*, 1967), nature (Huk and Kuhne, 1999) or texture (Chess and Ringo, 1985) of the substrate, are cues used by Drosophila and other Insects species. Moreover, the presence and characteristics of congeners themselves can be used as a cue: Drosophila (Chess et Ringo, 1985) and mosquitoes (Edgerly *et al.*, 1998) chose their oviposition site according to the presence of conspecifics or individuals from other species, as well as some reptiles (Stamps, 1987, 1988), and birds such as kittiwakes select their habitat on the basis of their conspecific reproductive success (Danchin *et al.*, 1998).

In Drosophila melanogaster, several studies have demonstrated that various cues can intervene on habitat selection (see Taylor, 1987 for a review, and Rice

and Salt, 1988). In females, habitat selection is an important feature directly determining offspring development. Drosophila melanogaster flies live in orchards or vineyards (Shorrocks, 1982). In these environments, females lay eggs on decaying fruit. These patches can vary in quality according to the fruit's size and stage of decay. One can then expect that some precise strategies of oviposition site selection have evolved in this species. Indeed, in laboratory studies, the quality and the amount of the medium on which larval development takes place are known to highly influence various components of fitness. These include larval and pupal survival (Moya and Botella, 1985, Lefranc and Bundgaard, 2000a), fecundity (Lefranc and Bundgaard, 2000b) and aging (Lints and Lints, 1969).

A variety of factors have been shown to influence oviposition site selection, such as texture of the medium, presence of larval residues (Chess and Ringo, 1985), nature of the fruit substrate (Hoffmann and Turelli, 1985), decaying stage of fruits (Hoffmann, 1985) and the presence of various chemical compounds, including ethanol (Jaenike, 1982). Other factors such as thermal stress, (Feder, 1997) have been shown not to be cues in site selection (see Taylor, 1987 for a review). Our own previous studies have allowed us to determine more precisely some of the cues used by Drosophila melanogaster flies when choosing their habitat. Specifically, we demonstrated that Drosophila were attracted to medium carrying traces of congeners, and medium with micro-organisms that are carried internally and externally by D. melanogaster (Lefranc *et al.* submitted). These micro-organisms are hence one of the cues taken into account by D. melanogaster during habitat selection. Indeed, the presence of these micro-organisms on a fruit substrate increases drastically its nutritive value for Drosophila larvae (Lefranc *et al.*, submitted). Conjointly to environmental cues, other factors can influence habitat selection behavior in D. melanogaster: it has experimentally been shown that early adulthood environment can modify oviposition site selection (Jaenike, 1982, Hoffmann, 1985, Hoffmann and Turelli, 1985), and that genetic determinants also play a role (Rice and Salt, 1988). However, most habitat selection studies have been conducted at very small spatial scales, although Hoffmann (1985)

demonstrated that spatial scales can modify habitat selection behavior. We studied habitat selection of Drosophila melanogaster at a relatively large scale, in conjunction with movement.

Concerning locomotor activity, experimental studies gave consistent results about the effect of environmental factors such as light (David, 1971), temperature and humidity (Grossfield, 1978). Nevertheless, the effects of environmental cues used during oviposition site selection on locomotor activity have never been studied for themselves, even if long-distance attraction of D. melanogaster toward decaying fruits is reported in a field work (McKenzie, 1974) and is traditionally used to capture *Drosophila* during field studies (attractive baits containing decaying fruits, Shorrocks, 1982). However, previous movement studies searching for genetic determinants of locomotor activity in Drosophila melanogaster had shown somewhat surprising results. Results varied with experimental conditions (Ewing, 1963), and showed little (Van Dijken and Scharloo, 1980, Narise, 1962, Connolly, 1966) heritability of the character. Our own previous attempts to select for locomotor activity did not show the trait to be heritable (Lefranc, unpublished results). This was due in part to the existence of interindividual attractiveness (Lefranc et al., 2001).

We designed an experiment combining habitat selection and movement in order to search for the determinants controlling these two behaviors. The need for such experimental studies has been emphasized recently (Ferrière et al., 2000, Clobert and Massot, 2000), as most theoretical models of dispersal evolution suppose the existence of a single determinism, often genetic (see Johnson and Gaines, 1990, Dieckmann and O'Hara, 2000, Ferrière et al. 2000).

We first studied in detail the cues taken into account by Drosophila melanogaster during habitat selection. We particularly focused on one such cue, products of the metabolism of micro-organisms, because it is easily manipulated.

We then designed an experiment where the presence of these cues was combined with the distance between habitats in order to search for the determinism of movement and habitat selection. The role of three kinds of

determinants was studied in this experiment: genetic, pre-imaginal (i.e. larval environment) and environmental determinants. The role of genetic determinants was studied using isofemale lines. The role of pre-imaginal determinants was studied by varying the nature of the larvae rearing medium. The environmental determinants were studied by varying the nature and the distance of the medium patches proposed to individuals.

2.2 Materials and methods

We first studied the cues that *Drosophila* used during habitat selection. More precisely, we tested the effect of various products of the metabolism of micro-organisms, because our previous studies demonstrated that micro-organisms had a strong attractive effect on *Drosophila* (Lefranc *et al.*, submitted). We were able to manipulate these cues to make a habitat attractive. Having some easily manipulable cues, we were then able to perform the core experiment concerning habitat selection and movement.

2.2.1 Strain and rearing conditions

The flies used in the experimental part of this study are from the Nimes strain (originating from larvae collected on rotted figs in Nimes in September 1996). This strain was maintained on axenic medium in the laboratory by mass culture (David, 1959) in order to avoid genetic drift (Boesiger, 1962).

All experiments and mass culture took place under an artificial daylight of 1500 lux, with a nycthemeral rhythm of 12:12, and relative humidity of approximately 75%. These conditions are usually considered optimal for flies' locomotion activity (David, 1983).

2.2.2 Cues and habitat selection

We first checked that micro-organisms had an attractive effect when added to a natural substrate such as apples. A solution containing micro-organisms was obtained by diluting 1g of axenic medium where *Drosophila* (adults and larvae) had foraged into 1mL of sterile distilled water. The use of water permitted the separation of micro-organisms from other hydrophobic compounds, such as pheromones, produced by flies.

Granny-Smith apples were then externally disinfected with alcohol, in order to remove all micro-organisms present on their surface. The apples were then cut into eight equal pieces. Half of the pieces (randomly chosen) received 100 μ L of the solution of micro-organisms, and the other half received 100 μ L of sterile distilled water. These apple bits were incubated at 25°C. After 3 days, we visually checked that there was development of rot on the apple bit contaminated with the solution of micro-organisms, and no development of rot on the apple bit inoculated with sterile distilled water. Apple bits were then individually placed into sterile glass bottles (bottles classically used for *Drosophila* rearing). Two bottles, one containing a rotten apple bit and one containing a non-rotten apple bit, were placed at two ends of a transparent plastic box (14 x 21 x 49 cm, see Figure 1A). Three days old Nimes flies were introduced at the center of the box, after anesthetization by cold (Ashburner, 1989). Due to quick recovery, this method of anesthetization did not allow to count the flies prior to the experiment. Flies were hence counted and sexed a posteriori. Flies had the choice between the bottle containing the apple bit inoculated with the solution of micro-organisms, and the bottle containing the apple bit inoculated with water. We let the flies move freely in the device for 24h. At the end of this period, bottles were carefully closed with a foam stopper, and flies contained in each bottle were counted.

We then tested for the effect of various products known to be present in the natural environment of *Drosophila*, and to be metabolic products of yeast and bacteria. We retained acetic acid and ethanol, because measures of the pH of fruits inoculated with micro-organisms (pH < 3 after 3 days of incubation, Lefranc, unpublished data) and observations (smelling) suggested that acetic acid is produced in this case. Moreover, these two products were demonstrated to be present in rotten fruit where *Drosophila melanogaster* larvae and/or adults are found (Mc Kenzie, 1974, Mac Kenzie and Mac Kechnie, 1979, Hoffmann and Parsons, 1991).

We used the artificial axenic medium as a basis, for practical reasons. In order to avoid excessive evaporation, acetic acid was added to the medium after sterilization, just before putting the medium into the bottles. Ethanol (95°

solution), which is much more volatile, was added to the top of the medium just before use. In order to let ethanol penetrate into the medium, we perforated the surface of the medium with a sterile cone tip.

We tested various concentrations of ethanol and acetic acid (10% or 2% acetic acid and 7% ethanol), chosen according to published data concerning the concentrations of these compounds found in the field: 10% acetic acid corresponded to the concentration found in grapes contaminated with microorganisms responsible for sour rot (Guerzoni and Marchetti, 1987), whereas 7% ethanol and 2% acetic acid corresponded to concentrations found in fermenting piles of grapes residues (McKenzie and McKechnie, 1979). For each of these concentrations, the same amount of distilled sterile water was added into other bottles containing medium. One bottle containing acetic acid and/or ethanol was placed at one end of a transparent plastic box. The bottle containing sterile distilled water was placed at the other end of the plastic box (Figure 1A). As previously, 3 days old Nimes flies were placed at the center of the box. After 24h, the number of flies contained in each bottle was counted.

This experiment allowed us to determine the concentration of acetic acid and alcohol (and eventually of esters produced by reaction between these two components) that had an attractive effect on *Drosophila*.

2.2.3 Determinants of movement and habitat selection

The aim of this experiment was to test for the effect of genetic, environmental and pre-imaginal factors on movement and habitat selection using the presence of acetic acid and ethanol as one of the cues.

The “genetic” factor was studied through the use of iso-female lines. In order to obtain full sibs, we collected virgin females, and placed them with a male after light ether anesthetization (Ashburner, 1989). Each of these couples hence gave a group of full sibs. If movement and habitat selection were genetically determined, we expected lines to differ in these behavioral traits.

The “pre-imaginal environment” factor was studied by varying the medium on which larvae developed. We used two kinds of medium: normal axenic

medium, and axenic medium added with 2% v/v acetic acid and 7% v/v 95° ethanol (called “modified axenic” in the following). The “modified axenic” medium corresponded, as regards its content of alcohol and acetic acid, to fruit decaying after microbial contamination (McKenzie and McKechnie, 1979).

The male and the virgin female, originating from mass rearing on axenic medium, were first placed for 48h in a tube containing axenic medium, and were then transferred in a tube containing «modified axenic» medium for 24h. Oviposition durations were different between the two media, because when placed on axenic medium, the female was only a few hours old and had undergone ether anesthetization. She was then not able to copulate and lay eggs immediately. The eggs laid on the two media developed for 11 days at 25°C, and yielded two groups of full sibs, for each line, having two different pre-imaginal environments. Flies were then aged for two to three days in the same tubes.

The “environment” factor was studied by varying the quality of the medium and the spatial pattern of the patches proposed to the flies during the experimental assay. Variation of the quality of the medium was obtained by using axenic and «modified axenic» medium. Variation of the spatial pattern was obtained by placing patches of medium near or far from the flies release point (Figure 1B).

Each group of flies was separated into four sub-groups. The four sub-groups were then introduced to a different experimental situation.

In all experimental situations, flies had the choice between two tubes, one close to the release point, and the other at some distance (Figures 1B and 2):

- Experiment 1: the close tube contains «modified axenic» medium. The distant tube contains axenic medium.
- Experiment 2: the close tube contains some axenic medium, and the distant tube contains «modified axenic» medium.
- Experiment 3: both tubes contain axenic medium.
- Experiment 4: both tubes contain «modified axenic» medium.

In all cases, flies were placed at the beginning of a plastic corridor (98cm x 10cm x 20cm, see Figure 1B). The tube closer to the release point was placed at 49 cm from the beginning of the corridor, and the distant tube was placed at 98cm from the release point. Flies were able to move freely in this device for 24h. At the end of this period, we carefully replaced some foam stoppers on the tubes and counted and sexed the flies contained in each tube. Flies contained in the first tube were designed “ residents”, and flies contained in the second tube were designed “migrants”. In all experiments, the flies placed in the corridors at the beginning of the experiment were inside the tubes at the end of the experiment.

2.2.4 Statistical analyses

All results were based on count data. Thus, we used some generalized linear models with a logit link function, and a binomial distribution (GENMOD procedure from the SAS software, SAS, 1999). *Drosophila* can show group behavior (Lefranc *et al.*, 2001) and this might induce some extra-binomial variability (non-independence between individuals). In order to correct for this over-dispersion we used the DSCALE option of the GENMOD procedure whenever necessary.

For each case, we selected the best fit model by successively removing non-significant factors (Backward selection) and checking the fit of the final model (estimated by the scaled Pearson Chi-square divided by the number of degrees of freedom).

Concerning the experiments investigating cues, we tested if the factors replicate, sex and sex-ratio (calculated as the number of males divided by the total number of flies) had a significant effect.

When the replicate factor was significant, we used the following method: since we only wanted to test if a particular cue had an attractive effect, we analyzed the data considering that the statistical unit was the replicate itself. For this purpose, we considered each replicate as a Bernoulli trial, having two possible outcomes: obtaining more than 50% of the flies on a particular habitat or obtaining less than 50% of the flies on this habitat. We calculated, using a

Binomial law, the probability of obtaining the observed (or more) number of replicates with over 50% of the flies in a given habitat, under the null hypothesis of equiprobability of the two issues. If this probability was less than 0.05, we then rejected the null hypothesis and concluded on the existence of an attractive (or repulsive) effect of the habitat considered.

Concerning the movement and habitat selection data, we tested the effect of various factors (iso-female line, rearing medium, nature of the close and distant mediums, temperature, sex and sex-ratio) and of their interactions.

2.3 Results

2.3.1 Cues associated to habitat selection

2.3.1.1 Apple bits inoculated with micro-organisms vs. apple bits inoculated with sterile distilled water

This experiment contained four replicates. The number of flies ranged from 86 to 121 (mean=104, standard error=9.55). The sex-ratio ranged from 0.55 to 0.79 (mean=0.69, standard error=0.05). We did not find a replicate effect nor a sex effect, nor an interaction between these factors (constant model: Pearson Chi-square=5.2156, d.f.=6). Mean proportion of flies on the apple contaminated with micro-organisms solution was equal to $97.6 \pm 1.4\%$. This percentage is significantly ($\alpha=5\%$) higher than 50%, hence showing that flies were attracted toward apple bits contaminated with micro-organisms.

2.3.1.2 Axenic medium vs. axenic medium added with acetic acid at the volumic concentration of 10%

We replicated this experiment twice. Number of flies in each experiment was 72 and 135 respectively, and sex-ratios were 0.50 and 0.49. We did not detect a replicate effect, nor a sex effect (constant model: Pearson Chi-square=2.0540, d.f.=3). The mean proportion of flies on the medium added with acetic acid was equal to 0.9% (confidence interval with $\alpha=5\%$: [0-2.2%]). This percentage is significantly lower than 50%, hence showing that flies were repulsed by axenic medium added with 10% of acetic acid.

2.3.1.3 Axenic medium vs. «modified axenic» medium.

We replicated this experiment 12 times. The number of flies ranged from 13 to 102 (mean=60.75, standard error=6.67). The sex-ratio ranged from 0.45 to 0.75 (mean=0.56, standard error=0.03). The best fit model took into account sex and replicate effects (Pearson Chi-square=21.4069, scaled Pearson Chi-square=9.4779, d.f.=11). The replicate factor had a significant effect (Chi-square=49.60, d.f.=11, $P < 0.0001$), as did the sex factor (Chi-square=15.23, d.f.=1, $P < 0.0001$). We hence treated separately males and females, considering the replicate as the statistical unit. In 11 over 12 replicates, the observed percentage of females in the bottle containing «modified axenic» medium was higher than 50% (Figure 3). It was the same for males (Figure 3). Under the null hypothesis that flies' behavior is independent from the nature of the medium, the probability of obtaining 11 or more replicates with over 50% in one medium is 0.0032. These results lead us to reject the null hypothesis and suggest that there is an attractive effect of the «modified axenic» medium, for both males and females. The concentrations of acetic acid and ethanol in the «modified axenic» medium that was chosen by the flies correspond closely to what has been found in the field (Mc Kenzie and Mc Kechnie, 1979).

These concentrations were used for all the following experiments.

2.3.2 Movement and habitat selection.

For the 240 trials constituting our experimental data set, mean temperature during the experiment ranged from 23.6°C to 25.4°C (mean=24.3°C, standard error=0.10), sex-ratio ranged from 0 to 1 (mean=0.46, standard error=0.01). These variations in the sex-ratio were only due to a sampling effect when placing flies at random in the corridors. The number of flies in each experiment ranged from 1 to 48 (mean=12.9, standard error=0.56).

The model selected (scaled Pearson Chi-square=213.1616, d.f.=233) included effects of the rearing medium (Chi-square=10.30, d.f.=1, $P=0.0013$), the close medium (Chi-square=55.19, d.f.=1, $P < 0.0001$), the distant medium (Chi-square=13.07, d.f.=1, $P=0.0003$), and interactions between close and distant mediums (Chi-square=8.59, d.f.=3, $P=0.0034$), interactions between rearing

and close medium (Chi-square=7.24, d.f.=3, P=0.0071), and interactions between rearing and distant medium (Chi-square=6.62, d.f.=3, P=0.0101).

Thus, the only factors that seem to have a significant effect on the flies' habitat selection and movement are the experimental condition, the rearing medium and the interaction between them. Mean values of dispersal probabilities according to the rearing medium and environmental condition factors are presented in Figure 4.

2.4 Discussion

2.4.1 Cues and habitat selection

Similar to previous studies, micro-organisms carried by congeners were important for habitat selection. In this current experiment, we have used a natural substrate (apples) whereas previous results have been obtained using artificial media (Lefranc *et al.*, submitted). It was also demonstrated that the addition of micro-organisms on fruit strongly increases fruit quality in terms of egg-to-adult survival (Lefranc *et al.*, submitted). In *Drosophila melanogaster* there is therefore a concordance between oviposition preference and larval survival. This strong association between fitness and oviposition preference was also found for some parasitoids (*Trybliographa rapae*, Neveu *et al.*, 2000). This is not the case however for all insect species; some parasitoids show a lack of concordance between host selection and larval survival (for example, *Leptomastix dactylopii*, Rivero, 2000, *Anagyrus pseudococci*, Islam and Copland, 2000). Some phytophagous butterflies also show the same mismatch between host plant selection during oviposition and offspring survival, (Wiklund, 1975, Thompson, 1998, Leyva *et al.*, 2000), as well as some mycophagous flies (Pawlitz and Bultman, 2000). This may suggest that the positive association found in *Drosophila melanogaster* can be linked to the intensity of the positive effect of micro-organisms on fruit quality: a strategy based on cues not related to micro-organisms could not have evolved, as survival appears impossible when these micro-organisms are not present (Lefranc *et al.*, submitted).

Acetic acid and ethanol have been shown to have different effects whether considered alone or together. Acetic acid at the concentration of 10% v/v had a strong repulsive effect. Mc Kenzie and Mc Kechnie (1979) and Chakir *et al.* (1996) have also shown that this concentration induced a high larval mortality (up to 100%).

On the contrary, 2% v/v acetic acid mixed with 7% v/v ethanol had an attractive effect. At these concentrations, the two compounds do not induce a significant effect on larval survival (Hageman *et al.*, 1990, Chakir *et al.*, 1996). Moreover, it has been shown that in piles of decaying grape residues, *Drosophila melanogaster* larvae are mainly found in places where acetic acid and ethanol concentrations are about these values (Mc Kenzie and Mc Kechnie, 1979). The presence of these compounds at low concentrations such as the one we used, may reveal the presence of micro-organisms that constitute a cue for habitat suitability, without causing deleterious effects to the larvae.

2.4.2 Determinants of movement and habitat selection

Drosophila have been shown to be attracted by one another (Lefranc *et al.*, 2001). This is likely to induce non-independence between individuals. Indeed, even in a highly controlled experimental design, we found an over-dispersion of the data, which can be translated into non-independence in movement between individuals. Use of appropriate statistical methods allowed us to study the importance of pre-imaginal, environmental and genetic factors, despite this high variability.

2.4.2.1 The pre-imaginal environment effect

The medium on which larvae have been reared (pre-imaginal environment) had a significant effect on movement and habitat selection.

In *Drosophila melanogaster*, the presence of various compounds during larval development and early adult life can modify habitat selection behavior. Jaenike (1982) has shown that the presence of ethanol (at a concentration of 7% v/v) in the environment of larvae and early adults increased the preference

of females for a medium containing ethanol during oviposition. Jaenike (1982) has also demonstrated that the presence of ethanol was necessary in the early adulthood environment to observe this effect. Our experiment confirms this conclusion. This result can likely be generalized to natural conditions since in a natural environment, pupae are not far from the place where eggs have initially been laid, as larvae can not move on long distances, and especially can not move to another fruit. The adult is clearly likely to be “conditioned” by the habitat on which the female has laid her eggs.

Adults obtained from larvae reared on a «modified axenic» medium react differently from adults obtained from larvae reared on axenic medium to the presence of an axenic or «modified axenic» medium close or far from them (see Figure 4). The effect of conditioning on preference for oviposition sites observed by Jaenike (1982) seems to operate even when the choice implies some movement. This conclusion was also suggested by studies made in the field by Turelli *et al.* (1984). Larval and early adulthood conditioning appear to have an effect on both movement and habitat selection. This can be related to the habitat cuing phenomenon described by Stamps (2001): animals “might use stimuli associated to their original habitat as a cue to help them identify and locate another suitable habitat.”

Maternal effects are defined as “a direct effect of a parent’s phenotype on the phenotypes of its offspring” (Bernardo, 1996). The pre-imaginal environment can then be considered as a maternal effect (Bernardo, 1996). Evidence that maternal effects can modulate dispersal behavior is accumulating in various organisms, from plants to mammals (Mc Kay and Wellington, 1977, Clobert and Massot, 2000, De Fraipont *et al.*, 2000, for reviews see Ims and Hjermann, 2001). Our work adds more evidence of the importance of these maternal effects and emphasizes the need to account for such effects in the study of dispersal.

2.4.2.2 The environmental conditions effect

Environmental conditions were also found to strongly influence movement and habitat selection. Individuals tended to stay nearby their release point when

their preferred habitat («modified axenic» medium) was offered close to this point (see Figure). This trend was even stronger when the medium proposed far from the release point is axenic medium (see Figure 4). On the contrary, when the attractive medium was placed far from the release point, the attraction of individuals toward the preferred habitat depended on their rearing condition (see Figure 4). Flies seem therefore able to assess the characteristics of a habitat even at some distance (98 cm separate the distant medium from the flies release point). This supposes the existence of a system allowing the perception of habitat cues. In our case, the only difference between the habitats was the presence or absence of a mixture of acetic acid and ethanol. The presence of these compounds does not modify the visual appearance of the medium, indicating that some chemical cues are most likely used. In an experiment, molecules diffuse in the atmosphere, hence providing by their presence and concentration information about the quality and distance of the habitat. Chemo-perception is indeed well-developed in insects, and the existence of such a system is plausible in *Drosophila melanogaster*.

It appears from these results that habitat selection can not be totally separated from dispersal in *Drosophila melanogaster*, as within a certain distance, information about the presence of potential habitats seems to be associated to their perceived quality.

2.4.2.3 The lack of direct genetic effect

This experiment failed to reveal any difference across iso-female lines.

This is in accordance with the fact that other studies also have proved inconclusive when trying to seek for the genetic determinants of dispersal behavior through selection experiments. Some studies found a great variability between replicates (Connolly, 1966), others a difference in dispersal behavior within the same genetical background, (depending if flies were observed alone or with other flies, Ewing 1963). Finally, some found little heritability of the trait (Narise, 1962, Van Dijken and Scharloo, 1980). Concerning habitat selection, Rice and Salt (1988), found that habitat selection was governed by some genetic determinants. The discrepancy between this result and ours can

certainly be attributed to the following facts: Rice and Salt (1988) combined various factors of habitat variation (phototaxis, geotaxis, chemotaxis and developmental time) in a device restraining movements of flies to walking over small distances. The “habitat selection” character they studied is hence certainly quite different from the one we are studying here, which combines movement by either walking or flying over relatively large distances to habitat selection based on chemical variation only.

These results do not imply that there is no genetic background in the determinism of movement and habitat selection in Drosophila melanogaster. First, our experimental design and the associated statistical tests were perhaps not powerful enough to detect a subtle genetic effect. The low power of tests was mainly due to the fact that we had a single replicate for each experimental situation within each line. Having more replicates was impossible, due to the small number of flies obtained for each lines. In order to obtain more flies, we could have increased the duration of oviposition time on each medium. But this would have induced some side effects, as in Drosophila melanogaster, the mother's age is known to influence the characteristics of its offspring (David, 1961). Moreover, in other Insects species, the age of the mother has been shown to induce variability in the offspring dispersal behavior (McKay and Wellington, 1977, Fox et Mousseau, 1988). Using offspring produced during two consecutive days for each line allowed us to limit the possible effects of this phenomena. Our approach was hence perhaps not powerful enough to detect small effects of genetic variation, but ensured us from including in our analysis side effects of maternal age. Nevertheless, our results suggest that if there is a genetic determinism for dispersal it is not due to few genes with large effects. For example, the genetic determinants might operate by modifying the reaction norm of movement and habitat selection behaviors in response to environmental cues. Our experiment, testing only for two rearing media and 4 experimental situations was perhaps not complex enough to measure such quantitative effects. To study dispersal and habitat selection in Drosophila melanogaster (and actually in most organisms), one may want to concentrate on the “reaction norm” approach, by a fine grained

variation of pre-imaginal and adult environments. Environmental conditions, experienced during pre-imaginal life or at least at adulthood override the eventual effect of direct genetic determinants.

2.5 Conclusion

Our experiments confirmed the importance of maternal and environmental effects on movement and habitat selection in *Drosophila melanogaster*. This is another example of a species with a strong condition-dependant dispersal behavior (Clobert and Massot, 2000, Ims and Hjermann, 2001 for a review). This underlines the need for a better understanding of the environmental and maternal influences in the evolution of dispersal (Ferrière et al., 2000, Clobert et al., 2001).

2.6 Acknowledgements

We are grateful to Jean-Marc Rossi for helpful technical assistance. We gratefully acknowledge the critical comments by Paul Doherty to an earlier version of this manuscript

2.7 References

- Ashburner M, 1989. Anaesthetisation. In: *Drosophila*, A laboratory handbook. Cold Spring Harbor Laboratory Press; 1989, 248-251.
- Bernardo J, 1996. Maternal effects in animal ecology. *American Zoologist*, 36: 83-105.
- Boesiger E, 1962. Sur le degré d'hétérozygotie des populations naturelles de *Drosophila melanogaster* et son maintien par la sélection naturelle. *Bulletin Biologique Franco Belge* 96: 3-122.
- Chakir M, Capy P, Genermont J, Pla E, David JR, 1996. Adaptation to fermenting resources in *Drosophila melanogaster*: ethanol and acetic acid tolerances share a common genetic basis. *Evolution*, 50: 767-776.
- Chess KF, Ringo JM, 1985. Oviposition site selection by *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Evolution*, 39: 869-877.
- Clobert J, Danchin E, Nichols J, Dhondt, AA, 2001. *Dispersal : individuals, populations and communities*. Oxford University Press.

- Clobert J, Massot M, Lecomte J, Sorci G, de Fraipont M, Barbault R, 1994. Determinants of dispersal behavior: the common lizard as a case of study. In: *Lizard ecology: historical and experimental perspectives*, (Vitt LJ, Pianka ER, eds). Princeton University Press; 183-206.
- Clobert J, Massot M, 2000. Processes at the origin of similarities in dispersal behaviour among siblings. *Journal of Evolutionary Biology*, 13: 707-719.
- Connolly K, 1966. Locomotor activity in *Drosophila*: selection for active and inactive strains. *Animal Behaviour* 14: 444-449.
- Danchin E, Boulinier T, Massot M, 1998. Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: implications for the study of coloniality. *Ecology*, 79 : 2415-2428.
- David J, 1959. Etude quantitative du développement de la drosophile élevée en milieu axénique. *Bulletin Biologique Franco Belge* 93 : 472-505.
- David J, 1961. influence de l'état physiologique des parents sur les caractères des descendants. *Annales de Génétique*, 3(2) :1-78.
- David J, 1971. Recherche sur la composition des populations de drosophilidae de la region de Makoku (Gabon) activité nyctémérale, abondance et répartition des espèces. *Biologia Gabonica*, 107: 67-79.
- David JR, Allemand R, Van Herrewege J, Cohet Y, 1983. Ecophysiology: Abiotic factors. In: *The genetics and Biology of Drosophila*, Vol. 3d (Ashburner M, Carson H L, Thompson Jr. J L, eds). New-York: Academic Press, 105-170.
- de Fraipont M, Clobert J, John-Alder H, Meylan S, 2000. Increased pre-natal maternal corticosterone promotes philopatry of offspring in common lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Animal Ecology*, 69: 404-413.
- Dieckmann U, O'Hara B, 1999. The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology and Evolution.*, 14: 88-90.
- Edgerly, JS, McFarland, M, Morgan, P, Livdahl, T, 1998. A seasonal shift in egg-laying behaviour in response to cues of future competition in a treehole mosquito. *Journal of Animal Ecology*, 67:805-818.
- Ewing AW, 1963. Attempts to select for spontaneous activity in *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour* 11: 369-378.
- Feder ME, Blair N, Figueras H, 1997. Oviposition site selection: unresponsiveness of *Drosophila* to cues of potential thermal stress. *Animal Behaviour*, 53: 585-588.
- Ferrière R, Belthoff JR, Olivieri I, Krackow S, 2000. Evolving dispersal: where to go next ? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 5-7.

- Fox CW, Mousseau TA, 1988. Maternal effects as adaptations for transgenerational phenotypic plasticity in insects. In: Maternal effects as adaptations (Mousseau TA, Fox CW, eds). Oxford University Press, 159-177.
- Grossfield, J. (1978). Non-sexual behavior of *Drosophila*. In: The genetics and biology of *Drosophila*, Vol. 2b (Ashburner M, Wright TRF, eds). New-York: Academic Press, 2-126.
- Guerzoni, E, Marchetti, R, 1987. Analysis of the yeast flora associated with grape sour rot and of the chemical markers. *Applied and Environmental Microbiology*, 53:571-576.
- Hageman J, Eisses KT, Jacobs PJM, Scharloo W, 1990. Ethanol in *Drosophila* cultures as a selective factor. *Evolution*, 44: 447-454.
- Hoffmann AA, 1985. Effects of experience on oviposition and attraction in *Drosophila*: comparing apples and oranges. *The American Naturalist*, 126: 41-51.
- Hoffmann AA, Turelli M, 1985. Distribution of *Drosophila melanogaster* on alternative resources effects of experience and starvation. *The American Naturalist*, 126: 662-679.
- Hoffmann AA, Parsons PA, 1991. Evolutionary genetics and environmental stress. Oxford University Press.
- Huey, RB, 1991. Physiological consequences of habitat selection. *The American Naturalist*, 137:S91-S115.
- Huk T, Kuhne B, 1999. Substrate selection by *Carabus clatratus* (Coleoptera, Carabidae) and its consequences for offspring development. *Oecologia*, 121:348-354.
- Ims RA, Hjermann D, 2001. Condition-dependant dispersal. In: Dispersal : individuals, populations and communities (Clobert J, Danchin E, Nichols J, Dhondt AA, eds). Oxford University Press, 203-216.
- Islam KS, Copland MJW, 2000. Influence of egg-load and oviposition time interval on the host discrimination and offspring survival of *Anagyrus pseudococci* (Hymenoptera: Encyrtidae), a solitary endoparasitoid of citrus mealybug, *Planococcus citri* (Hemiptera: Pseudococcidae). *Bulletin of Entomological Research*, 90: 69-75.
- Jaenike J, 1982. Environmental modification of oviposition behavior in *Drosophila*. *The American Naturalist*, 119: 784-202.
- Johnson ML, Gaines MS, 1990. Evolution of dispersal; theoretical models and empirical test using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 449-480.
- Lefranc A, Bundgaard J, 2000a. Crowding, food quality and wing size in *Drosophila melanogaster*. *Drosophila Information Service*, 83: 171-174.
- Lefranc A, Bundgaard J, 2000b. The influence of male and female body size on copulation duration and fecundity in *Drosophila melanogaster*. *Hereditas* 132: 243-247

- Lefranc A, Jeune B, Thomas-Orillard M, Danchin E, 2001. Non independence of individuals in a population of *Drosophila melanogaster*: effects on spatial distribution and dispersal. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Série III*, under press.
- Leyva KJ, Clancy KM, Price PW, 2000. Oviposition preference and larval performance of the western spruce budworm (Lepidoptera Totricidae). *Environmental Entomology*, 29:281-289.
- Lints FA, Lints CV, 1969. Influence of preimaginal environment on fecundity and ageing in *Drosophila melanogaster* hybrids. I. Preimaginal population density. *Experimental Gerontology* 4: 231-244.
- MacKay PA, Wellington WG, 1977. Maternal age as a source of variation in the ability of an aphid to produce dispersing forms. *Results in Population Ecology* 18:195-209.
- Mc Kenzie JA, Mc Kechnie SW, 1979. A comparative study of resource utilisation in natural population of *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Oecologia*, 40: 299-309.
- McKenzie JA, 1974. The distribution of vineyard populations of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* during vintage and non-vintage periods. *Oecologia* 15: 1-16.
- Moya A, Botella LM, 1985. Larva to adult and pupa to adult mortality in crowded cultures of *Drosophila melanogaster*. *Genetica* 67: 201-207.
- Narise T, 1962. Studies on competition in plants and animals: X. Genetics variability of migratory activity in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Japanese Journal of Genetics* 37:451-461.
- Neveu N, Krespi L, Kacem N, Nenon JP, 2000. Host-stage selection by *Trybliographa rapae*, a parasitoid of the cabbage root fly *Delia radicum*. *Entomologica Experimentalis and Applicata*, 96: 231-237.
- SAS, 1999., User's guide. The SAS institute
- Pawlitz RJ, Bultman TL, 2000. Host selection by a mycophagous fly and its impact on fly survival. *Ecography*, 23: 41-49.
- Rice WR, Salt, GW, 1988. Speciation via disruptive selection on habitat preference: experimental evidence. *The American Naturalist*, 131:911-917.
- Rivero A, 2000. The relationship between host selection behaviour and offspring fitness in a koinobiont parasitoid. *Ecological Entomology*, 25:467-472.
- Robertson FW, 1957. Studies in quantitative inheritance. X Genetic variation of ovary size in *Drosophila melanogaster*. *J. Genet.*, 55:410-427.
- Shorrocks B, 1982. The breeding sites of temperate woodland *Drosophila*. In: *The genetics and Biology of Drosophila*, Vol. 3b (Ashburner M, Carson H L, Thompson Jr. J L, eds). Academic Press, New-York; 385-428.

- Shorrocks B, Nigro, L, 1981. Microdistribution and habitat selection in *Drosophila subobscura* Collin. *Biological Journal of the Linnean Society*, 16:293-301.
- Stamps JA, 1987. Conspecific as cues to territory quality: a preferences of juvenile lizards (*Anolis aeneus*) for previously used territories. *The American Naturalist*, 129: 629-642.
- Stamps JA, 1991. The effect of conspecifics on habitat selection in territorial species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28: 29-36.
- Stamps JA, 2001. Habitat selection by dispersers: integrating proximate and ultimate approaches, in *Dispersal : individuals, populations and communities* (Clobert J, Danchin E, Nichols J, Dhondt AA, eds). Oxford University Press, 230-242.
- Taylor CE, 1987. Habitat selection within species of *Drosophila*: a review of experimental findings. *Evolutionary Ecology*, 1: 389-400.
- Thompson JN, 1998. Evolutionary ecology of the relation between oviposition preference of offspring in phytophagous insects. *Entomologica Experimentalis and Applicata*, 47: 3-14.
- Turelli M, Coyne JA, Prout T, 1984. Resource choice in orchard populations of *Drosophila*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 22: 95-106.
- Van Dijken FR, Scharloo W, 1980. Divergent selection on locomotor activity in *Drosophila melanogaster*: I. Selection response. *Behavioural Genetics* 9:543-553.
- Volpe P, Carfagna, M, Di Lorenzo, M, 1967. Extraretinal pigmentation and colour discrimination. I Choice of color of substrate during oviposition in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Experimental Biology*, 47:297-305.
- Wayne ML, Hackett JB, Mackay TFC, 1997. Quantitative genetics of ovarioles number in *Drosophila melanogaster*. I Segregating variation and fitness. *Evolution*, 41(4):1156-1163.
- Wiklund C, 1975. The evolutionary relationship between adult oviposition preference and larval host plant range in *Papilio machao* L. *Oecologia*, 18:185-197.

2.8 Figure legends

Figure 1: Schematic top view of the experimental device used for:

A: study of cues used during habitat selection

B: study of determinants of movement and habitat selection.

Figure 2: Experimental design used for the study of dispersal determinants.

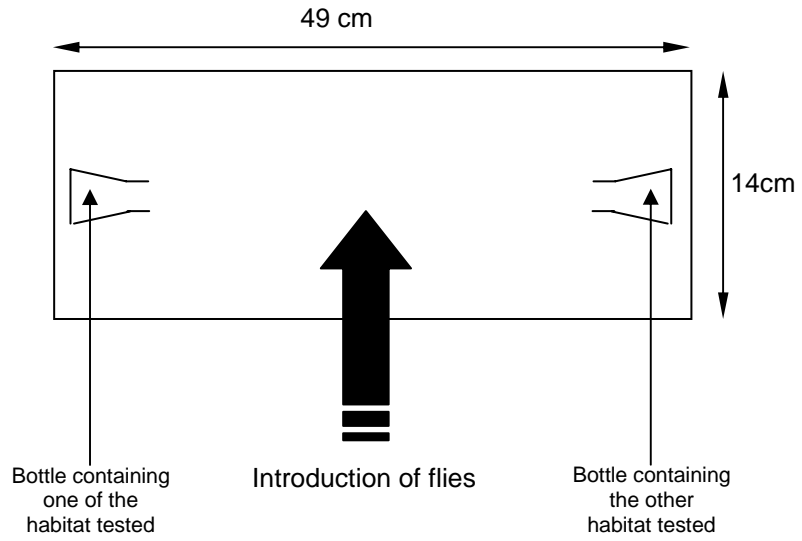
⊗ Tube containing “modified axenic” medium (axenic medium added with 2% v/v acetic acid and 7% v/v ethanol).

⊖ Tube containing axenic medium.

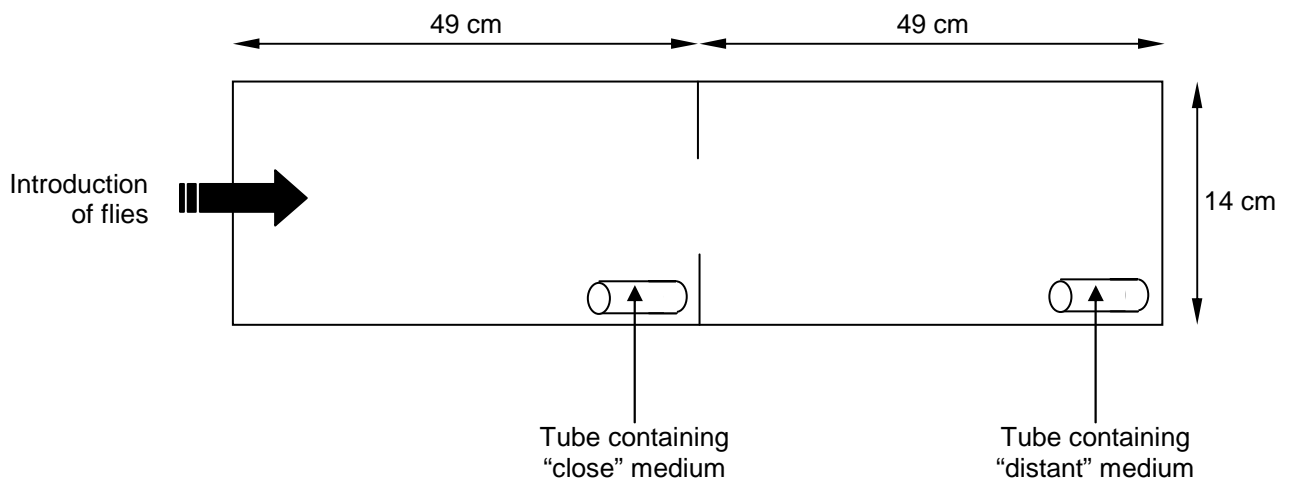
Figure 3: Percentage of flies observed in the bottle containing modified axenic medium, when flies had the choice between this bottle and one containing axenic medium.

Figure 4: Mean proportion of migrants according to rearing medium and environmental conditions, with 95% confidence intervals.

Figure 1



A



B

Figure 2:

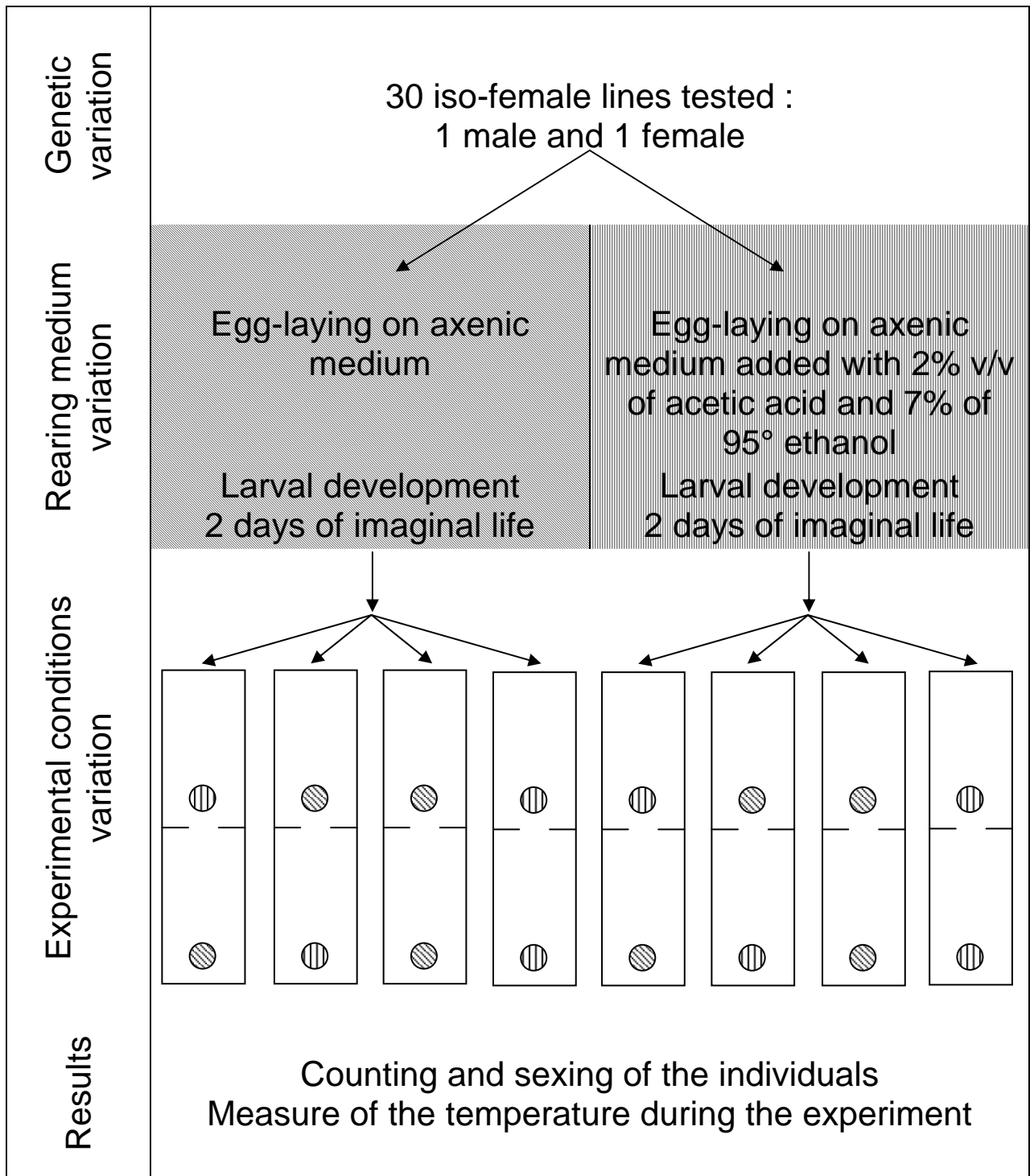


Figure 3:

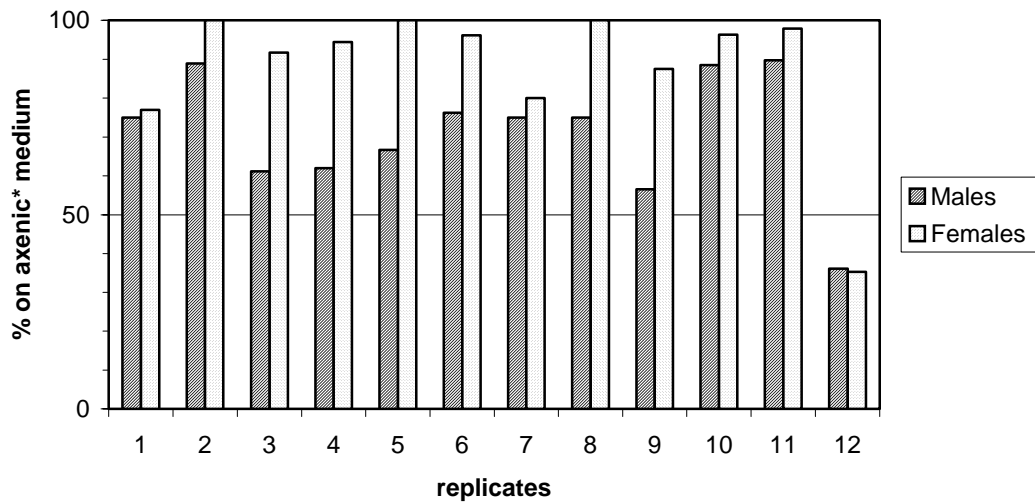
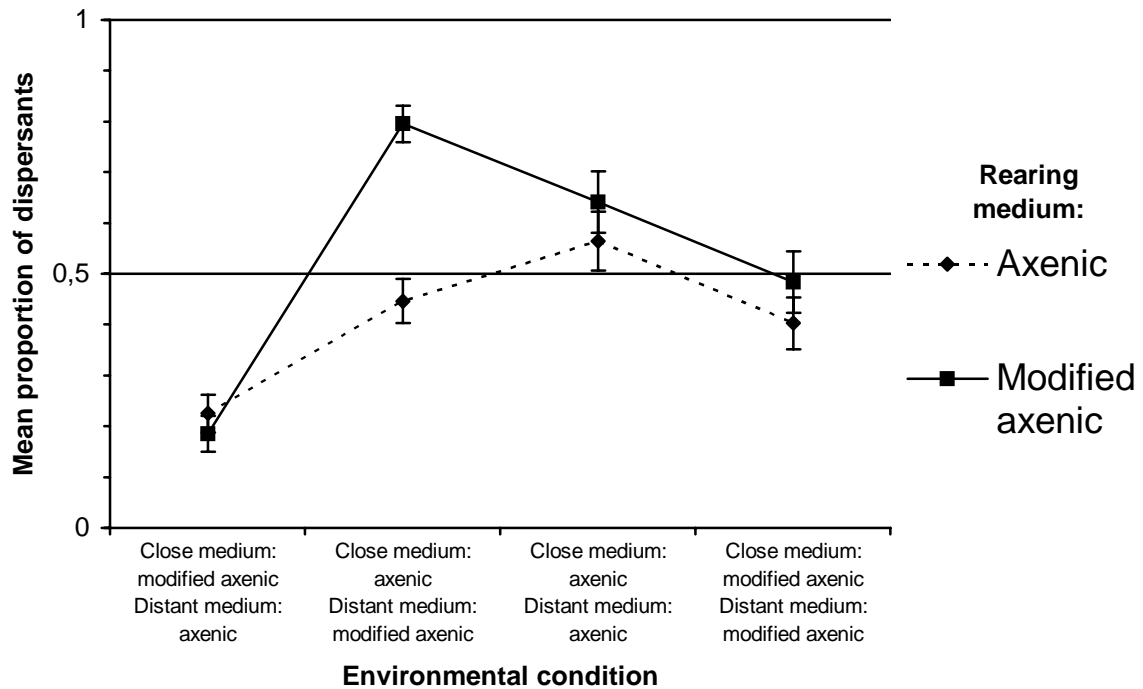


Figure 4:



3. Conclusion

L'absence de résultats lors de la tentative de sélection, ainsi que les résultats obtenus lors de notre étude de la part respective des différents facteurs dans le déterminisme des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat chez *D. melanogaster* montrent bien l'importance des facteurs

environnementaux et maternels. Aucune de nos deux expériences n'a permis de mettre en évidence un rôle significatif des facteurs génétiques. Cependant, ces résultats ne signifient pas qu'il n'y a pas de déterminisme génétique aux comportements de dispersion et sélection de l'habitat. Ils suggèrent plutôt que le déterminisme génétique de la dispersion soit complexe et dépende dans son expression des autres facteurs, environnementaux et maternels.

On peut proposer le schéma théorique présenté sur la figure IV-5 pour l'intervention du génotype dans la détermination du phénotype de dispersion. En supposant que les déterminants génétiques interviennent de façon similaire à celle représentée sur cette figure, on peut tout à fait concevoir que notre étude expérimentale n'ait pas permis de mettre en évidence l'existence d'un déterminisme génétique malgré la réalité de celui-ci.

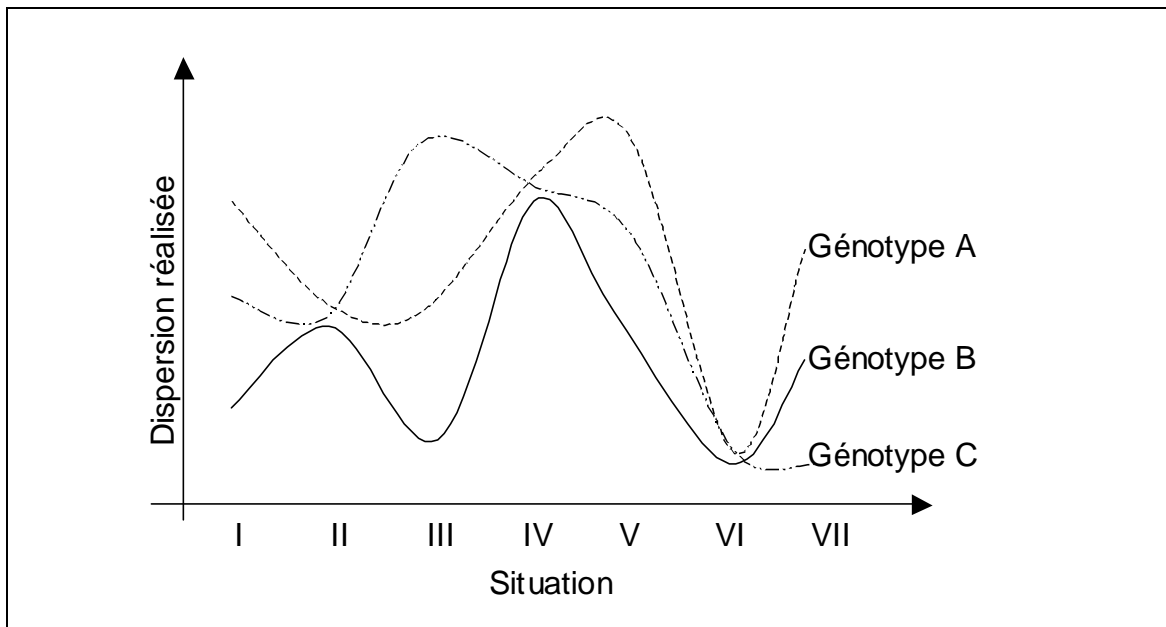


Figure IV-5 : Cas imaginaire où la norme de réaction d'un phénotype aux différentes situations (combinaisons de conditions environnementales et d'effets maternels) dépend du génotype. On voit ici qu'une étude expérimentale se limitant aux situations II, IV et VI n'aurait pas permis de mettre en évidence de différences significatives entre les génotypes, tandis que le facteur « situation » aurait au contraire un effet important.

En génétique quantitative, les phénotypes sont souvent présentés comme le résultat de l'équation suivante : **phénotype = génotype + environnement + interactions entre génotype et environnement**. Ici cette équation serait tout à fait applicable. Notre étude n'a pas permis de quantifier exactement les

différents termes qui la composent. On peut cependant déjà suggérer que l'importance du terme « génétique » doit être faible devant d'une part le terme « environnement », et d'autre part les interactions entre l'environnement et le génotype. A l'appui de cette hypothèse, on peut rappeler cette citation de P.A. Parsons (1973), tirée de son ouvrage consacré à la génétique du comportement chez la drosophile : « *For behavioural traits, in many cases, the phenotype is fairly distinctly linked with the genotype, [...]. Many behavioural traits are controlled by several genes and their interactions, so making the phenotype quantitative rather than qualitative. Furthermore, at all the various steps leading to the phenotype, environmental variations may play a part* ».

La faible part du facteur génétique dans le déterminisme des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat ne signifie pas que ces caractères ne soient pas transmissibles. En effet, les effets maternels peuvent aussi constituer une voie de transmission des caractéristiques des parents vers les descendants, que l'on peut assimiler à une hérédité non mendélienne. Il convient d'ailleurs de noter ici qu'un certain nombre d'études expérimentales du déterminisme génétique de la dispersion ont bien pu confondre déterminisme génétique et effets maternels, en s'attachant uniquement à l'observation d'une transmission du caractère des parents vers les descendants, ou à des similitudes à l'intérieur d'une fratrie.

En ce qui concerne les prédictions fournies par les modèles théoriques d'évolution de la dispersion, nos résultats ne les remettent pas totalement en cause, au moins en ce qui concerne les modèles les plus récents prenant en compte le déterminisme multi-factoriel de ce comportement. Ils soulignent justement la nécessité d'intégrer ces facteurs aux modèles dans toute leur complexité (Ferrière *et al.*, 2000).

Discussion

<i>Discussion</i>	132
1. L'importance des relations interindividuelles au sein des populations de <i>D. melanogaster</i>	133
2. Les indices pris en compte lors de la sélection de l'habitat	134
3. L'importance des facteurs environnementaux et maternels dans le déterminisme de la dispersion et de la sélection de l'habitat	137
4. Les déterminants génétiques, subtils et complexes ?	140
5. Conséquences pour l'étude de l'évolution de la dispersion	141



Notre travail avait pour but la recherche des facteurs déterminant les comportements de dispersion et de choix de l'habitat chez *D. melanogaster*. Afin d'atteindre cet objectif, nous avons réalisé un certain nombre d'études préliminaires. Nous allons donc rappeler et discuter ici les résultats obtenus lors des étapes préliminaires ainsi que ceux concernant plus spécifiquement le déterminisme de la dispersion et de la sélection de l'habitat chez *D. melanogaster*.

1. L'importance des relations interindividuelles au sein des populations de D. melanogaster

L'un des premiers résultats que nous avons obtenus concerne l'existence de relations entre congénères chez *D. melanogaster*. Les drosophiles possèdent de nombreuses fonctions de relations avec leurs congénères au travers de stimuli auditifs (Ferveur et al., 1994), olfactifs (Ashburner, 1989, Ferveur *et al.*, 1994) et visuels (Grossfield, 1987). Nous avons montré que ces relations s'expriment entre autres par l'apparition de distributions spatiales agrégatives et l'existence de déplacements « en groupe ».

La non-indépendance des individus a un certain nombre de conséquences d'un point de vue écologique. L'existence de déplacements en groupe implique que les individus n'arriveraient pas seuls sur un habitat non colonisé. Cela signifie donc d'une part un **coût** éventuel en terme de compétition intra-spécifique (alimentaire et sexuelle), et d'autre part différents **avantages**. Tout d'abord, il existe des bénéfices en terme de **reproduction** : les déplacements en groupe offrent la possibilité de trouver un partenaire et il y a facilitation de l'oviposition chez les femelles lorsqu'elles sont placées en groupe (Merle, 1970). Ensuite, il existe chez *D. melanogaster* un « effet Allee » (1951) en ce qui concerne l'action de la densité larvaire sur la **survie** larvo-nymphale (Moya et Botella, 1985) : la survie ne décroît pas en fonction de la densité larvaire, mais augmente tout d'abord jusqu'à une valeur correspondant à la densité optimale (50 larves pour 5mL de milieu, Moya et Botella, 1985), avant de diminuer progressivement pour des densités supérieures. Dans le cadre de ce phénomène, l'arrivée des mouches en groupe sur un nouveau milieu pourrait

présenter un avantage dans la mesure où il permettrait d'atteindre cette densité optimale de larves. Enfin, on peut supposer, bien que cela n'ait pas été explicitement montré dans le cas de *D. melanogaster*, que l'effet de dilution classiquement observé en écologie (Danchin et Wagner, 1997, Alcock, 1998, Hunter, 2001) intervient aussi chez cette espèce : l'existence de déplacements en groupes peut alors représenter un moyen de limiter l'impact de la **prédation**. Outre cette spéculation, les déplacements en groupe peuvent plus vraisemblablement avoir un effet positif en relation avec les micro-organismes véhiculés par les drosophiles.

L'existence des relations interindividuelles nous a permis d'attribuer une cause à la grande **variabilité** observée entre les réplicats, quelle que soit l'expérience considérée. Cette variabilité est présente dans toutes nos expériences, mais aussi dans certains résultats publiés précédemment concernant la dispersion chez *D. melanogaster* (Connolly, 1966, Van Dijken et Scharloo, 1980). Une fois l'origine de cette variabilité connue, il nous a été possible de la prendre en compte au moyen de méthodes statistiques adaptées (McCullagh et Nelder, 1989, Aitkin *et al.*, 1989). L'utilisation de ces méthodes statistiques est d'autant plus légitime que nous connaissons ici la cause de la variabilité supplémentaire (SAS, 1999).

Enfin, ces relations interindividuelles remettent en cause la vision que l'on peut avoir de *D. melanogaster*. Sans doute du fait de son omniprésence en temps que matériel d'étude dans les différents domaines de la biologie, cet animal est souvent perçu comme un « outil » du travail de laboratoire, au même titre que la bactérie *Escherichia coli*, ou certains phages. La drosophile est considérée comme un organisme modèle, dont les fonctions sont restreintes au minimum vital, malgré des études montrant déjà l'existence de comportements complexes chez cet insecte. Nos résultats confirment que l'on ne peut vraiment pas se limiter à cette vision simplifiée.

2. Les indices pris en compte lors de la sélection de l'habitat

Replaçons maintenant la drosophile dans son environnement naturel, c'est à dire au centre du système drosophiles / fruits / micro-organismes. Notre étude

a permis de montrer que l'inoculation des micro-organismes véhiculés par les drosophiles à un fruit améliorerait de façon très importante sa qualité nutritive pour les larves de drosophile.

On ne peut malgré tout pas parler ici de symbiose ni même de mutualisme entre *D. melanogaster* et les micro-organismes. D'une part, bien qu'étant à bénéfices réciproques, cette association n'est pas spécifique. Les micro-organismes peuvent en effet être véhiculés par d'autres insectes, ou même par le vent. D'autre part, les drosophiles consomment, au moins en partie, les micro-organismes.

Les **micro-organismes**, et plus précisément les **produits de leur métabolisme** (acide acétique et éthanol) à certaines concentrations ont un effet fortement attractif sur les drosophiles lors de la sélection de l'habitat. Là encore, cette stratégie de sélection de l'habitat fondée sur des **indices véhiculés par les congénères** présente, d'un point de vue évolutif des coûts et des bénéfices : la présence de micro-organismes est un indice d'un habitat de bonne qualité ; cependant dans la mesure où ces indices sont véhiculés par les congénères, ils peuvent aussi potentiellement indiquer un habitat déjà exploité par des conspécifiques. Notre étude théorique a permis de préciser dans quelles conditions la sélection d'une telle stratégie était possible, et de vérifier expérimentalement que ces conditions étaient bien vérifiées dans le cas présent : la sélection de cette stratégie n'est possible que lorsque l'amélioration de la qualité locale de l'habitat liée à la présence des micro-organismes est très importante.

D'autre part les concentrations auxquelles les produits du métabolisme des micro-organismes (acide acétique et éthanol) ont un effet attractif correspondent d'une part tout à fait à celles observées sur le terrain dans les habitats où des larves de drosophiles sont présentes, et d'autre part à des domaines où ces produits n'ont pas d'effet toxique significatif sur les larves de drosophile.

Chez *D. melanogaster*, du fait de l'influence forte de la compétition aux stades larvaires sur la valeur sélective de l'adulte obtenu, la sélection du site

d'oviposition doit être un comportement soumis à une forte pression sélective. Chez cette espèce, la recherche d'un habitat favorable ne doit pas présenter un coût démesuré, dans la mesure où les différents sites de nourriture sont souvent assez proches les uns des autres dans le milieu naturel. On observe donc dans ce cas une distribution des individus sur les différents habitats proche de ce qui serait « idéalement » attendu (Stamps, 2001).

Considérons maintenant le rôle des **micro-organismes** en rapport avec les **déplacements en groupe** observés précédemment. Dans leur habitat naturel, les drosophiles se nourrissent en fait principalement des micro-organismes, qui eux consomment les nutriments contenus dans le fruit (Schorrocks, 1982). Lorsqu'une drosophile pond sur un site initialement vierge de toute autre ponte et de tout micro-organisme, elle dépose à la fois ses œufs, et les micro-organismes qu'elle véhicule. Les larves de premier stade sortent des œufs environ 24h après la ponte, tandis que les micro-organismes peuvent se multiplier sitôt qu'ils sont déposés sur le fruit. Dès leur sortie de l'œuf, les larves consomment les micro-organismes présents. Si la consommation de micro-organismes par les larves est beaucoup plus rapide et importante que la multiplication des micro-organismes, il y aura épuisement des micro-organismes. Les larves seront alors dans une situation de compétition alimentaire importante. Comme nous l'avons vu précédemment, les effets en seront négatifs sur la valeur sélective des individus.

L'arrivée d'un groupe de drosophiles sur un fruit, par rapport à l'arrivée d'une femelle isolée, va certes augmenter le nombre d'œufs pondus sur le fruit, mais va aussi augmenter la quantité de micro-organismes initialement inoculés au fruit. Compte tenu de la rapidité de multiplication des micro-organismes (croissance exponentielle), le bénéfice apporté par l'inoculation massive de micro-organismes est certainement supérieur au coût lié à la compétition entre les larves des multiples pontes. Dans le cadre du système drosophiles / fruits / micro-organismes, l'existence de déplacements en groupes pourrait sans doute être une stratégie présentant des avantages sélectifs.

Ces études nous ont permis de dégager des caractères généraux concernant les déplacements et les indices pris en compte lors du choix de l'habitat chez *D. melanogaster*. Nous avons ensuite étudié les facteurs qui pouvaient influencer la réalisation de ces déplacements et de la sélection de l'habitat.

3. L'importance des facteurs environnementaux et maternels dans le déterminisme de la dispersion et de la sélection de l'habitat

Notre étude de la part relative des différents facteurs dans le déterminisme de la dispersion chez *D. melanogaster* a mis en avant le rôle important des facteurs environnementaux et maternels.

Les **facteurs environnementaux** ont été étudiés en proposant aux individus des habitats portant ou non des composés attractifs, selon différentes dispositions spatiales. Il est apparu que ce facteur jouait un rôle fondamental dans la détermination des comportements de mouvement et de sélection de l'habitat. Ainsi, les drosophiles peuvent modifier leurs comportements en présentant des réponses différentes aux stimuli présents dans leur environnement. Il y a donc une certaine **plasticité comportementale** chez cet insecte. Ce trait participe sans doute au succès rencontré par *D. melanogaster* pour la colonisation de milieux très différents : vergers et vignobles, comme nous l'avons vu précédemment, mais aussi constructions humaines, comme les chais, les brasseries, les entrepôts ou même les cuisines des maisons et appartements pour peu qu'elles contiennent des fruits (Petit, 1970, Mac Donald et Parsons, 1973, Atkinson et Schorrock, 1977).

Le rôle significatif des **effets maternels** sur la dispersion et la sélection de l'habitat indique que la plasticité d'origine environnementale peut se transmettre de génération en génération par ce mécanisme d'hérédité non-mendélienne (Lande et Kirkpatrick, 1990) qui permet de transmettre, dès la première génération, les caractéristiques phénotypiques des parents aux descendants. Dans le cas où les caractéristiques phénotypiques des parents sont adaptatives, ce mécanisme devient avantageux par rapport à une adaptation à base génétique lorsque l'environnement varie de manière prédictible (Scheiner, 1998). L'habitat des drosophiles constitue un

environnement variable, et étant donné que le développement de la pourriture sur les fruits suit toujours une séquence similaire, on peut considérer que la variabilité de cet environnement est au moins en partie prédictible. Il n'est donc pas surprenant de constater que chez *D. melanogaster* les effets maternels jouent un rôle important au niveau du déterminisme de la dispersion et de la sélection de l'habitat. La drosophile n'est à ce sujet qu'un cas particulier parmi l'ensemble des insectes, chez lesquels les conditions environnementales peuvent modifier de façon drastique le comportement de dispersion : les conditions dans lesquelles s'effectue le développement peuvent par exemple influencer l'apparition d'adultes ailés ou aptères (Harrison, 1980).

Nous avons observé la préférence des individus pour un habitat portant des indices similaires à celui qu'ils ont quitté. Il s'agit d'un phénomène rencontré assez généralement, et nommé « *habitat cuing* » (Stamps, 2001). L'existence de ce phénomène suppose que les animaux aient des capacités d'apprentissage (Stamps, 2001), ce qui est le cas chez *D. melanogaster* (Hirsch et Tompkins, 1994). Ce mécanisme est interprété comme un moyen de réduire les coûts liés à la recherche d'un habitat favorable et de sélectionner des habitat de qualité satisfaisante par l'utilisation de l'habitat de départ comme « modèle » (Stamps, 2001). Par ailleurs, le fait qu'un individu se soit développé sur un type de milieu donné peut accroître sa valeur sélective sur un milieu identique (« *habitat training* », Stamps, 2001). Ce phénomène n'ayant pas été étudié chez *D. melanogaster*, on ne peut exclure qu'il intervienne aussi chez cette espèce, comme c'est le cas pour d'autres espèces d'insectes (Fox et Mousseau, 1998).

Quoi qu'il en soit, nos résultats ont permis de montrer que les individus s'étant développés sur un milieu contenant de l'acide acétique et de l'éthanol préféraient par la suite ce type de milieu lors de l'oviposition. L'acide acétique et l'éthanol ont ici été utilisés en concentrations constantes, mais on peut imaginer que dans la nature, lors de la succession temporelle des différents stades de pourriture, la concentration de ces deux composés varie. Dans le cas où les individus préféreraient un habitat contenant acide acétique et éthanol en concentrations comparables à celles de leur milieu de développement, cela signifierait que les effets maternels interviendraient encore plus finement

dans la **discrimination entre les différents stades** de la séquence de pourriture d'un fruit.

Enfin, dans notre modèle démographique d'une population de drosophiles vivant sur des fruits en train de pourrir, ainsi que dans toute la discussion précédente, nous avons supposé que la production des fruits était continue. Cette hypothèse est bien sur irréaliste en régions tempérées, où la **production de fruits est variable selon les saisons**. Dans une telle situation, on peut alors se demander ce qu'il advient des drosophiles en début et en fin de saison de production des fruits.

D. melanogaster est une espèce d'origine tropicale, sensible au froid, qui a pourtant colonisé les zones tempérées (Lemeunier *et al.*, 1986, Lachaise *et al.*, 1988). Classiquement, on suppose que les drosophiles passent l'hiver à l'intérieur des constructions humaines : maisons, entrepôts, chais, caves... Il y a donc un changement net de milieu de vie entre la saison chaude et la saison froide. Or nous avons observés une préférence pour l'habitat de naissance lors de la sélection de l'habitat. Comment expliquer alors qu'en fin de saison de production des fruits les drosophiles montrent un tel changement dans leurs préférences d'habitat ? Tout d'abord, les effets environnementaux directs dus par exemple à la baisse de température et la diminution de la durée du jour peuvent intervenir et modifier le comportement, en se surimposant aux effets maternels. Enfin, les effets maternels eux-mêmes peuvent contribuer à ce phénomène. En effet, chez certaines espèces d'insectes, il a été montré que les conditions de température et d'éclairage subies par les parents ou même les grands-parents pouvaient induire un changement de comportement chez les descendants : entrée en diapause ou dispersion par exemple (Fox et Mousseau, 1998). Des phénomènes comparables interviennent aussi sans doute lors du passage de la mauvaise à la bonne saison.

Envisageons maintenant un autre type d'effets maternels pouvant intervenir en rapport avec la sélection de l'habitat : les femelles de drosophiles pourraient peut être aussi moduler la **taille de leur œufs** en fonction de la qualité de l'habitat sur lequel elles pondent. Ce phénomène existe chez d'autres insectes

(Fox et Mousseau, 1998) : lorsque les femelles pondent leurs œufs sur un habitat de qualité moindre, elles augmentent la taille des œufs pondus, ce qui améliore la valeur sélective de leur descendance. Chez *D. melanogaster*, la taille des œufs est effectivement un caractère variable, contrôlé de façon hormonale (Mahowald et Kambysellis, 1980). La valeur sélective des individus est corrélé à la taille de l'œuf dont ils sont issus, au travers de paramètres tels que la viabilité embryonnaire, ou la vitesse de développement embryonnaire et larvaire (Azevedo *et al.*, 1997). Il a été montré que la taille des œufs pondus par une femelle était déterminée en partie par son génotype (Schwarzkopf *et al.*, 1999). Cependant, cela n'exclut pas que l'environnement dans lequel se trouve la femelle au moment de l'oviposition puisse aussi intervenir. Ce phénomène représenterait alors un autre type d'effet maternel possible dans le cas de la drosophile.

Nous avons montré ici le rôle des facteurs environnementaux et maternels dans le déterminisme des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat. Cependant, cela n'exclut pas l'intervention conjointe de déterminants génétiques.

4. Les déterminants génétiques, subtils et complexes ?

Notre étude n'a pas permis de mettre en évidence d'effet significatif de ces déterminants génétiques. Cependant, comme cela a déjà été discuté précédemment, cela ne signifie pas que ces déterminants n'existent pas (voir Conclusion, Chapitre 4).

A défaut d'avoir pu montrer ce qu'est vraiment le déterminisme génétique de la dispersion, notre étude a au moins permis de montrer ce qu'il n'est pas : ce n'est certainement pas un déterminisme simple de type « un gène = un caractère ». Outre le fait que nos résultats valident et encouragent l'utilisation de modèles prenant en compte les déterminants environnementaux et maternels de la dispersion, ils indiquent aussi que la part génétique du déterminisme doit être intégrée en prenant en compte toute sa complexité.

5. *Conséquences pour l'étude de l'évolution de la dispersion*

Les modèles théoriques d'évolution de la dispersion et de la sélection de l'habitat sont généralement construits en posant un certain nombre **d'hypothèses** quant aux facteurs déterminant ces comportements. D'autre part, ces modèles sont utilisés afin de fournir des prédictions quant à l'évolution de ces comportements en fonction de différents paramètres, qui sont le plus souvent les conditions environnementales (variabilité temporelle et spatiale, par exemple) ou les caractéristiques du cycle de vie l'organisme (valeurs de paramètres démographiques variés, par exemple).

Les prédictions fournies dépendent donc à la fois des variables dont l'effet est explicitement testé dans le modèle, mais aussi des hypothèses concernant le déterminisme des comportements. L'influence de ces présuppositions sur les prédictions réalisées a été clairement montrée par McPeck et Holt (1992) dans le cas d'un modèle d'évolution de la dispersion, et plus généralement évoquée par Ferrière *et al.* (2000) et Ronce *et al.* (2001). La connaissance des facteurs intervenant dans le déterminisme des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat est donc très importante pour la construction de modèles exploitables d'évolution de ces comportements.

D'autre part, la nature des facteurs déterminants la dispersion et la sélection de l'habitat est elle-même un caractère soumis à des pressions de sélection. Il est alors possible d'effectuer des prédictions quant aux facteurs pouvant intervenir de façon prépondérante dans le déterminisme de la dispersion et de la sélection de l'habitat en fonction des caractéristiques du cycle et du milieu de vie d'un organisme (voir Introduction). Ainsi, bien qu'il semble exister entre espèces une grande diversité des facteurs déterminant la dispersion (Ronce *et al.*, 2001), on peut penser que le cas de *D. melanogaster* est assez représentatif du cas plus général d'espèces possédant les caractéristiques suivantes : cycle de vie dominé temporellement par des stades immatures peu mobiles, exploitation de ressources dont la qualité varie spatialement de façon aléatoire et temporellement selon une succession.

Dans ce cas, il est prédit que la **détermination environnementale précoce** devrait être prédominante pour la dispersion et la sélection de l'habitat (Ronce *et al.* 2001). Cela correspond effectivement à ce que nous avons trouvé expérimentalement ici : les facteurs maternels et environnementaux directs ont un rôle fondamental pour la détermination des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat. Notre étude, réalisée sur un cas concret, apporte donc une confirmation de ces prédictions.

Nous avons progressé légèrement dans la connaissance de **l'ontogénie** des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat chez *D. melanogaster*. Notre étude s'est concentrée sur un facteur environnemental précis : les produits du métabolisme des micro-organismes. Il est bien sur quasi-certain que d'autres facteurs interviennent en interaction avec ceux-ci. L'évolution de la dispersion est en effet conditionnée par trois causes ultimes principales : la compétition intra-spécifique, la consanguinité et l'instabilité de l'habitat (Johnson et Gaines, 1997, Clobert *et al.*, 1994, Ferrière *et al.*, 2000). A chacune de ces trois causes ultimes peuvent être associées une ou plusieurs causes proximales, correspondant aux facteurs agissant directement dans le déterminisme des comportements. On conçoit bien que pour un organisme donné dans un milieu donné, ces trois causes ultimes puissent agir dans des directions différentes sur l'évolution de la dispersion. A ce titre, l'utilisation de plusieurs facteurs environnementaux lors du développement des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat peut être considérée comme un moyen de **résoudre les conflits** entre les différentes causes possibles d'évolution de ces comportements (Ronce *et al.*, 2001). Dans notre cas, nous avons d'ores et déjà mis en évidence, pour le facteur de variation de l'environnement étudié, l'existence d'interactions entre les conditions environnementales au moment du développement et les conditions environnementales au moment de la dispersion (voir Chapitre IV). Ce résultat, en s'ajoutant à ceux déjà obtenus sur des organismes aussi divers que le lézard (de Fraipont *et al.*, 2000) ou le frêne (Brachet *et al.*, soumis), confirme la vraisemblance et la possible généralité d'une telle hypothèse.

La plupart des hypothèses que nous avons formulées ici supposent implicitement que les comportements de dispersion et de sélection sont **adaptatifs**. Cette hypothèse forte n'a malheureusement pas été démontré clairement. Seule une étude de la norme de réaction de ces comportements en fonction des conditions environnementales, mise en relation avec la valeur sélective réalisée, permettrait de le prouver. La drosophile offre des possibilités évidentes pour une telle étude expérimentale, maintenant que nous avons pu mettre en évidence certains des facteurs intervenant dans le déterminisme des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat.

Conclusion

-

Perspectives

Le modèle biologique « drosophile » avait été initialement retenu en raison de sa simplicité. C'était a priori un bon modèle pour étudier un déterminisme génétique, tel que celui supposé pour la dispersion dans la plupart des modèles théoriques. En particulier, le patrimoine génétique de cet insecte est très bien connu : on dispose de nombreux marqueurs chromosomiques, et même de la séquence complète de son génome. Dans le cas où un déterminisme génétique de la dispersion aurait pu être mis en évidence, il aurait donc été possible ensuite de « disséquer » de manière assez fine la nature génétique des déterminants mis en cause. Compte tenu des résultats obtenus, nous avons été amenés au fur et à mesure à réviser ces projets et à adapter notre approche. Les enseignements que nous avons pu tirer de cette étude ont cependant contribué à préciser les facteurs intervenant dans le déterminisme de la dispersion et de la sélection de l'habitat chez *D. melanogaster*. En résumé, *D. melanogaster* constitue effectivement un bon modèle pour l'étude de la dispersion et de la sélection de l'habitat, mais se révèle être d'une grande complexité.

Il serait maintenant intéressant, compte tenu des résultats exposés ici, de concevoir un protocole expérimental permettant d'accéder aux déterminants génétiques du comportement de dispersion. Enfin, l'étude la valeur sélective réalisée dans différentes conditions environnementales, en relation avec les comportements de dispersion et de sélection de l'habitat permettrait de préciser si ces comportements sont effectivement adaptatifs.

D'autre part, un modèle permettant d'émettre des prédictions quant à l'évolution du comportement de dispersion pourrait être construit pour *D. melanogaster*, et les prédictions fournies pourraient être comparées avec ce que

nous avons observés expérimentalement en ce qui concerne les taux de dispersion réalisés dans différentes conditions. La portée de ce modèle ne se limiterait sans doute pas à la drosophile, mais pourrait permettre une approche théorique du cas de nombreux insectes holométaboles.

Enfin, même si cela s'éloigne un peu du sujet traité ici, l'étude précise (détermination, métabolisme) de la communauté de micro-organismes véhiculés par les drosophiles et utilisés comme indices de la qualité de l'habitat serait sans doute riche d'enseignements. La composition spécifique de ces communautés pourrait être comparée avec celle d'autres communautés de micro-organismes, responsables de pathologies végétales par exemple (Gravot, 2000).

Références bibliographiques

- Aitkin, M., Anderson, D., Francis, B., & Hinde, J. (1989). Binomial response data. In *Statistical modelling in GLIM* (pp. 167-216). Oxford Science Publications.
- Alcock, J. (1998). The dilution effect. In *Animal Behavior: an evolutionary approach*, 6th edition (pp. 320-322). Sinauer Associates.
- Allee, W. C. (1951). *The social life of animals*. Boston, MA: Beacon Press.
- Angus, J. (1974). Measurement of locomotor activity in *Drosophila*. *Animal Behavior*, **22**, 890-898.
- Ashburner, M. (1989). Anesthetization. In *Drosophila: a laboratory handbook* (pp. 248-251). Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Atkinson, W., & Shorrocks, B. (1977). Breeding site specificity in the domestic species of *Drosophila*. *Oecologia*, **29**, 223-232.
- Azevado, R. B. R., French, V., & Partridge, L. (1997). Life-history consequences of egg-size in *Drosophila melanogaster*. *The American Naturalist*, **150**(2), 250-282.
- Barker, J. S. F. (1971). Ecological differences and competitive interactions between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans* in small laboratory populations. *Oecologia*, **8**, 139-156.
- Barker, J. S. F., Starmer, W. T., & Fogleman, J. C. (1994). Genotype-specific habitat selection for oviposition sites in the cactophilic species *Drosophila buzzatii*. *Heredity*, **72**, 384-395.
- Barker, J. S. F., Vacek, D. C., East, P. D., & Starmer, W. T. (1986). Allozyme genotypes of *Drosophila buzzatii*: Feeding and oviposition preferences for microbial species, and habitat selection. *Australian Journal of Biological Sciences*, **39**, 47-58.
- Basset, A., Khush, R. S., Braun, A., Gardan, L., Boccard, F., Hoffmann, J.A. & Lemaitre, B. (2000). The phytopathogenic bacteria *Erwinia carotovora* infects *Drosophila* and activates an immune response. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **97**(7), 3376-3381.
- Baumberger, J. P. (1919). A nutritional study of Insects, with reference to microorganisms and their substrata. *Journal of Experimental Zoology*, **28**, 1-81.
- Beaver, R. A. (1977). Non-equilibrium island communities: Diptera breeding in dead snails. *Journal of Animal Ecology*, **4**, 783-798.
- Begon, M. (1982). Yeasts and *Drosophila*. In M. Ashburner, H. L. Carson, & J. N. J. Thompson (Eds.), *The genetics and biology of Drosophila*, Vol. 3b (pp. 345-384). New York: Academic Press.
- Begon, M., Milburn, O., & Turner, D. (1975). Density estimates of *Drosophila* in Southern England. *Journal of Natural History*, **9**, 315-320.
- Bernardo, J. (1996). Maternal effects in animal ecology. *American Zoologist*, **36**, 83-105.

- Boesiger, E. (1962). Sur le degré d'hétérozygotie des populations naturelles de *Drosophila melanogaster* et son maintien par la sélection naturelle. *Bulletin Biologique Franco-Belge*, **96**, 3-122.
- Bokor, K., & Pecsénye, K. (2000). Differences among strains in the effect of ethanol on fertility and viability components among strains of *Drosophila melanogaster*. *Hereditas*, **132**(3), 215-227.
- Boulinier, T., & Danchin, E. (1997). The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. *Evolutionary Ecology*, **11**, 505-517.
- Brachet, S., Ronce, O., Olivieri, I., Clobert, J., & Gouyon, P.-H. (soumis). The evolution of age-related dispersal ability in a metapopulation : theoretical predictions and results from an empirical study of *Fraxinus ornus* (L.).
- Chakir, M., Capy, P., Genermont, J., Pla, E., & David, J.-R. (1996). Adaptation to fermenting resources in *Drosophila melanogaster* : ethanol and acetic acid tolerances share a common genetic basis. *Evolution*, **50**(2), 767-776.
- Chakir, M., Peridy, O., Capy, P., Pla, E., & David, J.R. (1993). Adaptation to alcoholic fermentation in *Drosophila*: A parallel selection imposed by environmental ethanol and acetic acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **90**, 3621-3625.
- Chess, K. F., & Ringo, J. M. (1985). Oviposition site preference by *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Evolution*, **39**(4), 869-877.
- Clobert, J., Massot, M., Lecomte, J., Sorci, G., de Fraipont, M., & Barbault, R. (1994). Determinants of dispersal behavior : the common lizard as a case study. In L. J. Vitt & E. R. Pianka (Eds.), *Lizard ecology: historical and experimental perspectives* (pp. 183-206). Princeton University Press.
- Clobert, J., & Massot, M. (2000). Processes at the origin of similarities in dispersal behaviour among siblings. *Journal of Evolutionary Biology*, **13**(4), 707-719.
- Clobert, J., Danchin, E., Nichols, J. & Dhondt, A. A. (2001). *Dispersal : individuals, populations and communities* (452p.). Oxford University Press.
- Connolly, K. (1966). Locomotor activity in *Drosophila* as a function of food deprivation. *Nature*, **209**, 224.
- Crumpacker, D. W. (1974). The use of micronized fluorescent dusts to mark adult *Drosophila subobscura*. *The American Midland Naturalist*, **91**(1), 118-129.
- Danchin, E., & Wagner, R. H. (1997). The evolution of coloniality: the emergence of a new perspective. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**(9), 342-347.
- David, J. (1959). Etude quantitative du développement de la drosophile élevée en milieu axénique. *Bulletin Biologique Franco-belge*, **93**.
- David, J. (1970). Oviposition chez *Drosophila melanogaster*: importance des caractéristiques physiques de la surface de ponte. *Revue de Comportement Animal*, **4**, 70-72.
- David, J. (1971). Recherche sur la composition des populations de drosophilidae de la region de Makoku (Gabon) activité nyctémérale, abondance et répartition des espèces. *Biologia Gabonica*, **107**(1), 67-79.

- David, J., & Bocquet, C. (1974). L'adaptation génétique à l'éthanol: un paramètre important de l'évolution des races géographiques de *Drosophila melanogaster*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, série D*, **279**, 1385-1388.
- David, J., & Bocquet, C. (1976). Compared toxicities of different alcohols for two *Drosophila* sibling species: *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **54C**, 71-74.
- David, J., & Bocquet, C. (1977). Genetic tolerance to ethanol in *Drosophila melanogaster*: increase by selection and analysis of correlated responses. *Genetica*, **47**(1), 43-48.
- de Fraipont, M., Clobert, J., John-Alder, H., & Meylan, S. (2000). Increased pre-natal maternal corticosterone promotes philopatry of offspring in common lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 404-413.
- Dieckmann, U., O'Hara, B., & Weisser, W. (1999). The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**(3), 88-90.
- Doebeli, M., & Ruxton, G. (1997). Evolution of dispersal rates in metapopulation models: branching and cyclic dynamics in phenotype space. *Evolution*, **51**(16), 1730-1741.
- Doligez, B., Danchin, E., & Boulinier, T. (soumis). Are conspecific based strategies of breeding habitat selection evolutionarily stable? The importance of predictability and consequences on spatial aggregation.
- Edgerly, J. S., MacFarland, M., Morgan, P., & Livdahl, T. (1998). A seasonal shift in egg-laying behaviour in response to cues of future competition in a tree hole mosquito. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 805-818.
- Ehrmann, L., & Spiess, E. B. (1969). Rare-type mating advantage in *Drosophila*. *The American Naturalist*, **103**, 675-680.
- Eisses, K., & Den Boer, A. A. (1995). Acetic acid tolerance in *Drosophila* is a prerequisite for ethanol tolerance. *Journal of evolutionary Biology*, **8**, 481-491.
- El-Helw, M. R., & Ali, A. M. M. (1970). Competition between *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* on media supplemented with *Saccharomyces* and *Schizosaccharomyces*. *Evolution*, **24**, 531-537.
- Ewing, A. W. (1963). Attempts to select for spontaneous activity in *Drosophila*. *Animal Behavior*, **11**(2-3), 369-378.
- Falconer, D. S. (1960). *Introduction to quantitative genetics*. Oliver and Boyd (365 p.).
- Feder, M. E., Blair, N., & Figueras, H. (1997). Oviposition site selection: unresponsiveness of *Drosophila* to cues of potential thermal stress. *Animal Behaviour*, **53**, 585-588.
- Ferrière, R., Belhoff, J. R., Olivieri, I., & Krackow, S. (2000). Evolving dispersal: where to go next? *Trends in Ecology and Evolution*, **15**(1), 5-7.
- Ferveur, J.-F., Cobb, M., Oguma, Y., & Jallon, J.-M. (1994). Pheromones: the fruit fly's perfumed garden. In R. V. Short & E. Balabar (Eds.), *The differences between the sexes* (pp. 363-378). Cambridge University Press.
- Fogleman, J. C., & Foster, J. L. M. (1989). Microbial colonization of injured cactus tissue (*Stenocereus gummosus*) and its relationship to the ecology of cactophilic *Drosophila mojavensis*. *Applied and Environmental Microbiology*, **55**(1), 100-105.

- Foster, J. L. M., & Fogleman, J. C. (1994). Bacterial succession in necrotic tissue of agria cactus (*Stenocereus gummosus*). *Applied and Environmental Microbiology*, **60**(2), 619-625.
- Fox, C.W., & Mousseau, T.A. (1998). Maternal effects as adaptations for transgenerational phenotypic plasticity in Insects. In T. A. Mousseau & C. W. Fox (Eds), *Maternal effects as adaptations* (pp. 159-177). Oxford University Press.
- Fretwell, S.D., & Lucas, H.L. (1970). On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I Theoretical developments. *Acta Biotheorica*, **19**, 16-36.
- Gayon, J. (2000). La théorie de l'évolution: que signifie "darwinisme" aujourd'hui ? In Y. Michaud (Ed.), *Qu'est ce que la vie ?* (pp. 204-214). Université de tous les savoirs, Editions Odile Jacob
- Goux, J. (1970). L'héritabilité des caractères à seuil. *Sciences Agronomiques Rennes*.
- Gravot, E. (2000). Interactions entre la pourriture acide de la vigne et les populations de drosophiles dans la région Bordelaise. *Thèse de l'Université Paris VI* (100 p.).
- Grossfield, J. (1978). Non-sexual behavior of *Drosophila*. In M. Ashburner & T. R. F. Wright (Eds.), *The genetics and biology of Drosophila, Vol. 2b* (pp. 2-126). Academic Press.
- Guerzoni, E., & Marchetti, E. (1987). Analysis of yeast flora associated with grape sour rot and of the chemical disease markers. *Applied and Environmental Microbiology*, **53**, 571-576.
- Guyénot, E. (1913). Etudes biologiques sur une mouche *Drosophila ampelophila* Löw. II : rôle des levures dans l'alimentation. *Comptes Rendus de la Société Biologique, Paris*, **74**, 178-180.
- Harrison, R. G. (1980). Dispersal polymorphism in insects. *Annals Review of Ecology and Systematics*, **11**, 95-118.
- Harshman, L. G., & Hoffmann, A. A. (2000). Laboratory selection experiments using *Drosophila*: What do they really tell us ? *Trends in Evolution and Ecology*, **15**(1), 32-36.
- Hirsch, H. V. B., & Tompkins, L. (1994). The flexible fly: experience-dependent development of complex behaviors in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Experimental Biology*, **195**, 1-18.
- Hoffmann, A. A. (1985). Effects of experience on oviposition and attraction in *Drosophila*: comparing apples and oranges. *The American Naturalist*, **126**, 41-51.
- Hoffmann, A. A., & Cacoyianni, Z. (1990). Territoriality in *Drosophila melanogaster* as a conditionnal strategy. *Animal Behavior*, **40**, 526-537.
- Hoffmann, A. A., & Parsons, P. A. (1991). *Evolutionary genetics and environmental stress*, (284 p.). Oxford University Press.
- Hoffmann, A. A., & Turelli, M. (1985). Distribution of *Drosophila melanogaster* on alternative resources: effects of experience and starvation. *The American Naturalist*, **126**, 662-679.
- Huey, R. B. (1991). Physiological consequences of habitat selection. *The American Naturalist*, **177**(supplement), S91-S115.
- Huk, T. & Kuhne, B. (1999). Substrate selection by *Carabus clatratus* (Coleoptera, Carabidae) and its consequences for offspring development. *Oecologia*, **121**(3), 348-354.
- Hunter, A. F. (2001). Gregariousness and repellent defences in the survival of phytophagous insects. *OIKOS*, **91**(2), 213-224.

- Ims, R. A. & Hjernmann, D. Ø. (2001). Condition-dependant dispersal. In: J. Clobert, E. Danchin, J. Nichols & A. A. Dhondt (Eds.), *Dispersal : individuals, populations and communities* (pp. 203-216). Oxford University Press.
- Islam, K. S., & Copland, M. J. W. (2000). Influence of egg load and oviposition time interval on the host discrimination and offspring survival of *Anagyrus pseudococci* (Hymenoptera, Encyrtidae), a solitary endoparasitoid of citrus mealybug, *Planococcus citri* (Hemiptera, Pseudococcidae). *Bulletin of Entomological Research*, **90**(1), 69-75.
- Jaenike, J. (1982). Environmental modification of oviposition behavior in *Drosophila*. *American Naturalist*, **119**(6), 784-802.
- Janisiewicz, W. J., Conway, W. S., Brown, M. W., Sapers, G. M., Fratamico, P., & Buchanan, R. L. (1999). Fate of *Escherichia coli* O157:H7 on fresh-cut apple tissue and its potential for transmission by fruit flies. *Applied and Environmental Microbiology*, **65**(1), 1-5.
- Janosi, I. M., & Scheuring, I. (1997). On the evolution of density dependent dispersal in a spatially structured population model. *Journal of theoretical Biology*, **187**, 397-408.
- Johnson, M. L., & Gaines, M. S. (1990). Evolution of dispersal: Theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**, 449-480.
- Kearney, J. N. (1982). Oviposition and feeding on naturally occurring yeasts by *Drosophila* spp., using natural substrates. *OIKOS*, **39**(1), 103-112.
- Krebs, R. A., & Feder, M. E. (1997). Natural variation in the expression of the heat-shock protein Hsp70 in a population of *Drosophila melanogaster*, and its correlation with tolerance of ecologically relevant thermal stress. *Evolution*, **51**, 173-179.
- Lacey, E.H. (1988). What is an adaptive environmentally induced parental effect ? In T. A. Mousseau & C. W. Fox (Eds.), *Maternal effects as adaptations* (pp. 54-66). Oxford University Press.
- Lachaise, D., Cariou, M.-L., David, J.R., Lemeunier, F., Tsacas, L., & Ashburner, M. (1988). Historical biogeography of the *Drosophila melanogaster* species subgroup. In: B. Hecht, B. Wallace & Prance, G.T. (Eds.), *Evolutionary biology* (pp. 159-225). Plenum Publishing Corporation.
- Lambrechts, M., Blondel, J., Maistre, M., & Perret, P. (1997). A single response mechanism is responsible for evolutionary adaptive variation in a bird's laying date. *Proceedings of the National Academy of Science*, **94**, 5153-5155.
- Lande, R., & Kirkpatrick, M. (1990). Selection response in traits with maternal inheritance. *Genetical Research*, **55**(3), 189-197.
- Lefranc, A., & Bundgaard J. (2000a). The influence of male and female body size on copulation duration in *Drosophila melanogaster*. *Hereditas*, **132**, 243-247.
- Lefranc, A., & Bundgaard J. (2000b). Controlled variation of body size by larval crowding in *Drosophila melanogaster*. *Drosophila information Service*, **83**, 171-174.
- Lemeunier, F., David, J.R., Tsacas, L., & Ashburner, M. The *melanogaster* species group. In M. Ashburner, H. L. Carson, & J. N. J. Thompson (Eds.), *The genetics and biology of Drosophila*, Vol. 3e (pp. 147-256). New York: Academic Press.

- Leyva, K. J., Clancy, K. M., & Price, P. W. (2000). Oviposition preference and larval performance of the western spruce budworm (Lepidoptera, Tortricidae). *Environmental Entomology*, **29**(2), 281-289.
- L'Heritier, P., & Teissier, G. (1933). Etude d'une population de *Drosophiles* en équilibre. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, série D*, **197**, 1765-1767.
- Lints, F. A., & Lints, C. V. (1969). Influence of preimaginal environment on fecundity and ageing in *Drosophila melanogaster* hybrids: I. Preimaginal population density. *Experimental gerontology*, **4**, 231-244.
- Lints, F. A., & Lints, C. V. (1971). Influence of preimaginal environment on fecundity and ageing in *Drosophila melanogaster* hybrids : III. Developmental speed and lifespan. *Experimental Gerontology*, **6**, 427-445.
- Mac Donald, J., & Parsons, P. A. (1973). Dispersal activities of the sibling species *D. melanogaster* and *D. simulans*. *Behavior Genetics*, **3**(3), 293-301.
- Mac Peek, M. A., & Holt, R. D. (1992). The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments. *The American Naturalist*, **140**, 1010-1027.
- MacKay, P. A., & Wellington, W. G. (1977). Maternal age as a source of variation in the ability of an aphid to produce dispersing forms. *Results in Population Ecology*, **18**, 195-209.
- Mahowald, A. P., & Kambysellis, A. P. (1980). Oogenesis. In M. Ashburner, & T. R. F. Wright (Eds.), *The genetics and biology of Drosophila, Vol. 2d* (pp. 141-224). New York: Academic Press.
- McCoy, C. E. (1962). Population ecology of the common species of *Drosophila* in Indiana. *Journal of Economical Entomology*, **55**, 978-985.
- McCullagh, P., & Nelder, J. A. (1989). Binary data. In *Generalized linear model* (pp. 98-148). Chapman & Hall.
- McKenzie, J. A. (1974). The distribution of vineyard populations of *Drosophila melanogaster* during vintage and non-vintage periods. *Oecologia*, **15**, 1-16.
- McKenzie, J. A., & Mc Kechnie, S. W. (1979). A comparative study of resource utilization in natural populations of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Oecologia*, **40**, 299-309.
- McKenzie, J. A., & Parsons, P. A. (1972). Alcohol tolerance: an ecological parameter in the relative success of *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *Oecologia*, **10**, 373-378.
- McPeck, M. A., & Holt, R. D. (1992). The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments. *The American Naturalist*, **140**(6), 1010-1027.
- Messina, F. J. (1998). Maternal influences in larval competition in Insects. In T. A. Mousseau & C. W. Fox (Eds), *Maternal effects as adaptations* (pp. 227-243). Oxford University Press.
- Morais, P B., Martin, M. B., Klaczko, L. B., Mendonça-Hagler, L. C., & Hagler, A. N. (1995). Yeast succession in the Amazon fruit *Parahancornia amapa* as resource partitioning among *Drosophila* spp. *Applied and Environmental Microbiology*; **61**(12), 4251-4257.
- Moya, A., & Botella, L. M. (1985). Larva-to-adult and pupa-to-adult mortality dynamics in crowded cultures of *Drosophila melanogaster*. *Genetica*, **67**, 201-207.

- Narise, S., & Narise, T. (1991). Chemical communication of emigration behavior of *Drosophila melanogaster*. II Identification of chemical substances. *Japanese Journal of Genetics*, **66**, 411-420.
- Narise, T. (1962). Studies on competition and in plants and animals: X. Genetic variability of migratory activity in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Japanese Journal of Genetics*, **37**, 451-461.
- Neveu, N., Krespi, L., Kacem, N., & Nenon, J. P. (2000). Host-stage selection by *Trybliographa rapae*, a parasitoid of the cabbage root fly *Delia radicum*. *Entomologica Experimentalis and Applicata*, **96**(3), 231-237.
- Olivieri, I., Michalakis, Y., & Gouyon, P.-H. (1995). Metapopulation genetics and the evolution of dispersal. *The American Naturalist*, **146**(2), 202-228.
- Palomino, H., & del Solar, E. (1967). Density, fertility and gregarian tendency in *Drosophila melanogaster*. *Drosophila Information Service*, **42**, 106.
- Parsons, P. A. (1973). *Behavioural and ecological genetics, a study in Drosophila*. Clarendon Press, Oxford (223 p.).
- Parsons, P. A. (1982). Acetic vapour as a resource and stress in *Drosophila*. *Australian Journal of Zoology*, **30**, 427-433.
- Pawlitz, R. J., & Bultmann, T. L. (2000). Host selection by a mycophagous fly and its impact on fly survival. *Ecography*, **23**(1), 41-49.
- Petit, C. (1970). Is *Drosophila melanogaster* a domestic species? *Drosophila Information Service*, **45**, 100.
- Rice, W. R., & Salt, G. W. (1988). Speciation via disruptive selection on habitat preference: experimental evidence. *The American Naturalist*, **131**, 911-917.
- Rivero, A. (2000). The relationship between host selection behavior and offspring fitness in a koinobiont parasitoid. *Ecological Entomology*, **25**(4), 467-472.
- Roff, D. (1977). Dispersal in dipterans : its costs and consequences. *Journal of Animal Ecology*, **46**, 443-456.
- Roff, D. A., & Fairbairn, D. J. (2001). The genetic basis of dispersal and migration, and its consequences for the evolution of correlated traits. In J. Clobert, E. Danchin, J. Nichols & A. A. Dhondt (Eds.), *Dispersal : individuals, populations and communities* (pp. 192-202). Oxford University Press.
- Roitberg, B. D., & Prokopy, R. J. (1987). Insects that mark host plants. *BioScience*, **37**(6).
- Ronce, O., Olivieri, I., Clobert, J., & Danchin, E. (2001). Perspectives on the study of dispersal evolution. In J. Clobert, E. Danchin, J. Nichols & A. A. Dhondt (Eds.), *Dispersal : individuals, populations and communities* (pp. 341-357). Oxford University Press.
- Rosewell, J., & Shorrocks, B. (1987). The implications of survival rates in natural populations of *Drosophila*: capture-recapture experiments on domestic species. *Biological Journal of the Linnean Society*, **32**, 373-384.
- Rozensweig, M.L. (1991). Habitat selection and population interactions: the search for mechanism. *The American Naturalist*, **137**, S5-S28.

- Ruiz-Dubreuil, D. G., & Del Solar, E. (1986). Effect of selection on oviposition site preference in *Drosophila melanogaster*. *Australian Journal of Biological Sciences*, **39**, 155-160.
- Ruiz-Dubreuil, D. G., & Del Solar, E. (1993). A diallel analysis of gregarious oviposition in *Drosophila melanogaster*. *Heredity*, **70**(3), 281-284.
- Ruiz-Dubreuil, D. G., Burnett, B., Connolly, K. (1994). Behavioural correlates of selection for oviposition by *Drosophila melanogaster* females in a patchy environment. *Heredity*, **73**(1), 103-110.
- SAS (1999), SAS Online Doc. The SAS institute (<http://sasdocs.ats.ucla.edu>).
- Schwarzkopf, L., Blows, M. W., & Caley, M. J. (1999). Life-history consequences of divergent selection on egg-size in *Drosophila melanogaster*. *The American Naturalist*, **154**(6), 333-340.
- Shields, W. M., Crook, J. R., Hebblethwaite, M. L., & Wiles-Ehmann, S. S. (1988). Ideal free coloniality in the swallows. In C. N. Slodchikoff (Eds.), *The ecology of social behavior* (pp. 189-201). New-York: Academic Press.
- Shorrocks, B. (1982). The breeding sites of temperate woodlands *Drosophila*. In M. Ashburner, H. L. Carson, & J. N. J. Thompson (Eds.), *The genetics and biology of drosophila*, Vol. 3b (pp. 385-428). New York: Academic Press.
- Shorrocks, B., & Nigro, L. (1981). Microdistribution and habitat selection in *Drosophila subobscura* Collin. *Biological Journal of the Linnean Society*, **16**, 293-301.
- Stamps, J. A. (1988). Conspecific attraction and aggregation in territorial species. *The American Naturalist*, **131**, 329-347.
- Stamps, J. A. (2001). Habitat selection by dispersers: integrating proximate and ultimate approaches. In J. Clobert, E. Danchin, J. Nichols & A. A. Dhondt (Eds.), *Dispersal : individuals, populations and communities* (pp. 230-242). Oxford University Press.
- Stamps, J., A (1991). The effect of conspecifics on habitat selection in territorial species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **28**, 29-36.
- Starmer, W. T. (1981). A comparison of *Drosophila* habitats according to the physiological attributes of the associated yeast communities. *Evolution*, **35**(1), 38-52.
- Sturtevant, A. H. (1919). A new species closely resembling *Drosophila melanogaster*. *Psyche (Journal of Entomology)*, **26**, 153-155.
- Tantawy, A. O., & Mallah, G. S. (1961). Studies on natural populations of *Drosophila*. I. Heat resistance and geographical variation in *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Evolution*, **15**, 1-14.
- Taylor, C. E. (1987). Habitat selection within species of *Drosophila*: a review of experimental findings. *Evolutionary Ecology*, **1**, 389-400.
- Thompson, J. N. (1988). Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologica Experimentalis and Applicata*, **47**, 3-14.
- Travis, J. M., & Dytham, C. (1999). Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proceeding of the royal Society of London, B*, **266**, 723-728.
- Turelli, M., Burkhard, C., Fong, V., Moore, J., Van Horn, S., & Prout, T. (1986). Does dusting distort *Drosophila* dispersal ? *Drosophila Information Service*, **63**, 131-132.

- Van Dijken, F. R., & Scharloo, W. (1979). Divergent selection for locomotor activity in *Drosophila melanogaster*. I Selection response. *Behavioral Genetics*, **9**, 543-553.
- Van Herrewege, J. (1970). Intervention de stimulus olfactifs et gustatifs dans l'oviposition de *Drosophila melanogaster*. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Série D*, **271**, 108-110.
- Volpe, P., Carfagna, M., & Di Lorenzo, M. (1967). Extraretineal pigmentation and colour discrimination; I Choice of colour in substrate during oviposition in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Experimental Biology*, **47**, 297-305.
- Wallace, B. (1968). On the dispersal of *Drosophila*. *The American Naturalist*, **102**, 85-87.
- Wiklund C. (1975). The evolutionary relationship between adult oviposition preference and larval host plant range in *Papilio machao* L. *Oecologia*, **18**, 185-197.
- Ylönen, H., & Wolff, J. O. (1999). Experiments in behavioural ecology and the real world. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**(2), 82-85.

Liste des figures

Introduction

Figure 0-1 : Représentation schématique du cycle de vie de *D. melanogaster* p. 15

Figure 0-2 : Facteurs pouvant intervenir dans le déterminisme de la dispersion chez *D. melanogaster* p. 29

I. Mise au point du dispositif expérimental, matériels et méthodes communs à l'ensemble des travaux

Figure I-1 : Représentation schématique de l'une des cages constituant le dispositif expérimental, vue latérale p. 35

Figure I-2 : Photographies de l'un des éléments constitutifs du dispositif expérimental p. 35

Figure I-3 : Représentation schématique du dispositif obtenu en assemblant deux cages, vu du dessus p. 36

Figure I-4 : Photographie du dispositif expérimental obtenu en assemblant deux éléments p. 37

II. Interactions entre les individus au sein des populations de *Drosophila melanogaster*

III. Indices pris en compte lors du choix de l'habitat : le rôle des congénères et des micro-organismes

Figure III-1 : Résultats obtenus lorsque l'on propose aux drosophiles une bouteille contenant du broyat de mouches adultes « Nîmes » et une bouteille contenant du broyat de mouches adultes « Tamashina » p. 88

Figure III-2 : Résultats obtenus lorsque l'on propose aux drosophiles une bouteille contenant du broyat de mouches adultes « Nîmes » et une bouteille contenant du broyat de mouches adultes « Bévenais » p. 89

Figure III-3 : Variation du pH des fragments de pommes témoins et contaminées avec la solution de micro-organismes au cours de la période d'incubation p. 91

IV. Facteurs intervenant dans le déterminisme des comportements de dispersion et de sélection de l'habitat

Figure IV-1 : Représentation schématique de la distribution d'un caractère quantitatif dans une population avant et après sélection p. 96

Figure IV-2 : Représentation schématique de l'un des quatre « couloirs » utilisés lors de l'expérience de sélection. Vu du dessus p. 99

Figure IV-3 : Proportion de dispersants observée pour chaque lignée et chaque génération p. 102

Figure IV-4 : Proportion de dispersants observée pour chaque lignée et chaque génération (d'après Armatys) p. 102

Figure IV-5 : Cas imaginaire où la norme de réaction d'un phénotype aux différentes situations dépend du génotype p. 130

Liste des tables

Table 1 : Concentration d'acide acétique et d'éthanol observées sur les sites où des larves de <i>D. melanogaster</i> ont été trouvées	p. 17
Table 2 : Tolérance des larves de <i>D. melanogaster</i> à l'acide acétique et à l'éthanol	p. 18
Table 3 : Facteurs intervenant sur le comportement de sélection du site d'oviposition chez <i>D. melanogaster</i>	p. 22
Table 4 : Résultats observés lors d'expériences de sélection sur l'activité locomotrice chez <i>D. melanogaster</i>	p. 25

Annexe A : Travaux personnels

1. **Articles dans des revues internationales :**

Non-independence of individuals in a population of *Drosophila melanogaster*: effects on spatial distribution and dispersal.

A. Lefranc, B. Jeune, M. Thomas-Orillard & E. Danchin.

Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Serie III, 2001, **324**: 219-227.

The influence of male and female body size on copulation duration and offspring number in *Drosophila melanogaster*.

A. Lefranc & J. Bundgaard.

Hereditas, 2000, **132**: 243-247.

2. **Article dans une revue technique**

Crowding, food quality and wing size in *Drosophila melanogaster*.

A. Lefranc & J. Bundgaard

Drosophila Information Service, 2000, **83**: 171-174.

3. **Livre**

Problèmes corrigés de biologie posés aux concours Agro - Vêto

INA-ENSA, ENV, ENSG Nancy, Archimède BCPST.

A. Lefranc

Collection « *Les épreuves corrigées des grandes écoles scientifiques* »,

Ellipses éditions Techniques et Scientifiques, 2000 (240 p.).

4. **Conférences**

Journées d'Ecologie Comportementale, La Grande Motte (F), Mars 2001.

Recherche expérimentale de quelques facteurs déterminant le comportement de dispersion chez *Drosophila melanogaster*.

A. Lefranc

Journées des Sciences de la Vie, Université Paris VI (F), Juillet 2000.

Dispersion et choix de l'habitat chez *Drosophila melanogaster*.

A. Lefranc

Journées scientifiques du laboratoire d'Ecologie, Ecole Normale Supérieure, Paris (F), Février 2000.

Conspecific attraction and local resource enhancement in *Drosophila melanogaster*.

A. Lefranc

European Science Foundation Workshop : "Environmental stress, genetic adaptation and evolution", Gif sur Yvette (F), Novembre 1998.

Food stress, body size, and mating system in *Drosophila*.

J. Bundgaard & A. Lefranc.

Workshop on stress and evolution, Station biologique de Roenbjerg (DK), Octobre 1998.

Food stress and selection on body size in *Drosophila*.

J. Bundgaard & A. Lefranc.

5. **Poster**

Journées des Sciences de la Vie, Université Paris VI (F), Juillet 1999.

Micro-organismes et choix de l'habitat chez *Drosophila melanogaster*.

A. Lefranc & J. Clobert